

---

# 13. VEGETATIEDYNAMIEK

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

## 13.1 Inleiding

Onder vegetatiedynamiek (= syndynamiek) verstaat men de verandering van de vegetatie in de loop van de tijd. Het betreft een verschijnsel waarmee een ieder vertrouwd is. Men denke hierbij aan ervaringen als het ontluiken van bomen in het voorjaar, het telkens weer dichtgroeien met onkruiden van open plekken in moestuinen, of het zich ontwikkelen van jonge beplantingen tot hoger opgaand bos. Sommige veranderingen zijn minder duidelijk, omdat ze zich afspelen over langere perioden of omdat ze betrekking hebben op de interne structuur van de vegetatie zonder dat de uiterlijke verschijningsvorm ervan opmerkelijk anders wordt. Vegetatiedynamiek is ook een universeel verschijnsel: in feite is vegetatie overal en altijd in verandering, hetgeen direct samenhangt met het gegeven dat elke plant opgroeit en weer afsterft, en met de omstandigheid dat ook het milieu voortdurend in verandering is, hetgeen ten dele veroorzaakt wordt door de begroeiing zelf. De snelheid waarmee die veranderingen zich voltrekken kan echter zeer uiteenlopen. De laatste decennia wordt in toenemende mate duidelijk dat ook de atmosferische depositie van grote invloed is op veranderingen in het vegetatiedek.

De syndynamiek heeft altijd betrekking op veranderingen in concrete plantengemeenschappen en mag niet worden verward met het (historisch) onderzoek aan de ontwikkeling van plantengemeenschappen in abstracte, typologische zin. Dit laatste is het onderwerp van de synepiontologie, een discipline binnen de plantensociologie waaraan tot nu toe weinig aandacht is besteed. De synepiontologie probeert bijvoorbeeld na te gaan hoe een onder invloed van de mens ontstane halfnatuurlijke hooilandgemeenschap als het *Cirsio-Molinietum* zich als zelfstandige associatie heeft kunnen ontwikkelen en waar de samenstellende soorten hun oorsprong hebben. Westhoff (1990a) bespreekt hoe de geleidelijke veranderingen gedurende deze eeuw in de floristische samenstelling van verschillende heideassociaties op de Waddeneilanden in ons land beoordeeld moeten worden; hij spreekt in dit verband van associaties *in statu nascendi*. In de praktijk is

het verschil tussen syndynamische en synepiontologische veranderingen niet altijd duidelijk; vaak valt moeilijk te beoordelen in hoeverre bepaalde veranderingen in de vegetatie een 'historisch-genetische' oorsprong hebben of zuiver een kwestie zijn van successie als reactie op veranderende milieuomstandigheden. In haar benadering maakt de synepiontologie veelal ook gebruik van dezelfde methoden (met name het in de tijd volgen van permanente kwadraten) als het successieonderzoek.

Het feit dat vegetatiedynamiek zo evident is, verklaart waarom er reeds lange tijd onderzoek naar wordt verricht (Clements 1916). In de tweede helft van deze eeuw heeft dit onderzoek zich steeds verder ontwikkeld tot een eigen discipline met verschillende methoden (onderzoek aan permanente kwadraten, pollenanalyse, modelontwikkeling met behulp van computerprogramma's). Overzichten van het grote aanbod van onderzoekresultaten worden gegeven door onder andere Knapp (1974), Miles (1979), Beeftink (1980), Van der Maarel (1980), Shugart (1984), Gray et al. (1987), Burrows (1990) en Luken (1990). Ook is uitgebreid onderzoek verricht naar de ecologische factoren en processen die aan vegetatiedynamiek ten grondslag liggen, onder andere door Harper (1977), Grime (1979), Tilman (1982) en Van Andel et al. (1987).

In dit hoofdstuk wordt allereerst een overzicht gegeven van de verschillende vormen van vegetatiedynamiek (§ 13.2). De belangrijkste zijn fluctuatie en successie, die in de volgende paragrafen nader worden besproken. Vaak spelen ze tegelijkertijd een rol, waardoor het onderscheid tussen beide in de praktijk moeilijk is aan te geven. Het verschijnsel successie wordt toegelicht aan de hand van enkele voorbeelden. Er worden verschillende typen van successie behandeld; aan de hand van een opsomming van kenmerken worden jonge en oude successiestadia met elkaar vergeleken. Tenslotte wordt in paragraaf 13.3 het begrip climax behandeld, waarbij kort wordt ingegaan op de theorievorming hieromtrent gedurende de laatste eeuw. Voor de ecologische factoren en processen (kolonisatie, interactie, concurrentie, niche-differentiatie) die aan het optreden van veranderingen in de vegetatie ten grondslag liggen, wordt verwezen naar hoofdstuk 2.



Foto 13.1 en 13.2 Wisseling der seizoenen; niet alleen de vegetatie maar ook de milieumomstandigheden vertonen grote veranderingen.

### 13.2 Vormen van vegetatiedynamiek

Op grond van het verschil in snelheid waarmee veranderingen in de vegetatie zich voltrekken en de mate van omkeerbaarheid van deze veranderingen worden diverse vormen van vegetatiedynamiek onderscheiden: seizoenperiodiciteit, fluctuatie en successie, met inbegrip van kolonisatie.

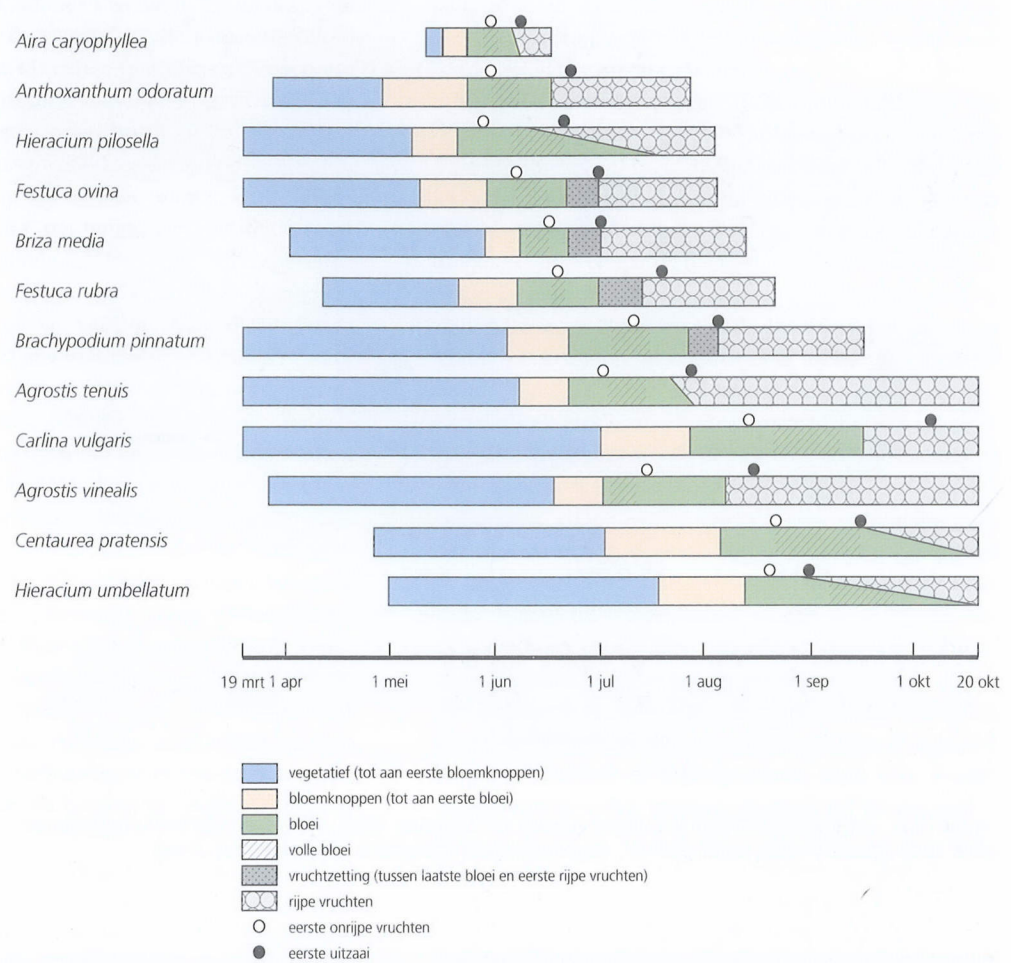
Seizoenperiodiciteit heeft betrekking op het seizoengebonden optreden van bepaalde ontwikkelingsstadia in de vegetatie, en wordt ook wel symfenologie genoemd (zie § 5.3.4). De fenologische veranderingen zijn weliswaar genetisch bepaald, maar worden tevens beïnvloed door jaarlijks wisselende omgevingsfactoren, die vooral betrekking hebben op de weersgesteldheid (temperatuur, som, daglengte, aantal zomerse dagen). Klassiek is de beschrijving van de seizoenaspecten van het Eiken-Haagbeukenbos (Ellenberg 1939; zie ook Tüxen 1986). In april zijn de voorjaarsplanten van de kruidlaag zoals *Anemone nemorosa* (Bosanemoon), *Adoxa moschatellina* (Muskuskruid), *Ranunculus ficaria* (Speenkruid) en *Primula elatior* (Slanke sleutelbloem) al in volle bloei, terwijl de bomen en struiken nog kaal zijn. Vervolgens beginnen struiken als *Corylus avellana* (Hazelaar), *Cornus sanguinea* (Rode kornoelje) en *Evonymus europaeus* (Wilde kardinaalsmuts) uit te lopen, pas in begin mei gevolgd door de bomen. Eind mei heeft het bos zich in alle lagen ontplooid. De voorjaarsplanten verdwijnen dan langzamerhand van het toneel en worden opgevolgd door vroege zomerbloeiërs als *Scrophularia nodosa* (Knopig helmkruid), *Stachys sylvatica* (Bosandoorn), *Circaea lutetiana* (Groot heksenkruid) en *Poa nemoralis* (Schaduwgras). Nog later volgen *Brachypodium sylvaticum* (Boskortsteel), *Urtica dioica* (Grote brandnetel) en *Campanula trachelium* (Ruig klokje). Het herfstaspect wordt gekenmerkt door een rijkdom

aan paddestoelen. Het fenologische verschil tussen Eiken-Haagbeukenbos en Eiken-Berkenbos kan men aldus summier weergeven: het eerste wordt in het voorjaar groen van onderen naar boven, het tweede van boven naar onderen. De fenologie van plantengemeenschappen kan in diagramvorm worden weergegeven. Figuur 13.1 geeft hiervan een voorbeeld dat betrekking heeft op de seizoengebonden ontwikkeling van de karakteristieke soorten van schrale hellinggraslanden op de Bemelerberg in Zuid-Limburg.

Onder fluctuatie wordt verstaan: onregelmatige, niet aan het seizoen gebonden, jaarlijkse of zich over meer jaren uitstrekkende schommelingen in floristische samenstelling en/of fytomassa van een plantengemeenschap. Aard en intensiteit van de schommelingen hangen veelal samen met weerfactoren, maar ook met andere tijdelijke invloeden zoals het optreden van ziekten en plagen of van kortstondige veranderingen in het beheer. Successie is het proces waarbij een fytoceenose ontstaat of in een andere overgaat. Dit proces begint met kolonisatie die betrekking heeft op de vegetatieontwikkeling op primair of secundair onbegroeide bodem. Na verloop van tijd treden sterke veranderingen op in de floristische samenstelling en de biomassaverhoudingen (bijv. verdeling ondergronds/bovengronds) en veelal ook in de structuur: er ontstaat een andere fytoceenose.

Twee vormen van successie vertonen zozeer een bijzonder karakter dat ze wel als afzonderlijke typen van vegetatiedynamiek worden opgevat: micro-successie en seculaire successie.

Onder micro-successie verstaat men een vorm van cyclische successie (zie verderop) die zich kleinschalig voltrekt. Het onderscheid met fluctuatie is in de praktijk niet altijd duidelijk. Een voorbeeld van micro-successie is het zo nu en dan omwaaien van een boom of van een

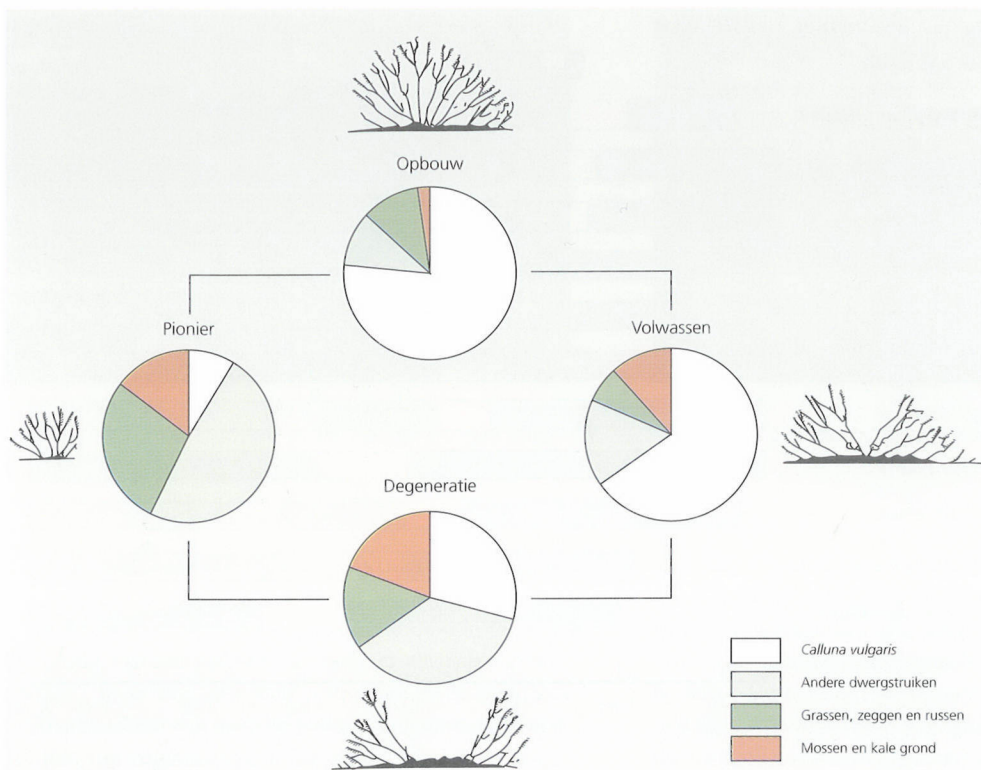


Figuur 13.1. Fenologie van de karakteristieke graslandsoorten op de Bemelerberg in 1979 (Hennekens & Schaminée 1980).

groepje van bomen in een bos, waarbij de ontstane open ruimte geleidelijk weer opgevuld raakt met soorten van achtereenvolgens kapvlakten, struweel, pionierbos en climaxbos, totdat de oorspronkelijke situatie zich weer heeft hersteld. Het is gebleken dat de verjonging van stabiele bosfytoenosen (oerwouden) vooral op deze wijze plaatsvindt omdat vele boomsoorten niet kunnen kiemen in hun eigen strooisel, maar wel in de minerale grond die bij de ontworteling van een boom bloot komt, en ook op omgevallen boomstammen. Het optreden van micro-successie is een goed voorbeeld van homeostasie: het zelfregulerend vermogen van een biocoenose. Een ander voorbeeld van micro-successie dat in de buitenlandse literatuur vaak wordt aangehaald (o.a. Watt 1955; Barclay-Estrup & Gimingham 1969; Burrows 1990) betreft de vegetatieontwikkeling in droge heidevelden. In de loop van de tijd ontstaat in het centrum van oude struiken

van *Calluna vulgaris* (Struikheide) door degeneratie een micromilieu, waar zich naast jonge *Calluna*-planten ook andere soorten vestigen, die in de loop van de successie weer door *Calluna* worden overgroeid (fig. 13.2). In Nederland lijkt een dergelijke ontwikkeling zich evenwel niet voor te doen (o.a. De Smidt 1975).

Seculaire successie heeft betrekking op zeer langzame veranderingen in de samenstelling van de vegetatie, een proces dat zich uitstrekt over honderden tot vele duizenden jaren. Deze successie kan het gevolg zijn van klimaatveranderingen, natuurlijke migratie en evolutie van soorten, maar ook van historische en prehistorische menselijke invloed. Het verschil met successie in engere zin is dat seculaire successie niet voorspelbaar is en alleen achteraf kan worden beschreven. Het proces is niet direct meetbaar, dat wil zeggen dat de tijdsduur buiten de schaal van een mensenleven valt. Seculaire successie wordt



Figuur 13.2. Cyclische successie in *Calluna vulgaris* (uit Burrows 1990). Vier fasen worden weergegeven: vitale heide (boven), oude heide (rechts), degeneratiefase (beneden), en pionierfase (links).

bestudeerd door de palynologie, een afzonderlijke tak van de botanie. Het onderzoek vindt voornamelijk plaats aan de hand van planteresten, vooral stuifmeelkorrels (pollen). Gewoonlijk onderzoekt men veenprofielen omdat hierin pollen gedurende een lange periode, vaak duizenden jaren, relatief goed bewaard zijn gebleven. De resultaten worden gepresenteerd in de vorm van pollen-diagrammen. Uit palynologisch onderzoek heeft men kunnen afleiden dat de ontwikkeling van de vegetatie in Nederland sinds de laatste ijstijd zich in grote lijnen als volgt heeft voltrokken (fig. 13.3). Na het terugtrekken van het landijs, circa 10.000 jaar geleden, toen over een groot gebied in vrij korte tijd het klimaat minder koud werd, ontwikkelde zich vanuit een toendra-achtige begroeiing een gemengd bos van *Betula* (Berk) en *Pinus sylvestris* (Grove den). Via een stadium met veel *Corylus avellana* (Hazelaar) vestigde zich een loofbos met *Ulmus* (Iep), *Quercus* (Eik), *Tilia* (Linde) en *Fraxinus* (Es), het zogenaamde *Quercetum mixtum*. Op de natte plekken verscheen ook *Alnus glutinosa* (Zwarte els). Vanaf het begin van het Subboreaal (5000 jaar geleden) vestigden zich *Fagus sylvatica* (Beuk) en vervolgens, tegen het begin van onze jaartelling, *Carpinus betulus* (Haagbeuk). Aan

het begin van de middeleeuwen wordt het bosareaal sterk ingeperkt en vervangen door akkers, weiden en heidevelden.

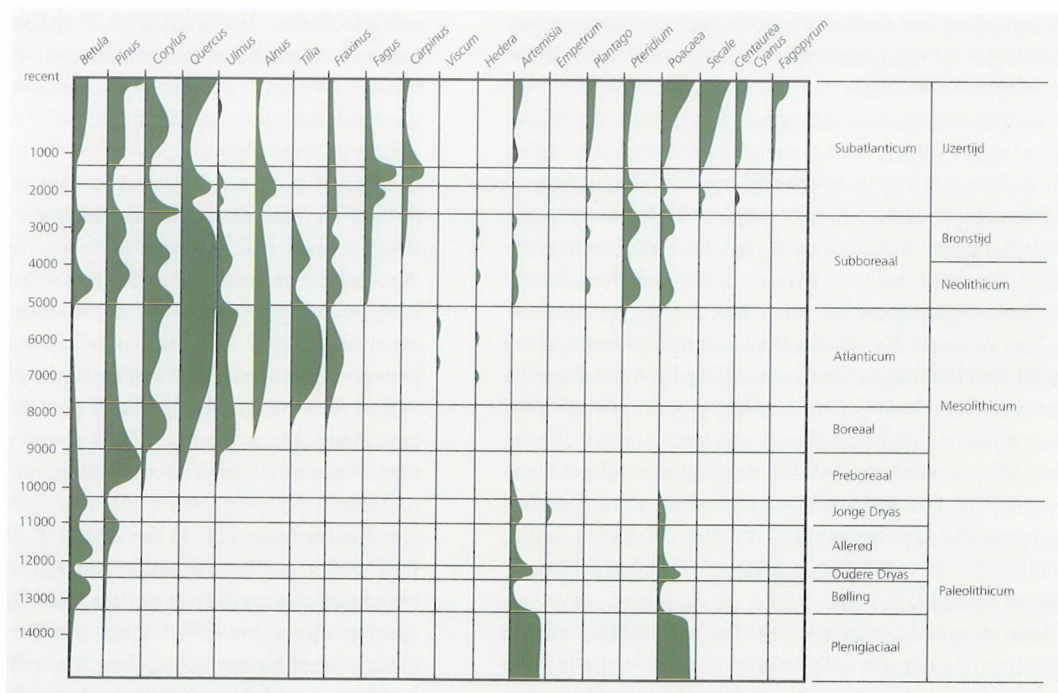
### 13.2.1 Fluctuatie

Het optreden van fluctuaties in de vegetatie is niet voorspelbaar. De ontwikkelingen gaan het ene jaar (bijv. na een strenge winter) een andere richting op dan het andere (bijv. na een zachte winter); de veranderingen zijn in principe reversibel. Er bestaat discussie over de vraag of fluctuatie naast kwantitatieve ook kwalitatieve veranderingen omvat, dus verschuivingen in de floristische samenstelling. Naar onze mening heeft het de voorkeur het begrip fluctuatie te beperken tot kwantitatieve veranderingen. In het geval van duidelijke kwalitatieve veranderingen is er eigenlijk sprake van cyclische successie, een proces dat over het algemeen ook meer tijd in beslag neemt. Anders gezegd: fluctuaties omvatten die veranderingen die zich binnen een bepaalde plantengemeenschap voltrekken, terwijl (cyclische) successie zich afspeelt tussen plantengemeenschappen.

Fluctuatie in engere zin, dus kwantitatief, treedt vooral op in gesloten en goed gestructureerde fytocoenosen in humide en subhumide klimaten. Een klassiek voorbeeld (De Vries 1941, 1942) is de afwisseling in dominantie van *Lolium perenne* (Engels raaigras) en *Trifolium repens* (Witte klaver) in cultuurgrasland. *Lolium perenne* is vorstgevoelig en wordt in een strenge winter sterk teruggedrongen, terwijl *Trifolium repens* zich uitbreidt, maar in de loop van het volgende jaar herkrijgt *Lolium perenne* zijn vroegere biomassa. Een voorbeeld van fluctuaties in droge graslanden is in ons land de invloed van droge zomers op de vegetatie van rivierduintjes (Westhoff 1948). Kenmerkende hemicryptofyten van het *Medicagini-Avenetum* gaan hierdoor tijdelijk achteruit, de *Sedum*-soorten (chamaefyten) vooruit, en in de opengevallen plekken vestigen zich annuellen, met name *Capsella bursa-pastoris* (Herderstasje), *Erodium cicutarium* (Gewone reigersbek), *Geranium molle* (Zachte ooievaarsbek), *Geranium pusillum* (Kleine ooievaarsbek), *Veronica arvensis* (Veldereprijs), *Erophila verna* (Vroegeling), *Myosotis ramosissima* (Ruw vergeet-mij-nietje) en *Cerastium semidecandrum* (Zandhoornbloem). Beeftink (1979) bespreekt de populatiedynamiek in gemeenschappen van *Halimione portulacoides* (Gewone zoutmelde) na verschillende vormen van verstoring, te weten strenge vorst, gebruik van herbiciden en langdurige overstroming. In

alle gevallen vond herstel plaats van de oorspronkelijke vegetatie, maar de ontwikkeling verliep via verschillende stadia en varieerde in tijdsduur.

Het antwoord op de vraag of men te maken heeft met fluctuatie danwel met cyclische successie, is ook een kwestie van schaal (o.a. Beeftink & Beeftink 1985). Een voorbeeld van een twijfelgeval is de invloed van mieren-nesten op de populatieontwikkeling van graslandplanten. Bepaalde, in de concurrentiestrijd zwakke graslandplanten, zoals *Thymus pulegioides* (Grote tijm), kunnen zich op den duur in gesloten grasland alleen handhaven als ze kunnen ontkiemen op opgewoelde grond, hier mierenbulten. Omdat de mierenbulten zelf een cyclus doormaken van kale, open, naar buiten gewerkte aarde via half en geheel begroeid naar verval van de bult (door verlating van het nest), kunnen de genoemde plantesoorten alleen ontkiemen, zich ontwikkelen en zich voortplanten in de eerste jaren van zo'n cyclus. In die fytocoenose als geheel heeft deze schommeling het karakter van een fluctuatie, maar vanuit de mierenbulten bezien is er sprake van cyclische successie. Hierbij zij opgemerkt dat bij plantensociologische analyse het de voorkeur verdient afzonderlijke opnamen te maken (zie § 5.2.1). Een soortgelijk voorbeeld is de kieming op molshopen van *Pinguicula vulgaris* (Vetblad) in blauwgrasland, zoals kon worden waargenomen in het Meeuwenkampje bij Veenendaal.



Figuur 13.3. Vereenvoudigd laat- en postglaciaal pollendiagram van Zuid-Nederland (naar Janssen 1974).



Foto 13.3. Het Eiken-Haagbeukenbos wordt in het voorjaar plaatselijk wit gekleurd door bloeiende Bosanemonen (*Anemone nemorosa*).

Een nieuwe visie op fluctuaties werd onlangs gelanceerd door Van der Maarel & Sykes (1993), die de continue vorming van nieuwe vestigingsplaatsen voor plantesoorten in verband brengen met de door hen geconstateerde mobiliteit van soorten binnen een overigens stabiele plantengemeenschap - in hun geval een kalkgrasland; zie ook Willems et al. (1993).

De oorzaken van fluctuaties in de vegetatie kunnen van abiotische, antropogene, zoögene, fytocyclische en fytoparasitische aard zijn.

Abiotische oorzaken hebben bijvoorbeeld betrekking op schommelingen in de weersgesteldheid (zoals bij het hierboven genoemde voorbeeld van de afwisseling in dominantie tussen *Lolium perenne* en *Trifolium repens*), veranderingen in de bodem, of variatie in de grondwaterstand. Voorbeelden van hydrologische schommelingen vindt men in vochtige tot natte duinvalleien (zie Westhoff & Van Oosten 1991; Bruin 1991). Een interessant voorbeeld bood de stormvloed van 1953, die in de Berkenvallei op Terschelling een 'cranberry-plak', dat wil zeggen een natte heide met *Oxycoccus macrocarpos* (Duinbes), onder water zette. Zulke biotopen staan sinds menseneugenis niet onder invloed van zeewater, en de Duinbes leek volledig afgestorven. Dat was echter slechts schijn, want na drie jaar had de populatie van Duinbes zich weer geheel hersteld.

Antropogeen veroorzaakte fluctuaties hebben veelal te maken met onregelmatig beheer van de vegetatie. Een voorbeeld is het gevolg van de nu eens intensieve, dan weer sterk verminderde bestrijding van bospest (*Prunus*

*serotina*) in bossen en struwelen. Zoögene fluctuaties zijn het gevolg van schommelingen in populatiedichtheid van herbivoren (fytofagen). Naast grote herbivoren dient men hier ook te denken aan knaagdieren (vooral konijnen en muizen), watervogels (o.a. ganzen en zwanen) en insecten (bijv. Heidehaantje, Dennescheerder, Sint-Jacobsvlinder en sprinkhanen). Een bekend voorbeeld in het buitenland is de periodiek massale toename van lemmingen. Ook in Nederland zijn dergelijke invloeden beschreven, zoals het effect van massale vraat door woelmuizen (Westhoff 1969a); bij de bespreking van succesie wordt hierop teruggekomen.

Fytocyclische fluctuaties worden veroorzaakt door de langdurige levenscyclus van bepaalde plantesoorten en/of door de onregelmatige zaadproductie van soorten. In beukenbossen in Engeland werd bijvoorbeeld vastgesteld dat slechts eens in de zeven jaar een zo grote hoeveelheid beukenoten werd gevormd dat de productie de vraat overtrof. Alleen dan vond massaal opslag van jonge beuken plaats. Fytoparasitische fluctuatie is het gevolg van explosieve groei van fungi of van woekering van parasitaire bloemplanten. Zo kan de abundantie van *Cuscuta europaea* (Groot warkruid) van het ene jaar op het andere sterk wisselen. Een onverwacht effect hiervan was waar te nemen op de Bemelerberg, waar planten van *Urtica dioica* (Grote brandnetel) in geparasiteerde staat bleker en malser waren en daardoor door de schapen werden afgevreten. Gewoonlijk worden alleen de jonge toppen van brandnetel gegeten. In jaren dat de parasiet minder optreedt kan *Urtica dioica* zich weer herstellen.

Foto 13.4. Voorjaar op de Bemelerberg in Zuid-Limburg met bloei van *Crataegus monogyna* (Eenstijlige meidoorn) en *Cytisus scoparius* (Brem).



### 13.2.2 Successie

Aan de gegeven definitie van successie (het proces waarbij een fytocoenose ontstaat of in een andere overgaat) wordt wel toegevoegd, dat successie voortgaat in een voorspelbare richting en resulteert in een min of meer stabiele eindtoestand (Daubenmire 1968).

Veel beweringen omtrent het verloop van successie zijn gebaseerd op analyse langs indirecte weg, waarbij successie wordt afgeleid uit de zonering. Men concludeert dan dat wat ruimtelijk naast elkaar voorkomt in de tijd ook na elkaar ontstaat, hetgeen vaak niet juist is. Het verdient de voorkeur de ontwikkelingen van de vegetatie op een bepaalde plaats in de tijd te volgen (diachronisch onderzoek) in plaats van deze ontwikkeling te interpreteren aan de hand van de verschillende successiestadia die op één bepaald tijdstip naast elkaar voorkomen (synchronisch onderzoek). Bij diachronisch onderzoek wordt gebruik gemaakt van historische gegevens, zoals geschreven teksten (reisverhalen), schetsen van lokale situaties, oude topografische kaarten en luchtfoto's, en niet te vergeten oude landschapsfoto's. Een originele methode ter bestudering van de vroegere algenflora van vennen werd toegepast door Van Dam, die in oude herbaria de aanwezige vaatplanten naploos op epifytische algengroei (Van Dam & Mertens 1993); Van Dobben (1983) beschreef veranderingen in de soortensamenstelling van korstmossbegroeiingen in de omgeving van 's-Hertogenbosch aan de hand van de collectie van J.H. Wakker, die dateert van het begin van deze eeuw. Andere voorbeelden zijn het onderzoek van de zaadvoorraad van oud hooi (van bekende herkomst) om de soortensamenstelling van vroe-

gere hooilandgemeenschappen te reconstrueren, en het determineren van gebruikte houtsoorten in historische bouwwerken op grond waarvan soms uitspraken gedaan kunnen worden over de floristische samenstelling van de bossen in de omgeving. De meest adequate methode van successieonderzoek is de directe, die berust op het periodiek opnemen van permanente kwadraten. Naarmate dergelijk onderzoek langer wordt voortgezet, wordt het waardevoller omdat gaandeweg een steeds vollediger beeld wordt verkregen van het totale verloop van de successie.

In figuur 13.4 wordt een voorbeeld gegeven van onderzoek aan permanente kwadraten. Het betreft een permanent proefvlak in het buitendijkse gebied langs de voormalige Zuiderzee bij IJdoorn, dat vanaf 1933 regelmatig is opgenomen ter bestudering van de effecten op de vegetatie van de afsluiting van de Zuiderzee. Al in het midden van de jaren dertig zijn de kwelderbegroeiingen (*Armerio-Festucetum*) vervangen door rietmoeras, dat vervolgens geleidelijk is verruigd tot gemeenschappen van de *Convolvuletalia sepium*. Een opmerkelijke verandering in dit ruigtestadium trad op tussen 1953 en 1956, waarbij *Calystegia sepium* (Haagwinde), *Epilobium hirsutum* (Harig wilgeroosje) en *Galium aparine* (Kleefkruid) sterk achteruitgingen en grotendeels werden vervangen door *Holcus lanatus* (Gestreepte witbol), *Cirsium arvense* (Akkerdistel), *Cirsium palustre* (Kale jonker) en vooral *Poa trivialis* (Ruw beemdgras). Tijdens de langdurige vorstperiode in de winter van 1954 hadden woelmuizen zich in drooggevalen gangen onder het ijs aan de wortels van vooral de ruigtkruiden te goed gedaan, hetgeen leidde tot fluctuaties in de populaties van sommige soorten. Enkele jaren later was de bedekking van be-

|                                                                                                                                                    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |
|----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|
| Permanent Kwadraat IJdoorn (10 m × 10 m).<br>Geleidelijke bodemontzilting; na 1933 gemaaid noch beweide.<br>Auteurs: Kruseman, Vlieger en Westhoff |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |
| Opnamennummer                                                                                                                                      | 1  | 2  | 3  | 4  | 5  | 6  | 7  | 8  | 9  | 10 | 11 | 12 | 13 | 14 | 15 | 16 | 17 |
| Jaar van opname                                                                                                                                    | 33 | 34 | 35 | 37 | 38 | 39 | 40 | 41 | 42 | 43 | 44 | 46 | 50 | 53 | 56 | 57 | 60 |
| <i>Plantago maritima</i>                                                                                                                           | 2b | +  | .  | .  | .  | .  | .  | .  | .  | .  | .  | .  | .  | .  | .  | .  | .  |
| <i>Armeria maritima</i>                                                                                                                            | 2b | +  | .  | .  | .  | .  | .  | .  | .  | .  | .  | .  | .  | .  | .  | .  | .  |
| <i>Juncus gerardi</i>                                                                                                                              | 1  | +  | 1  | .  | .  | +  | +  | .  | .  | .  | .  | .  | .  | .  | .  | .  | .  |
| <i>Triglochin maritima</i>                                                                                                                         | +  | +  | .  | .  | .  | .  | .  | .  | .  | .  | .  | .  | .  | .  | .  | .  | .  |
| <i>Alopecurus bulbosus</i>                                                                                                                         | 1  | .  | +  | .  | .  | .  | .  | .  | .  | .  | .  | .  | .  | .  | .  | .  | .  |
| <i>Aster tripolium</i>                                                                                                                             | .  | +  | +  | .  | .  | .  | .  | .  | .  | .  | .  | .  | .  | .  | .  | .  | .  |
| <i>Apium graveolens</i>                                                                                                                            | .  | .  | .  | 1  | +  | .  | .  | .  | .  | .  | .  | .  | .  | .  | .  | .  | .  |
| <i>Festuca rubra</i>                                                                                                                               | 5  | 5  | 5  | 4  | 5  | 4  | 4  | 3  | 2b | 1  | .  | .  | +  | +  | +  | +  | 1  |
| <i>Agrostis stolonifera</i>                                                                                                                        | 2b | 2b | 2b | 1  | 2b | 2b | 2b | +  | .  | .  | .  | .  | .  | .  | .  | .  | +  |
| <i>Phragmites australis</i>                                                                                                                        | 1  | 1  | 2b | 1  | 4  | 3  | 5  | 5  | 5  | 5  | 5  | 4  | 5  | 3  | 3  | 3  | 2  |
| <i>Trifolium repens</i>                                                                                                                            | +  | +  | .  | .  | .  | .  | .  | .  | .  | .  | .  | .  | .  | .  | +  | +  | .  |
| <i>Poa trivialis</i>                                                                                                                               | +  | .  | .  | +  | .  | +  | 1  | 2b | 1  | 1  | +  | .  | 3  | 1  | 5  | 5  | 2  |
| <i>Taraxacum sectio Vulgaria</i>                                                                                                                   | .  | +  | .  | .  | .  | .  | +  | .  | .  | .  | .  | .  | +  | .  | .  | .  | .  |
| <i>Sonchus arvensis</i>                                                                                                                            | .  | .  | +  | +  | 1  | 1  | +  | 1  | 1  | +  | .  | .  | +  | +  | .  | 1  | +  |
| <i>Holcus lanatus</i>                                                                                                                              | .  | .  | .  | +  | +  | +  | +  | 1  | 2b | 1  | +  | +  | +  | .  | 2a | 1  | 2  |
| <i>Epilobium parviflorum</i>                                                                                                                       | .  | .  | .  | +  | 1  | +  | +  | +  | .  | .  | .  | .  | .  | .  | .  | +  | +  |
| <i>Elymus repens</i>                                                                                                                               | .  | .  | .  | 1  | .  | +  | 1  | 1  | 1  | 1  | .  | +  | 2a | +  | +  | +  | 1  |
| <i>Cirsium arvense</i>                                                                                                                             | .  | .  | .  | +  | .  | +  | +  | +  | 1  | 1  | +  | +  | 1  | 1  | 2a | 2a | 1  |
| <i>Galium aparine</i>                                                                                                                              | .  | .  | .  | .  | .  | +  | .  | 1  | 2b | 2b | 2b | 2b | +  | 2a | +  | .  | +  |
| <i>Solanum dulcamara</i>                                                                                                                           | .  | .  | .  | +  | .  | +  | +  | +  | +  | 1  | +  | .  | +  | +  | +  | +  | +  |
| <i>Epilobium palustre</i>                                                                                                                          | .  | .  | .  | .  | .  | +  | +  | +  | .  | +  | +  | .  | .  | .  | .  | .  | .  |
| <i>Sonchus palustris</i>                                                                                                                           | .  | .  | .  | .  | .  | +  | +  | .  | .  | +  | +  | .  | 1  | 1  | 1  | 2a | 3  |
| <i>Angelica sylvestris</i>                                                                                                                         | .  | .  | .  | .  | .  | .  | r  | +  | +  | +  | .  | +  | 1  | +  | +  | +  | 1  |
| <i>Rumex crispus</i>                                                                                                                               | .  | .  | .  | .  | .  | .  | .  | +  | .  | .  | .  | .  | +  | +  | .  | .  | +  |
| <i>Galium mollugo</i>                                                                                                                              | .  | .  | .  | .  | .  | .  | .  | +  | +  | .  | .  | .  | .  | .  | .  | .  | .  |
| <i>Stellaria media</i>                                                                                                                             | .  | .  | .  | .  | .  | .  | .  | +  | .  | .  | .  | .  | .  | .  | .  | +  | .  |
| <i>Ranunculus repens</i>                                                                                                                           | .  | .  | .  | .  | .  | .  | .  | +  | .  | .  | .  | .  | .  | .  | +  | 1  | 1  |
| <i>Atriplex prostrata</i>                                                                                                                          | .  | .  | .  | .  | .  | .  | .  | .  | +  | +  | .  | .  | .  | .  | .  | .  | .  |
| <i>Epilobium hirsutum</i>                                                                                                                          | .  | .  | .  | .  | .  | .  | .  | .  | +  | +  | +  | +  | 1  | 3  | 1  | .  | 1  |
| <i>Calystegia sepium</i>                                                                                                                           | .  | .  | .  | .  | .  | .  | .  | .  | .  | 1  | +  | 2b | 3  | 3  | +  | +  | +  |
| <i>Cirsium palustre</i>                                                                                                                            | .  | .  | .  | .  | .  | .  | .  | .  | .  | .  | +  | .  | +  | +  | 3  | 4  | 2  |
| <i>Urtica dioica</i>                                                                                                                               | .  | .  | .  | .  | .  | .  | .  | .  | .  | .  | +  | .  | 2a | 2a | 2a | 1  | 2  |
| <i>Eupatorium cannabinum</i>                                                                                                                       | .  | .  | .  | .  | .  | .  | .  | .  | .  | .  | +  | .  | 1  | +  | +  | +  | 3  |
| <i>Stachys palustris</i>                                                                                                                           | .  | .  | .  | .  | .  | .  | .  | .  | .  | .  | .  | .  | +  | +  | +  | 1  | 2  |
| <i>Lycopus europaeus</i>                                                                                                                           | .  | .  | .  | .  | .  | .  | .  | .  | .  | .  | .  | .  | 1  | +  | +  | +  | 1  |
| <i>Iris pseudacorus</i>                                                                                                                            | .  | .  | .  | .  | .  | .  | .  | .  | .  | .  | .  | .  | +  | .  | +  | +  | +  |
| <i>Valeriana officinalis</i>                                                                                                                       | .  | .  | .  | .  | .  | .  | .  | .  | .  | .  | .  | .  | 1  | 1  | 2a | 3  | 4  |
| <i>Ranunculus acris</i>                                                                                                                            | .  | .  | .  | .  | .  | .  | .  | .  | .  | .  | .  | .  | +  | .  | .  | .  | +  |
| <i>Mentha aquatica</i>                                                                                                                             | .  | .  | .  | .  | .  | .  | .  | .  | .  | .  | .  | .  | .  | +  | +  | +  | 1  |
| <i>Lychnis flos-cuculi</i>                                                                                                                         | .  | .  | .  | .  | .  | .  | .  | .  | .  | .  | .  | .  | .  | .  | +  | +  | +  |
| <i>Caltha palustris</i>                                                                                                                            | .  | .  | .  | .  | .  | .  | .  | .  | .  | .  | .  | .  | .  | .  | +  | +  | .  |
| <i>Brachythecium rutabulum</i>                                                                                                                     | .  | .  | .  | .  | .  | .  | .  | .  | .  | .  | .  | .  | .  | .  | 3  | 3  | 3  |
| <i>Eurhynchium praelongum</i>                                                                                                                      | .  | .  | .  | .  | .  | .  | .  | .  | .  | .  | .  | .  | .  | .  | 1  | 1  | +  |
| <i>Rumex conglomeratus</i>                                                                                                                         | .  | .  | .  | .  | .  | .  | .  | .  | .  | .  | .  | .  | .  | .  | .  | +  | +  |
| <i>Glechoma hederacea</i>                                                                                                                          | .  | .  | .  | .  | .  | .  | .  | .  | .  | .  | .  | .  | .  | .  | .  | +  | +  |
| <i>Scutellaria galericulata</i>                                                                                                                    | .  | .  | .  | .  | .  | .  | .  | .  | .  | .  | .  | .  | .  | .  | .  | +  | +  |

In één opname (alle met +): *Leontodon autumnalis* (3), *Matricaria maritima* (4), *Cerastium fontanum* (4), *Chenopodium album* (8), *Carex cuprina* (8), *Oenanthe lachenalii* (10), *Elymus athericus* (11), *Aegopodium podagraria* (11), *Amblystegium serpens* (15), *Deschampsia cespitosa* (16), *Trifolium pratense* (16), *Galeopsis tetrahit* (17) en *Alopecurus pratensis* (17).  
Opnamen 1-3: Armerio-Festucetum, opnamen 4-11: 'Rietmoeras' en opnamen 12-17: Convolvuletalia.

Figuur 13.4. Vegetatieontwikkeling in een permanent kwadraat (10 m × 10 m) in een buitendijks gebied langs de voormalige Zuiderzee bij IJdoorn. De veranderingen in de soortensamenstelling hangen samen met bodemontzilting, onder uitsluiting van maaien of beweiden. De opnamen werden gemaakt door Kruseman, Vlieger en Westhoff.

paalde soorten (in het bijzonder *Poa trivialis*) weer teruggelopen ten gunste van de ruigtesoorten. Ten dele betrof dit soorten uit eerdere successiestadia, ten dele ook nieuw gevestigde soorten.

Behalve in tabelvorm kunnen de veranderingen in de vegetatie ook grafisch worden weergegeven door voor alle soorten (of een selectie daarvan) de bedekking uit te zetten tegen de tijd. Figuur 13.5 geeft voor een vijftal associaties de veranderingen die zijn opgetreden in kweldergemeenschappen als gevolg van de aanleg van de Volkerakdam in 1968, waardoor een algemene stijging van het hoogwaterpeil optrad (Beeftink 1987). Het *Spartinetum townsendii* en het *Puccinellietum maritimae* werden het minst beïnvloed; de veranderingen hebben hier het karakter van fluctuaties. De andere drie associaties (*Plantagini-Limonietum*, *Halimionetum portulacoides* en *Artemisietum maritimae*) ondergingen sterke veranderingen, vooral wat betreft de bedekking der soorten maar ook in soortensamenstelling. Het *Plantagini-Limonietum* is overgegaan in een *Puccinellietum maritimae*

dat rijk is aan *Triglochin maritima* (Schorrezoutgras). Het *Halimionetum* is ondanks het tijdelijk terugvallen in bedekking van *Halimione portulacoides* nog steeds als zodanig te classificeren, alhoewel een zekere ontwikkeling in de richting van een *Puccinellietum* is waar te nemen. Het *Artemisietum* veranderde in een *Halimionetum* en zal wellicht een verdere successie ondergaan naar een *Puccinellietum*.

Uit langjarig onderzoek aan permanente kwadraten is gebleken dat de ontwikkeling gewoonlijk tendeert naar een min of meer stabiele eindtoestand en dat de successie langs verschillende trajecten kan verlopen. Een reeks van opeenvolgende successiestadia wordt een serie genoemd. Als voorbeeld wordt het successieschema van de hygroserie van het duingebied van de Waddeneilanden gegeven (fig. 13.6). Met het begrip hygroserie wordt de successiereeks bedoeld op substraat dat onder invloed staat van het grondwater, zodat de begroeiing vooral wordt gevormd door freatofyten. In de duinen is de grondwaterstand in

Figuur 13.5. Grafische weergave van de vegetatieveranderingen in een vijftal permanente kwadraten op de kwelder van St. Annaland (Beeftink 1987).

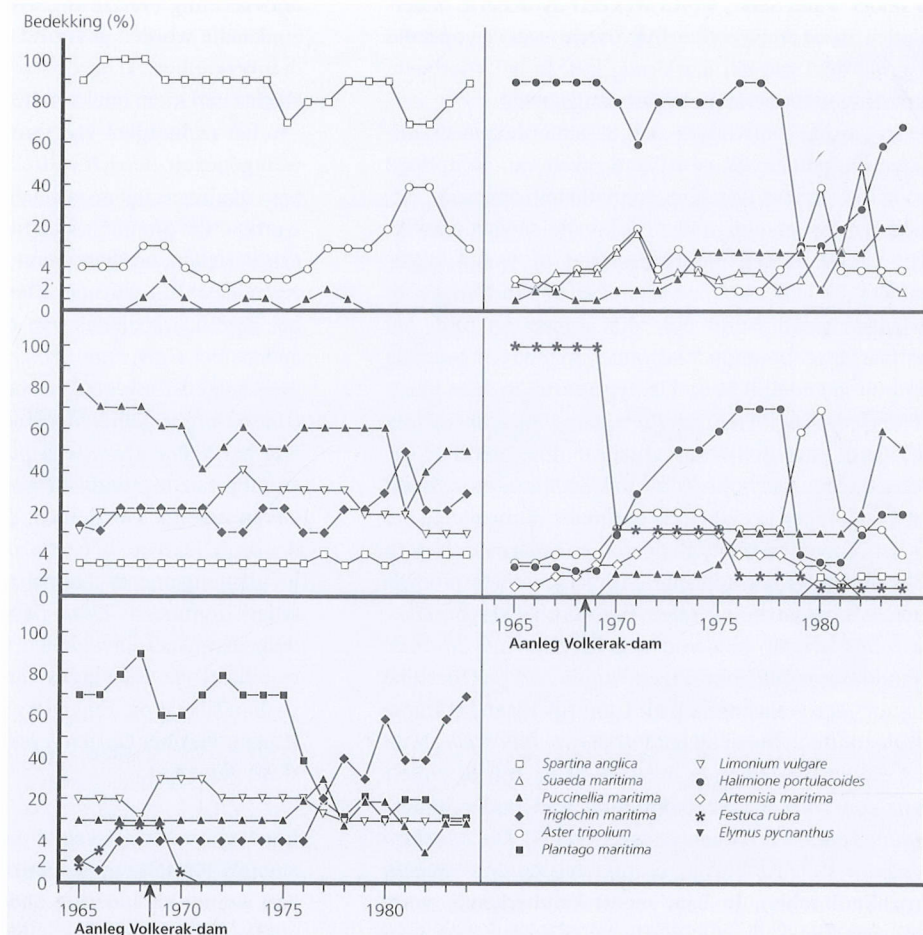




Foto 13.5. Woekering van Groot warkruid (*Cuscuta europaea*) op planten van Grote brandnetel (*Urtica dioica*).

dergelijke gevallen altijd fluctuerend. Indien de vegetatie permanent of althans verreweg het grootste deel van het jaar onder water staat, wordt wel een hydroserie onderscheiden, naast de eigenlijke hygroserie waar de vegetatie een groot deel van het jaar droog ligt. In het voorbeeld wordt deze hydroserie niet apart aangegeven.

De hygroserie ontwikkelt zich in achterduinse strandvlakten die geleidelijk geïsoleerd raken van de invloed van de zee, zodat primaire duinvalleien ontstaan. Het maakt daarbij verschil of deze duinvalleien zich ontwikkelen vanuit zandig Noordzeestrand of vanuit plaatkwelders die onder invloed staan van de Waddenzee. In het laatste geval wordt ook slib afgezet en blijft het substraat langer zouthoudend; onder invloed van neerslag wordt dit geleidelijk brak. De hygroserie op deze plaatkwelders, die begint met het *Parnassio-Juncetum atricapilli*, wordt gewoonlijk voorafgegaan door halofiele gemeenschappen van het *Junco-Caricetum extensae*. Heeft men daarentegen te maken met primaire duinvalleien die van het Noordzeestrand afsnoeren en waarin zich geen slib heeft afgezet, dan kunnen zich diverse efemere pioniergemeenschappen ontwikkelen. Een voorbeeld is het *Centauro-Saginetum*, genoemd naar *Centaureum littorale* (Strandduizendguldenkruid) en *Sagina nodosa* (Sierlijke vetmuur), een gemeenschap die soms rijk is aan zeldzame *Bryum*-soorten. Zowel uit het *Parnassio-Juncetum* als uit het *Centauro-Saginetum* ontstaat, al na één of enkele jaren, een soortenrijke begroeiing met onder andere *Epipactis palustris* (Moeraswespenorchis), *Dactylorhiza incarnata* (Vleeskleurige orchis) en *Liparis loeselii* (Groenknolorchis). In haar meest kenmerkende vorm domineert hier *Schoenus nigricans* (Knopbies) en is er

sprake van een goed ontwikkeld *Junco baltici-Schoenetum nigricantis*. De verdere successie hangt af van de milieuontwikkeling (verzuring, overstuiving, verdrinking); de eindstadia worden gevormd door kustheide, struweel en duinberkenbos. Al deze plantengemeenschappen worden slechts een klein deel van het jaar geïnundeerd.

In het rechterdeel van figuur 13.6 wordt de successie weergegeven die zich voltrekt in duinvalleien die permanent of althans het grootste deel van het jaar geïnundeerd worden. De pionierassociatie in dit milieu, het *Samolo-Littorelletum*, bestaat vooral uit amfifyten en ontwikkelt zich meestal tot een moerasbegroeiing met veel helofyten; het betreft associaties van het *Caricion nigrae* (onder andere het *Caricetum trinervi-nigrae*), waaruit vervolgens wilgenstruweel of kustheide ontstaat. Het *Caricetum trinervi-nigrae* kan echter ook ontstaan door 'verdrinking' van het *Schoenetum*, een proces dat het gevolg is van stijging van de grondwaterspiegel door het opstuiven van de omringende kustduinen. Wanneer vernatting zich eerder inzet, leidt de successie van het *Samolo-Littorelletum* tot plantengemeenschappen waarin *Phragmites australis* (Riet) domineert. Deze rietmoerassen kunnen zich tot wilgenstruweel ontwikkelen, vooral in oudere duinvalleien eventueel via associaties van het *Caricion gracilis*, een verbond van grote zeggen waarvan de inhoud tot voor kort (samen met het *Caricion elatae*) tot het *Magnocaricion* werd gerekend.

Successie verloopt veelal discontinu. Een min of meer stabiele toestand in een successiereeks, die dus tijdelijk aan weinig verandering onderhevig is, noemt men een stadium. Een dergelijk stadium kan al of niet als een eigen





Foto 13.6. Het *Parnassio-Juncetum atricapilli*, hier met *Herminium monorchis* (Honingorchis) op Schiermonnikoog, is een pionierassociatie van de hygroserie op plaatkwelders.

gronden. In dergelijke gevallen spreekt men van secundaire successie, die dus per definitie betrekking heeft op onvolledige reeksen. Ook primaire successie kan onvolledig zijn, wanneer ze voor het bereiken van de climax weer afgebroken wordt.

Ofschoon de successie in kleine stappen verloopt, bestaan tussen de uitersten van een successiereeks meestal grote verschillen. In figuur 13.7 worden pionierstadia en eindstadia van de successie met elkaar vergeleken. De belangrijkste tendenties zijn de volgende. Over het algemeen wordt de organisatie van de fytoceenose in de loop van de successie gecompliceerder. Wat de overheersende soorten betreft, treedt een verschuiving op van kleine naar grote planten met een langere levensduur. Ook de variatie in levensvormen neemt toe, evenals het aantal interspecifieke relaties. De hoeveelheid biomassa en de hoeveelheid dood organisch materiaal worden groter; de stofkringloop voltrekt zich langs meer wegen, waarbij de totale kringloop langzamer verloopt. De overeenkomsten in structuur en floristische samenstelling tussen fytoceenosen van één fytoceenon nemen toe. Gewoonlijk gaat successie ook gepaard met een toename van de soortendiversiteit, afgezien van (het vaak optreden van) een scherpe terugval na de allereerste stadia die zeer soortenrijk kunnen zijn; men denke hier bijvoorbeeld aan het grote aantal soorten dat men kan aantreffen in de pioniervegetatie van opgespoten terreinen. Zodra in de vegetatie een sociale structuur ontstaat, treedt een drastische vermindering van het aantal soorten op (zie § 2.4). Het aantal soorten zal daarna

veelal weer toenemen, soms tot in het climaxstadium (Westhoff 1969b).

De successie noemt men progressief wanneer de volgende stadia een meer gedifferentieerde structuur hebben dan de vorige; gewoonlijk bezitten ze dan ook een grotere stabiliteit. Men spreekt van regressieve successie wanneer het tegendeel het geval is en van disgressieve successie wanneer de structuur van de vegetatie niet of nauwelijks verandert en sprake is van min of meer gelijkblijvende stabiliteit.

In een semi-humide klimaat als het onze is onder natuurlijke omstandigheden progressieve successie de regel. Een uitzondering hierop is bijvoorbeeld het afsterven van *Hippophae rhamnoides* (Duindoorn) als gevolg van daling van de zuurgraad van de bodem door ontkalking of door vraat aan het wortelstelsel door nematoden (o.a. Qremus 1982; Zoon 1986). In beide gevallen sterft het duindoornstruweel geleidelijk af en kan bijvoorbeeld worden opgevolgd door een minder hoge begroeiing met *Salix repens* (Kruipwilg) en *Polypodium vulgare* (Gewone eikvaren), op de Waddeneilanden bovendien met *Empetrum nigrum* (Kraaihei). Abrupter en veel opvallender is het afsterven van Duindoorn door massale en herhaalde vraat van rupsen van de Bastaardsatijnvlinder (*Euproctis chrysorrhoea*). Dit leidt veelal tot een gemeenschap van

| Vegetatiekenmerken                    | Pionierstadium       | Eindstadium             |
|---------------------------------------|----------------------|-------------------------|
| <b>Stofkringloop</b>                  |                      |                         |
| Productie/respiratie                  | groter dan 1         | ongeveer 1              |
| Toename van biomassa                  | hoog                 | laag                    |
| Hoeveelheid biomassa                  | laag                 | hoog                    |
| Dood organisch materiaal              | weinig               | veel                    |
| Voedselketens                         | eenvoudig/lineair    | complex/webvormig       |
| Stofkringloop                         | open/snel            | gesloten/langzaam       |
| Betekenis humus                       | klein                | groot                   |
| <b>Structuur</b>                      |                      |                         |
| Stratificatie                         | eenlagig             | meerlagig               |
| Vegetatiestructuur                    | eenvoudig            | complex                 |
| Interspecifieke relaties              | weinig               | veel                    |
| Levensvormenspectrum                  | smal/veel therofyten | breed/weinig therofyten |
| <b>Soorten</b>                        |                      |                         |
| Niche-differentiatie                  | weinig               | veel                    |
| Levenscyclus van soorten              | kort                 | lang                    |
| Grootte van organismen                | klein                | klein tot groot         |
| Voorspelbaarheid soortensamenstelling | gering               | groot                   |

Figuur 13.7. Verschillen in ecosysteemkenmerken tussen pionierstadia en eindstadia van de successie.

Foto 13.7. Het Samolo-Littorelletum in de Buitenmuy op Texel met *Littorella uniflora* (Oeverkruid) en bloeiende *Echinodorus ranunculoides* (Stijve moerasweegbree), een pionierassociatie van natte duinvalleien.



*Chamerion angustifolium* (Wilgeroosje), begeleid door soorten als *Senecio sylvaticus* (Boskruiskruid), *Senecio jacobaea* subsp. *dunensis* (Duinkruiskruid) en *Rumex acetosella* (Schapezuring). Vervolgens ontwikkelt zich hieruit een duingrasland of een dwergstruweel van *Rosa pimpinellifolia* (Duinroos). Meestal echter is regressieve successie het gevolg van menselijk ingrijpen; dit kan men allereerste waarnemen. Een voorbeeld is de degeneratie van Eikenberkenbos (*Betulo-Quercetum*) tot heide als gevolg van brand, bosbeweiding en/of strooiselroof, en vervolgens de verdere degeneratie van de heide tot grasland (*Thero-Airion* of *Nardo-Galion*) door recreatie of door overmatige beweiding. Regressie van heide kan ook worden veroorzaakt door atmosferische depositie, leidend tot dominantiegemeenschappen van *Deschampsia flexuosa* (Bochtige smeie) of *Molinia caerulea* (Pijpestrootje). Een voorbeeld van regressie in het Mediterrane gebied als gevolg van beweiding door geiten en brand is de degeneratie-reeks van het Steeneikenbos (*Quercetum ilicis*) tot *maquis*, vervolgens tot *garigue* en tenslotte tot schraal, droog grasland.

Bij disgressieve successie wordt onderscheid gemaakt in pendelsuccessie en cyclische successie. Pendelsuccessie kan zich op twee manieren manifesteren. Ten eerste kan een plantengemeenschap zich ruimtelijk 'heen-en-weer' verplaatsen, bijvoorbeeld als reactie op wisselende waterstanden. Naarmate de waterspiegel rijst of daalt, pendelt ook de vegetatie op de oever. Dit verschijnsel doet zich onder andere voor bij vloedmerkgemeenschappen (van de *Cakiletea maritimae* en de *Bidentetea tripartiti*) en bij sommige gemeenschappen van het *Lolio-Potentillion anserinae* (Sýkora 1983). In de tweede plaats kan pendel-

successie het karakter hebben van het in hoofdstuk 2 beschreven verschijnsel 'schering en inslag', waarbij een efemere plantengemeenschap periodiek binnendringt in een meer permanente gemeenschap. Cyclische successie heeft betrekking op een reeks van twee of meer plantengemeenschappen, waarbij de afzonderlijke stadia periodiek terugkeren (zie ook § 13.2). Een voorbeeld is de eolische verjonging van duingebied door het optreden van stuifkuilen, een proces waarbij een afwisseling plaatsvindt tussen *Violo-Corynephorum* en *Tortulo-Phleetum*. Door uitstuiving, bijvoorbeeld na beschadiging van het plantendeck door konijnenactiviteit of overmatige betreding, gaat het *Violo-Corynephorum* over in een stadium met *Carex arenaria* (Zandzegge), dat zich door aanstuiving kan ontwikkelen tot een begroeiing met *Ammophila arenaria* (Helm). Wanneer de zandaanvoer vermindert, boet de Helm aan vitaliteit in en ontstaat het *Tortulo-Phleetum*. Deze gemeenschap gaat als gevolg van oppervlakkige ontkalking weer over in het *Violo-Corynephorum* (Van Dieren 1934; Westhoff & Van Oosten 1991). Het klassieke voorbeeld van cyclische successie is de afwisseling tussen bulten en slenken in ombrotroef veen (Osvald 1923). Volgens deze opvatting ontwikkelt een met onder andere *Sphagnum cuspidatum* begroeide slenk zich geleidelijk tot een steeds hogere, door andere *Sphagnum*-soorten (o.a. *Sphagnum magellanicum*, *Sphagnum rubellum*) gevormde bult. Wanneer deze bult een zekere hoogte heeft bereikt, wordt hierin minder neerslagwater vastgehouden en stagneert de veenmosgroei. De niet meer groeiende bult begint te degenereren en zakt in. Doordat de naburige vegetatie zich in een jonger (bultvormend) successiestadium bevindt, komt de aftakelende bult rela-



Foto 13.8. *Rosa pimpinellifolia* (Duinroos) vormt in de droge duinen lage dwergstruwelen.

tief laag te liggen en wordt weer een slenk, zij het op iets hoger niveau dan de slenk uit de vorige cyclus. De klassieke opvatting dat het gehele complex van slenken en bulten in het ombrotrofe veen aldus in cyclische successie zou verkeren is onjuist gebleken en zeker niet universeel houdbaar. Voor de subatlantische vlaktehoogvenen (zoals in Nederland) gaat dit althans niet op; de grote slenken en bulten blijven eeuwenlang als zodanig in stand (Casparie 1969).

Voorbeelden van successie in bossen die min of meer cyclisch verloopt wordt gegeven door Koop (1989), die de structuur van de boomlaag voor verschillende tijdstippen in het verleden reconstrueerde. Hierbij werd gebruik gemaakt van historische documentatie en jaarringanalyses, aan de hand waarvan de leeftijdsverdeling van de belangrijkste boomsoorten werd vastgesteld. Ook de situering van wortelkluiten of restanten hiervan, en de verdeling en de richting van dode boomstammen werden gebruikt als bronnen van informatie voor de bosreconstructie. Onderzoek in het Poolse nationale park Białowieża wees uit dat gedurende de achttiende en negentiende eeuw grote delen van dit bos werden ingenomen door *Picea abies* (Fijnspar), terwijl op sommige plekken ook *Carpinus betulus* (Haagbeuk) en *Quercus robur* (Zomereik) domineerden. Geleidelijk vestigde zich *Picea* onder deze loofverliezende soorten, terwijl sommige fijnsparren overgroeid raakten door *Carpinus*. De situatie voor een transect van 100 meter wordt weergegeven in figuur 13.8. Door windworp verdwenen in 1917 veel fijnsparren, die door hun zeer oppervlakkige wortelstelsel niet in de ondergrond verankerd zijn. In de hierdoor ontstane gaten konden vooral *Populus tremula* (Ratelpopulier) en *Acer platanoides* (Noorse esdoorn) zich massaal vestigen (situatie 1927).

Tussen deze soorten vestigde zich vervolgens *Carpinus* en vooral in het linker gedeelte van het transect ook jonge *Picea*. De laatste grote fijnsparren in dit bosgedeelte werden geveld door stormen in het begin van de jaren tachtig. De grote Zomereik (links in de figuur) is de meest constante verschijning in dit transect.

Afhankelijk van de herkomst van de factoren waardoor successie wordt teweeggebracht, wordt er onderscheid gemaakt in autogene en allogene successie. Autogene successie wordt veroorzaakt door de vegetatie zelf, bijvoorbeeld door ophoping van organisch materiaal of regulering van het microklimaat; ze is gewoonlijk progressief. Allogene successie vindt plaats door invloeden van buitenaf en is van abiotische danwel biotische aard. Voorbeelden van abiotische oorzaken zijn: aanslibbing, overstuiving, windworp, lawines, inundatie en brand door blikseminslag. Wanneer de externe oorzaken van biotische aard zijn, spreken we van biogene successie. Men kan hierbij denken aan de invloed van grote, rondtrekkende herbivoren, maar ook aan parasieten zoals de Grote iepespintkever (*Scolytus scolytus*), de overbrenger van de schimmel *Ophiostoma ulmi*, de veroorzaker van de iepenziekte.

Een goed voorbeeld van autogene successie in ons land is de verlanding van laagveenplassen. Eén van de mogelijke ontwikkelingsreeksen wordt hieronder kort weergegeven; voor een meer uitvoerige beschrijving wordt verwezen naar onder meer Westhoff et al. (1971), Den Held et al. (1992) en Van Wirdum et al. (1992). In voedselrijk, open en niet te diep water kan de bodem bedekt zijn met kranswervelden (*Charetea*), maar de pionierbegroeiing van fanerogamen wordt gewoonlijk gevormd door het

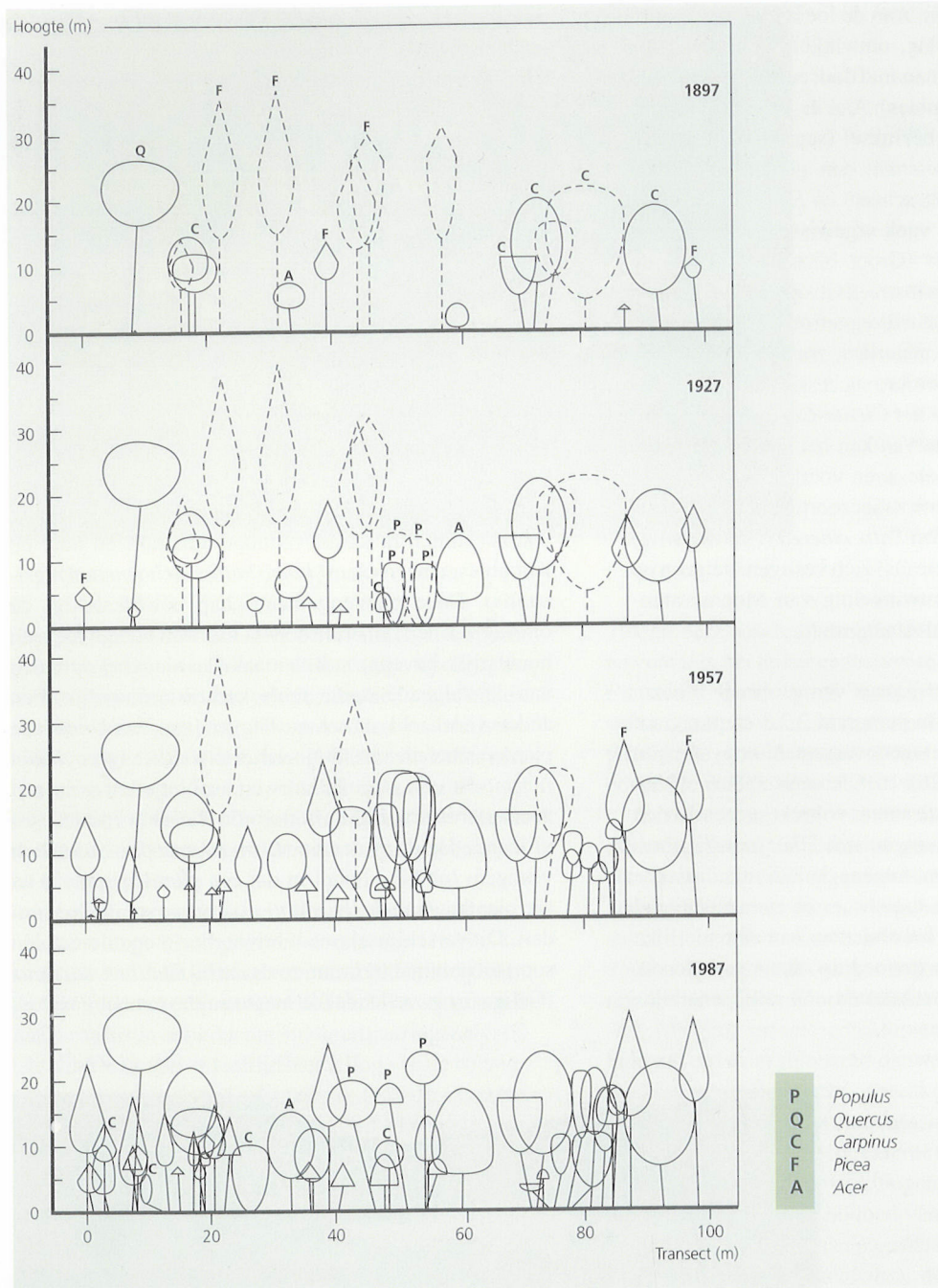
*Myriophyllo-Nupharetum*. Aan de loefzijde van de plas, die blootstaat aan golfslag, ontwikkelt zich veelal het *Typho-Phragmitetum*, omzoomd door een begroeiing van *Scirpus lacustris* (Mattenbies). Aan de beschutte lijzijde daarentegen hoopt zich bezinksel (sapropelium) op, en hier ontstaat het *Stratiotetum*, een gemeenschap van *Stratiotes aloides* (Krabbescheer) en *Hydrocharis morsus-ranae* (Kikkerbeet), vaak afgewisseld met groepen van *Utricularia vulgaris* (Groot blaasjeskruid). In de krabbescheervelden of rechtstreeks in open water kunnen zich drijftillen vormen, dat wil zeggen drijvende eilandjes bestaande uit organisch materiaal, zoals wortelstokken van moerasplanten van eerdere successiestadia. De drijftillen raken begroeid met het *Cicuto-Caricetum pseudocyperii*; aan de randen hiervan kan het *Cicuto-Callietum* voorkomen. Binnen enkele jaren voert de successie tot een gemeenschap van grote zeggesoorten, het *Caricetum paniculatae*. Hierin kunnen *Salix cinerea* (Grauwe wilg) en *Alnus glutinosa* (Zwarte els) zich vestigen, hetgeen op den duur leidt tot de ontwikkeling van Moerasvaren-Elzenbroek (*Thelypterido-Alnetum*).

Over het verloop van het proces van successie bestaan verschillende theorieën. In paragraaf 2.2.3 en paragraaf 4.2 is al ingegaan op de tegenovergestelde opvattingen van Gleason (1917, 1926) en Clements (1916, 1936) hierover. Volgens de laatste auteur voltrekt successie zich als ware de vegetatie een organisme "that arises, grows and dies", terwijl Gleason volgens de individualistische opvatting van mening is dat successie zich uitsluitend voltrekt via vestiging en het afsterven van afzonderlijke soorten, zonder dat deze invloed op elkaar uitoefenen. Beide opvattingen zijn extreem en niet reëel, enerzijds

omdat de door Gleason ontkende interactie tussen planten evident is, anderzijds omdat in de organismale opvatting van Clements de interactie tussen de planten wordt overtrokken. Volgens de zienswijze van Braun-Blanquet (1928) voltrekt de successie zich weliswaar door middel van de 'dynamo-genetische waarde' van alle soorten afzonderlijk, maar speelt daarbij tevens de interactie tussen de soorten een belangrijke rol. Langford & Buell (1969) en ook Miles (1979) presenteren eveneens een *integrated concept* dat in grote lijnen overeenkomt met de opvattingen van Braun-Blanquet. Connell & Slatyer (1977; zie ook Miles 1978) maakt met betrekking tot het proces van successie onderscheid tussen 'facilitatie' en 'inhibitie'. Bij facilitatie ligt de nadruk op een zodanige wijziging van de standplaats door de plantengroei, dat het daardoor voor een nieuwe fytocoenose 'gemakkelijker' wordt zich te vestigen. Een voorbeeld van facilitatie is de omvorming van het milieu in jonge, vochtige duinvalleien door de Knobbiesgemeenschap (*Junco baltici-Schoenetum nigricantis*). Deze plantengemeenschap bewerkstelligt de omslag van een minerale bodem naar een bodem met een humusrijke bovengrond, en maakt daardoor het optreden van de volgende stadia in de successie mogelijk. Een ander voorbeeld is het vastleggen van zand door de pionierassociatie van het Noordzeestrand, het *Agropyretum juncei*; dit zijn lage Biestarwegrasduintjes, waarin een zoetwaterreservoir gevormd wordt. Hierdoor kan de zoutmijdende Helm-associatie (*Elymo-Ammophiletum*) zich vestigen. Inhibitie houdt in dat een plantenpopulatie of een plantengemeenschap de vestiging van soorten verhindert. Dit verschijnsel treedt bijvoorbeeld op doordat één soort tot dominantie komt, zoals dat bij *Cladium mariscus* (Galigaan) in verlandende laagveenplassen het geval is.



Foto 13.9. Op beschutte plaatsen in eutrofe laagveenplassen ontwikkelt zich plaatselijk het *Stratiotetum*.



Figuur 13.8. Reconstructie van de ontwikkeling van de bosstructuur in een transect in Białowieża, Polen (naar Koop 1989).

Ook door beschaduwing of door afscheiding van toxische stoffen (allelopathie) kan inhibitie optreden. Het meest doeltreffend is inhibitie wanneer deze processen elkaar versterken, zoals bij een gesloten begroeiing van *Pteridium aquilinum* (Adelaarsvaren) in het open veld.

### 13.3 Het begrip climax

In het begin van de successie volgen de verschillende stadia elkaar gewoonlijk snel op; naarmate het proces voortschrijdt verloopt de afwisseling langzamer, totdat

het proces resulteert in een relatief stabiel ecosysteem. Dit eindstadium wordt climax genoemd. Het eindstadium van vegetatieontwikkeling verandert niet van karakter zolang het klimaat gelijk blijft en geen allogene storingen optreden. In extreme milieus wordt het climaxstadium vaak snel bereikt en is het aantal stadia gering. Soms is er zelfs maar één stadium en is de pionierfase tevens het eindstadium; we spreken in zo'n geval van een permanente pioniersituatie of van een pionierclimax (vgl. § 2.5). Een voorbeeld hiervan in ons land zijn de door *Zostera marina* (Groot zeegras) gedomineerde begroeiingen in de sublitorale zone van de Waddenzee en het estuariene gebied in Zuidwest-Nederland.

Het verloop van de successie varieert in verschillende klimaatgebieden (arctisch, gematigde streken, tropen). Van belang bijvoorbeeld is het onderscheid tussen humide en aride klimaten (Werger & Westhoff, in Bakker et al. 1985). In humide klimaten is sprake van een overwegend neerdalend watertransport, waardoor de minerale zouten uit de bovenste bodemlagen uitspoelen, hetgeen gepaard gaat met een min of meer sterke humusvorming. Hierbij gaan mycorrhiza een steeds belangrijkere rol spelen voor de vegetatieontwikkeling, bijvoorbeeld voor de opname van fosfor die voor een deel in de humus is opgeslagen. De kringlopen van mineralen raken steeds meer gesloten en de vegetatie wordt minder direct afhankelijk van de aard van het moedermateriaal. Het klimaat werkt hier dus convergerend hetgeen ruimtelijk gezien resulteert in een vermindering van diversiteit, dat wil zeggen in een afname van het aantal plantengemeenschappen. Zowel de verlanding in open water (hydroserie) als de successie op droge gronden (xeroserie) kan in humide klimaten leiden tot een eindstadium met matig vochtige humus, waarin de hydrofyten respectievelijk xerofyten door mesofyten zijn vervangen. In ons klimaat is het eindstadium op de meeste plaatsen een zomergroen loofbos. In aride klimaten daarentegen vindt minder uitspoeling van mineralen plaats; plaatselijk kan zelfs sprake zijn van opstijgend watertransport, waardoor in de bodem een ophoping plaatsvindt van voedingszouten. De humusvorming is gering en vaak treedt door windwerking sterke bodemerrosie op, zodat het moedermateriaal weer bloot komt. De vegetatie blijft hier dus vooral door de geologische gesteldheid bepaald en het klimaat heeft minder convergerende werking op de vegetatieontwikkeling.

Vroeger nam men aan dat de climax alleen door het klimaat wordt bepaald. Op verschillende bodems zou tenslotte ongeveer dezelfde vegetatie voorkomen. Deze monoclimate-hypothese (Clements 1916) is slechts in extreem humide klimaten geldig gebleken. In Europa is dat uitsluitend het geval in de alpiene zone van het



Foto 13.10 Drijftil met onder andere *Cicuta virosa* (Waterscheerling).

hooggebergte, waar zowel op kalkgesteente als op zuur substraat het *Caricetum curvulae* het eindstadium van de successie vormt. Overigens wordt de climax mede bepaald door het moedermateriaal, het reliëf en de flora, dus door de relatief onveranderlijke factoren, die samen met het klimaat de *state factors* worden genoemd (zie Vos & Stortelder 1992). Wordt het bosstadium niet bereikt in een klimaatgebied waar dit van nature wel mogelijk is, bijvoorbeeld als gevolg van een hoog zoutgehalte van de grond (schorren en kwelders), hoge waterstanden (open water) of het ontbreken van bodem (rotsen en muren), dan spreekt men van een subclimax.

Binnen een klimatologisch homogeen gebied duidt men de verschillende door de bodem bepaalde climaces samen aan als climaxgroep; de door het reliëf bepaalde eindstadia worden samengevat tot climaxzwerm (Tüxen & Diemont 1937). Hoewel per klimaatgebied dus veelal meer eindstadia voorkomen, is het gewoonlijk wel mogelijk één climax aan te wijzen die het zonale oecosysteem van dat gebied vertegenwoordigt. Men spreekt in dit verband van klimatologische of regionale climax, ook

wel van *prevailing climax* in de zin van Whittaker (1974). Walter (1977) definieert het begrip zonale vegetatie als de natuurlijke vegetatie die niet onder invloed van grondwater staat en voorkomt op een 'gemiddelde' bodem, dat wil zeggen een bodem die niet uitgesproken arm of rijk, doorlatend of ondoorlatend is, en niet voorkomt op sterk hellend terrein. Dit betekent dat ook zonder menselijke invloed niet overal in Nederland de zonale vegetatie voor zou kunnen komen. Het begrip zonaliteit is afkomstig uit de klassieke Russische bodemkunde en door Sibirtsev (1901; zie Kaner 1966) voor het eerst betrokken op de vegetatie. De zonale vegetatie in de hoger gelegen delen van noordwestelijk Midden-Europa is een beukenbos (o.a. *Milio-Fagetum*); in het laagland van noordelijk Midden-Europa is dit het *Galio-Carpinetum* (zie Westhoff 1976a). In het laagland en de laag-montane gebieden van zuidelijk niet-Mediterraan West- en Midden-Europa wordt de klimatologische climax ingenomen door het *Quercion pubescentis*; in het Mediterrane laag- en heuvelland door het *Quercion ilicis*.

Een climaxstadium kan stabiel zijn in strikte zin, maar ook resiliënt (Holling 1973). Onder resiliëntie verstaat men een situatie waarbij twee eindstadia elkaar in de tijd afwisselen: een cyclische climax. Een duidelijk voorbeeld daarvan is te vinden in de naalddwouden van Noord-Amerika (Westhoff 1976a). Het valt niet met zekerheid te zeggen of ook in ons land een cyclische climax kan optreden, aangezien hier nauwelijks meer een door de mens ongestoorde vegetatie voorkomt. Wij vermoeden echter dat dit wel het geval is, vooral op grond van de ervaring dat bomen nauwelijks met succes opgroeien onder een boomlaag van de eigen soort. Dat zou kunnen

inhouden dat een beukenbos zich op den duur niet kan handhaven en vervangen wordt door een eikenbos; na zekere tijd zou de Beuk daarin dan weer tot dominantie komen.

Herstelt de vegetatie zich na een destructieve menselijke ingreep (bijv. kaalkap), dan is het eindstadium nooit meer geheel gelijk aan het oorspronkelijke. Men spreekt dan van een plagioclimax. Het verschil is groter naarmate de storing langer geduurd heeft. Soms is niet duidelijk of men aan het eind van een successiereeks de climax of de plagioclimax kan verwachten. Om dit probleem te omzeilen voerde Tüxen (1956) het begrip potentiële natuurlijke vegetatie in: het eindstadium van de vegetatieontwikkeling in een bepaald gebied als de invloed van de mens zou eindigen. Dit begrip heeft vooral betekenis voor vegetatiekarteringen van grote gebieden (bijv. een vegetatiekaart van Europa), en voorts als richtlijn bij natuurontwikkeling. Over het algemeen kan men met het begrip 'potentiële natuurlijke vegetatie' goed werken. Het lage deel van Nederland vormt hierop een uitzondering. Dit land wordt immers door waterstaatswerken tegen de zee beveiligd; de potentiële natuurlijke vegetatie zou hier bestaan uit mosselen en zeewieren. Men kan het begrip hier dus slechts op deze wijze hanteren, door te stellen dat de waterstaatswerken intact gedacht worden, maar dat alle overige menselijke activiteit achterwege zou blijven. De beperkingen van het begrip potentiële natuurlijke vegetatie zijn uiteengezet door Doing (1974). Veel praktischer en ondubbelzinnig is het begrip plesioclimax van Gaussen (1955), gedefinieerd als de vegetatie die zich na het beëindigen van menselijke invloed na honderd jaar zou hebben ontwikkeld.