
15. TOEPASSINGEN VAN DE PLANTENSOCIOLOGIE

J.H.J. Schaminée, A.H.F. Stortelder & P.C. Schipper

15.1 Inleiding

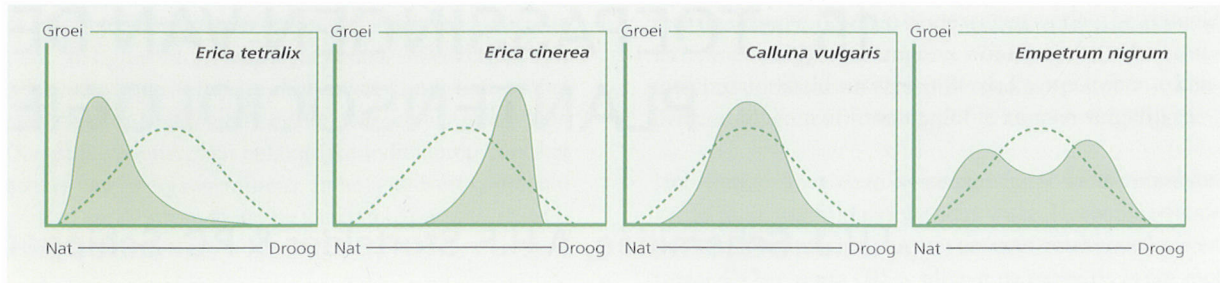
De plantensociologie is een betrekkelijk jonge wetenschap die zich in de loop van deze eeuw door de eerste fasen van theorievorming heeft heengeworsteld. Er is veel gediscussieerd over definities en criteria, getuige ook de voorgaande hoofdstukken. Tegelijkertijd echter is duidelijk geworden dat de ontwikkeling van de plantensociologische methode tot nieuwe inzichten heeft geleid met een scala aan praktische toepassingen. De toepassingen vloeien voort uit de grote hoeveelheid informatie over het milieu die uit de plantengemeenschappen, in relatie tot hun voorkomen, kan worden afgeleid. Iedere plantengemeenschap is gecorreleerd met een voor die gemeenschap specifiek milieu en kan in omgekeerde zin dus ook dienen als indicator voor dat milieu. Deze indicatiewaarde is niet voor alle gemeenschappen van dezelfde orde. Evenals bij soorten zijn er gemeenschappen met een nauwe ecologische amplitudo (stenoek) en gemeenschappen met een brede amplitudo (euryoek). Een voorbeeld van een stenoeke gemeenschap is het *Isoeto-Lobelietum*, dat gebonden is aan voedselarme vennen met wisselende waterstanden en zwak gebufferd water op humusarme zandgrond. Het *Arrhenatheretum elatioris* daarentegen, een hooilandassociatie van tamelijk voedselrijke bodem, heeft een brede ecologische amplitudo; de gemeenschap komt voor op verschillende substraten, variërend van vrij droog tot vochtig. De toegankelijkheid van plantensociologische kennis wordt vergroot door plantengemeenschappen te formaliseren en te ordenen in een classificatiesysteem, dat als referentiekader gebruikt kan worden. Een syntaxon is een nauwkeurig gedefinieerd, inhoudsvol begrip, en de naam of code biedt toegang tot de grote hoeveelheid informatie die aan die eenheid is gekoppeld. Wanneer iemand laat weten dat hij tijdens een bezoek aan het buitenland mooie *Calthion*-graslanden heeft gezien, kan daaruit worden afgeleid dat het gaat om vrij soorten-

rijke, matig bemeste, éénmaal of tweemaal per jaar gemaaide hooilanden op constant of periodiek natte, mineraalrijke, humushoudende gronden. Een lijst van syntaxa van een bepaald gebied geeft direct inzicht in de vegetatiekundige variatie en rijkdom, maar indirect ook in de fysisch-geografische gesteldheid en het landgebruik in die streek.

De milieu-indicatiewaarde van plantengemeenschappen en de betekenis van het syntaxonisch classificatiesysteem als referentiekader worden in paragraaf 15.2 toegelicht. Aansluitend (§ 15.3) wordt ingegaan op het gebruik van ecologische en chorologische spectra als middel om de relatie tussen plantengemeenschappen en milieufactoren uit te drukken. In het vervolg van het hoofdstuk worden diverse toepassingen belicht. Deze zijn talrijk en veelzijdig maar nog niet ten volle benut; wij doen slechts een greep uit de vele voorbeelden. Om wille van het overzicht wordt onderscheid gemaakt in toepassingen in het wetenschappelijk onderzoek (§ 15.4), de landbouw (§ 15.5), het natuurbeheer (§ 15.6), en de ruimtelijke ordening (§ 15.7).

15.2 Plantengemeenschappen als milieu-indicatoren

De vegetatie wordt zowel beïnvloed door historische factoren, zoals uitbreiding of inkrimping van soortarealen, verder door concurrentiefactoren en door de thans werkzame en meetbare standplaatsfactoren. Er is altijd sprake van een veelheid van factoren die tegelijkertijd operationeel zijn, waarbij zowel de factoren afzonderlijk van belang blijken te zijn als de wisselwerking daartussen. Veelal is een beperkt aantal factoren van doorslaggevende betekenis (de zogenaamde *master factors* of

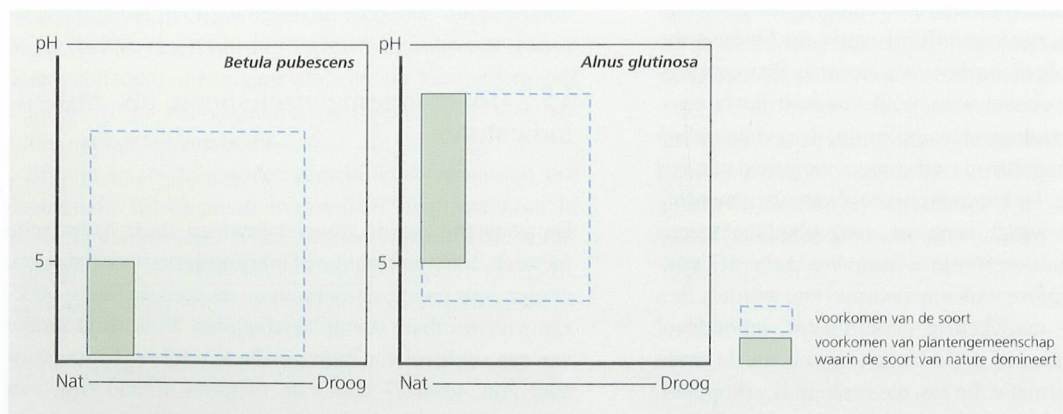


Figuur 15.1. De fysiologische (stippellijn) en ecologische (getrokken lijn) amplitudo van vier heidesoorten voor de factor bodemvocht (naar Dierßen 1990).

sturende factoren), hoewel de invloed van andere factoren niet te verwaarlozen is en men deze vaak ook uit de vegetatie kan aflezen. Overstroming met zout water is een *master factor* voor de begroeiing van kwelders; niettemin kan men uit de vegetatie ook afleiden of er sprake is van enige kwel van zoet water uit nabij gelegen duintjes of van beweiding. Door vergelijking van opnamen uit verschillende jaren kan worden nagegaan of het zeewater in die periode sterker vervuild geraakt was.

In het algemeen zijn syntaxa meer nauwkeurige milieu-indicatoren dan soorten; met andere woorden, ze zijn niet dubbelzinnig indicatief ten aanzien van afzonderlijke factoren, terwijl soorten dit veelal wel zijn (Barkman 1961). Dit hangt direct samen met het gegeven dat plantengemeenschappen combinaties van soorten zijn en de gemeenschappelijke amplitudo van twee of meer soorten gewoonlijk kleiner is dan die van elke soort afzonderlijk. Verder wordt de amplitudo van soorten, en daarmee ook weer de gemeenschappelijke amplitudo, door onderlinge concurrentie tussen de soorten versmald. De ecologische amplitudo van een soort in de vegetatie is over het

algemeen dus smaller dan wanneer de soort gevrijwaard blijft van concurrentie, zoals dat in meerdere of mindere mate het geval is in siertuinen en in jonge monocultures in de landbouw en bosbouw; om die reden ook is het mogelijk om in tuinen langdurig een scala aan wilde planten te houden. Als voorbeeld vergelijken we de fysiologische en ecologische amplitudo's van een viertal heidesoorten: *Erica tetralix* (Gewone dophei), *Erica cinerea* (Rode dophei), *Calluna vulgaris* (Struikhei) en *Empetrum nigrum* (Kraaihei). Voor alle vier de soorten geldt dat de amplitudo's onder experimentele condities (waarbij de individuen afzonderlijk geteeld worden) breed zijn, elkaar vrijwel volledig overlappen en eenzelfde optimum vertonen onder matig vochtige omstandigheden. De ecologische amplitudo's, gemeten in de plantengemeenschappen waarin de soorten van nature voorkomen, zijn meestal smaller en vertonen onderling opvallende verschillen (fig. 15.1). *Erica tetralix* wordt als het ware teruggedrongen tot de nattere standplaatsen, *Erica cinerea* juist naar de drogere. Het ecologisch optimum van *Calluna vulgaris* komt overeen met haar fysiologisch optimum;



Figuur 15.2. De ecologische amplitudo's van *Betula pubescens* en *Alnus glutinosa* voor zuurgraad en vochtvoorziening (gewijzigd naar Ellenberg 1963).

onder zeer droge of natte omstandigheden laat de soort het echter afweten. *Empetrum nigrum* daarentegen blijkt zich juist op de natste dan wel droogste standplaatsen te kunnen handhaven. De meeste soorten kunnen als gevolg van concurrentie in de natuurlijke situatie de voor hen optimale omstandigheden dus niet benutten. In het voorbeeld is dit effect nagegaan voor slechts één milieufactor. Worden ook andere factoren gevarieerd (bijv. schaduw en temperatuur), zoals in de natuur gewoonlijk het geval is, dan is de reactie van de soorten complexer en de beoordeling van de concurrentie veel moeilijker. Een tweede voorbeeld betreft de vergelijking van de ecologische amplitudo's van *Alnus glutinosa* (Zwarte els) en *Betula pubescens* (Zachte berk). Voor beide soorten geldt dat de amplitudo voor de factoren vocht en zuurgraad breed is en dat de amplitudo's elkaar voor een groot deel overlappen. Op plaatsen echter waar de soorten spontaan tot dominantie komen (resp. elzenbroek en berkenbroek) blijkt de amplitudo sterk versmald te zijn; wat betreft de zuurgraad sluiten de soorten elkaar zelfs vrijwel uit (fig. 15.2). Elzen- en berkenbroekbossen geven dus een meer nauwkeurige indicatie van het milieu dan de afzonderlijke soorten. Men beschouwe in dit verband ook de landelijke verspreiding van het *Alnion glutinosae* en die van *Alnus glutinosa*. Binnen het *Alnion glutinosae* betreft het twee associaties (het *Carici elongatae-Alnetum* en het *Thelyp-*



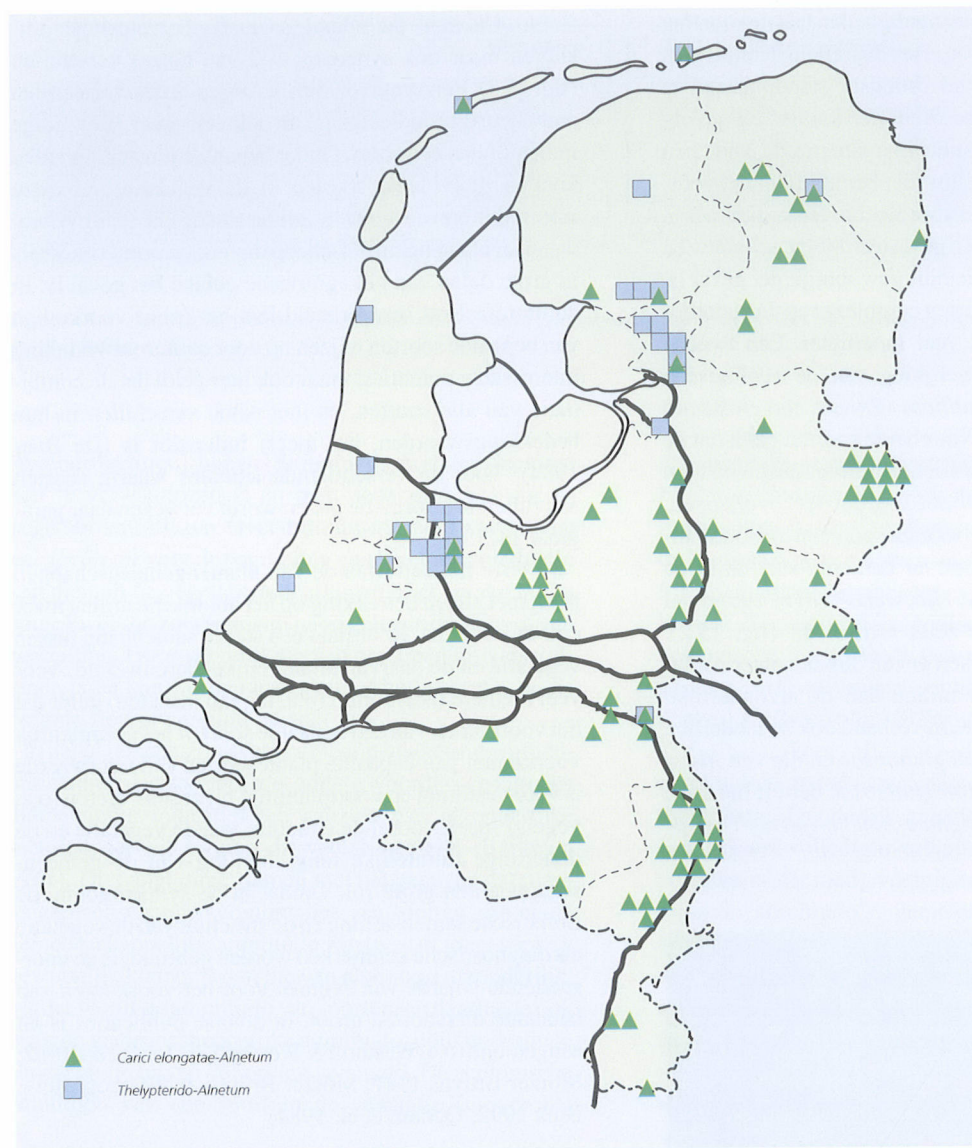
Foto 15.1. Kortstondige menselijke invloeden laten soms letterlijk nog lang hun sporen na in de vegetatie: hier *Salicornia dolichostachya* (Langarige zeekraal) met daartussen *Limonium vulgare* (Lamsoor) en *Puccinellia maritima* (Gewoon kweldergras) op de kwelder ten noorden van de Stuifdijk op Ter-schelling.

terido-Alnetum) die elkaar geografisch grotendeels uitsluiten maar ook synecologisch van elkaar verschillen (fig. 15.3). Een syntaxon is in het algemeen niet alleen een nauwkeuriger indicator maar ook een meer veelzijdige indicator dan een soort. Onder bepaalde omstandigheden kunnen individuele soorten in de vegetatie wel extra informatie geven over milieufactoren. Dit geldt vooral wanneer plantengemeenschappen sterk verarmd zijn, zoals in grote delen van het agrarische gebied het geval is. In cultuurgrasland bijvoorbeeld kan het (nog) voorkomen van bepaalde soorten wijzen op voor natuurontwikkeling interessante potenties; maar ook hier geldt dat de combinatie van alle soorten, en met name verschillen in hun bedekkingswaarden, het meest indicatief is (De Boer 1984). Voor de verschillende situaties waarin soorten aanvullende informatie geven wordt verwezen naar paragraaf 14.5.

De hoge indicatiewaarde van plantengemeenschappen heeft niet alleen betrekking op het abiotische milieu maar ook op de fauna. Er bestaat een sterke samenhang tussen vegetatie en de daarvan afhankelijke dierenwereld. Voor veel kleinere diersoorten (o.a. tal van insecten) geldt dat het voorkomen van een bepaalde soort of het gezamenlijk voorkomen van bepaalde plantesoorten een voorwaarde is voor vestiging en voortplanting; bij grotere dieren (o.a. vogels) speelt vooral de structuur van de vegetatie en de onderlinge ruimtelijke rangschikking van de gemeenschappen een grote rol. Omdat in de syntaxonomie de floristische samenstelling en de structuur van de vegetatie als diagnostische kenmerken worden gebruikt, is de voorspellende waarde van syntaxa voor het voorkomen van bepaalde diersoorten groot. In diverse publicaties is dit aangetoond (o.a. Westhoff & Westhoff-de Joncheere 1942; Mörzer Bruyns 1947; Mörzer Bruyns & Westhoff 1951; Bink 1992; Opdam et al. 1984).

De indicatiewaarde van plantengemeenschappen heeft niet alleen betrekking op statische maar ook op dynamische factoren. Plantengemeenschappen kunnen informatie verschaffen over de historie of juist voorspellende betekenis hebben. Onder het eerste verstaan we de mogelijkheid om uit de actuele vegetatie de milieuomstandigheden die zich in het verleden hebben voorgedaan te kunnen afleiden, onder het tweede de mogelijkheid om uitspraken te doen over de effecten in de toekomst van actueel werkzame milieufactoren. Plantengemeenschappen zijn daardoor graadmeters voor processen die zich in het landschap voltrekken en die men zonder deze bio-indicatie slechts door langlopende metingen zou kunnen opsporen.

Menselijke ingrepen in het ecosysteem blijven vaak nog lang zichtbaar in de soortensamenstelling en/of bedekking van de soorten. Dit geldt voor beïnvloeding in het



Figuur 15.3. De landelijke verspreiding van het *Alnion glutinosae* (*Carici elongatae*-Alnetum en *Thelypterido*-Alnetum) op basis van vegetatieopnamen.

recente verleden, maar ook voor sommige maatregelen die zeer lang geleden werden uitgevoerd. De vegetatie heeft als het ware een korte-termijn-geheugen naast een lange-termijn-geheugen. Onder korte-termijn-geheugen verstaan wij dat eenmaal gevestigde begroeiingen zich na milieuveranderingen meestal nog enkele jaren en soms zelfs nog langer kunnen handhaven. Dit najlिंगseffect berust op de soms lange individuele levensduur van de samenstellende planten en hun vermogen tot handhaving onder minder optimale omstandigheden die niet meer geschikt zijn voor het doorlopen van alle ontwikkelingsstadia van deze planten. Een voorbeeld van het korte-

termijn-geheugen van vegetatie is het voorkomen van *Campylopus brevopilus* in het *Ericetum tetralicis*. Dit mos is een indicator voor de vegetatie van humeuze, zeer zure zandgrond, waar twee tot zes jaar voor het massaal optreden van dit mos in de zomer is gebrand (Greven 1991). In sommige Zuidlimburgse kalkgraslanden is na enkele tientallen jaren het voormalig gebruik als akkerland door het voorkomen van soorten als *Bunium bulbocastanum* (Aardkastanje), *Medicago sativa* (Luzerne) en *Orobancha minor* (Klavervreter) nog goed in de vegetatie herkenbaar (o.a. Schaminée & Hennekens 1985). Een voorbeeld van het geheugen op lange termijn is het nog steeds herkenbaar



Foto 15.2. Het *Medicagini-Avenetum pubescentis* op een rivierduin langs de IJssel bij Brummen, met *Eryngium campestre* (Echte kruisdistel) en *Euphorbia cyparissias* (Cipreswolfsmelk).

zijn van de oude postweg Groningen-Amsterdam in de Dwingeloose Heide als een lange, smalle strook vegetatie die door *Nardus stricta* (Borstelgras) wordt gedomineerd. Het gaat hier om een periode van tweehonderd jaar.

Een classificatiesysteem kan op verschillende manieren als referentiekader voor de milieu-indicatie worden gebruikt. In sommige gevallen volstaat men met het toekennen van een syntaxonomische naam aan een concrete plantengemeenschap, door vergelijking met in aanmerking komende syntaxa van het referentiesysteem. Veelal echter wil men een nauwkeuriger en genuanceerder beeld schetsen aan de hand van een interpretatie van tabellen of afzonderlijke opnamen (zie hfst. 7). Bij het kiezen van lokaties voor autecologisch onderzoek bijvoorbeeld volstaat de eerstgenoemde werkwijze; bij het bepalen van de gewenste beheersmaatregelen voor een natuurgebied of het beoordelen van de plaats in een successiereeks van een concrete plantengemeenschap is soms een meer uitgebreide diagnose wenselijk. In alle gevallen gaat het erom de in het referentiesysteem besloten informatie van de desbetreffende gemeenschap te ontsluiten, vooral op het gebied van de synecologie, de syndynamiek en de synchorologie.

De verschillende wijzen van refereren worden toegevoegd aan de hand van een voorbeeld. Gekozen is voor een graslandentabel uit de biocoenologische studie van Mörzer Bruijns (1947; zie fig. 15.4). Uit vergelijking met het systeem van Westhoff & Den Held (1969) blijkt dat dit vegetatietype het best geassocieerd kan worden als *Medicagini-Avenetum pubescentis*, een associatie die tot voor kort gerekend werd tot de klasse der droge kalk-

graslanden (*Festuco-Brometea*). De associatie omvat graslanden op warme, droge, basenrijke en meestal kalkrijke standplaatsen langs de grote rivieren. Het *Medicagini-Avenetum* heeft volgens Westhoff & Den Held (l.c.) een klein areaal en is in ons land zeldzaam en bedreigd. Een verdere analyse leidt tot de conclusie dat het hier gaat om zeer goed ontwikkelde voorbeelden van deze associatie, waarbij opvalt dat, naar de huidige inzichten, het aantal soorten uit de *Koelerio-Corynephoretea* opvallend groot is vergeleken met het aantal soorten uit de *Molinio-Arrhenatheretea*. Dit houdt in dat de standplaatsen (binnen het ecologisch traject waar de associatie voorkomt) weinig bemest en relatief droog zijn. De floristische rijkdom blijkt uit het aanwezig zijn van karakteristieke soorten als *Eryngium campestre* (Echte kruisdistel), *Medicagofalcata* (Sikkelklaver), *Veronica prostrata* (Liggende ereprijs), *Scabiosa columbaria* (Duifkruid), *Sedum sexangulare* (Zacht vetkruid) en *Euphorbia cyparissias* (Cipreswolfsmelk). Deze combinatie van soorten beklemtoont het onbemest zijn van het milieu en het hoge kalkgehalte van het substraat. Uit het samen voorkomen van soorten van open grasland, zoals *Potentilla verna* (Voorjaarsganzerik), *Koeleria macrantha* (Smal fakkelgras), *Cerastium semidecandrum* (Zandhoornbloem) en *Arenaria serpyllifolia* (Zandmuur), en soorten van meer gesloten begroeiingen, waaronder *Festuca rubra* (Rood zwenkgras), *Avenula pubescens* (Zachte haver), *Achillea millefolium* (Gewoon duizendblad) en *Luzula campestris* (Gewone veldbies), blijkt dat hier sprake is van een mozaïekstructuur in de vegetatie, vermoedelijk doordat de graszode zo nu en dan door vee wordt opengetrapt. Verder wijzen *Cerastium arvense* (Akkerhoornbloem),

Opnamenummer Expositie	1 W	2 W	3 W	4 W	5 W	6 W	7 Z	8 Z	9 Z	10 -	11 -
MEDICAGINI-AVENETUM											
<i>Medicago falcata</i>	1-2	1-2	+1	+1	.	.	2-2	2-2	+1	1-1	1-1
<i>Carex caryophylla</i>	1-1	1-1	+1	+1	+1	+1	1-2	1-2	1-1	+2	+1
<i>Euphorbia cyparissias</i>	3-3	2-3	2-2	2-2	2-2	+2
<i>Veronica prostrata</i>	.	1-2	+1	+2	.	+2	+2	.	+2	()	.
<i>Thalictrum minus</i>	()	+2	+2	.	.	.	+1	.	.	+2	1-2
<i>Salvia pratensis</i>	.	.	+2	.	.	.	+1	+1	+1	+1	+1
<i>Cruciata laevipes</i>	+2
MESOBROMION											
<i>Ranunculus bulbosus</i>	2-2	1-1	1-1	1-1	1-2	1-1	1-2	1-2	2-2	1-2	+1
<i>Eryngium campestre</i>	()	1-1	.	.	1-1	+1	1-1	+1	+1	1-1	.
<i>Avenula pubescens</i>	2-2	.	+2	+2	1-2	+2	+2	.	+2	1-2	2-2
<i>Thymus pulegioides</i>	1-3	.	+2	1-2	.	1-2	.	+2	.	.	1-2
<i>Arenaria serpyllifolia</i>	.	.	+2	+2	.	+2	1-2	1-2	2-1	+2	+2
<i>Pimpinella saxifraga</i>	1-1	+1	+1	+1	+1	+1	+1	.	.	.	1-1
<i>Potentilla verna</i>	.	.	+1	.	.	+1	1-2	1-2	.	.	.
<i>Sedum sexangulare</i>	.	.	+2	+2	.	1-2
<i>Ononis spinosa</i>	+2	+1	.
<i>Agrimonia eupatoria</i>	()	()
<i>Cynodon dactylon</i>	1-1	.	2-2	1-1	.
<i>Koeleria macrantha</i>	+2	2-1	+2	+2	.
<i>Plantago media</i>	.	+1
<i>Scabiosa colombaria</i>	()
<i>Sanguisorba minor</i>	+1
CORYNEPHORION											
<i>Hieracium pilosella</i>	1-2	+1	1-1	1-2	1-2	+2	1-3	+2	1-2	1-1	.
<i>Taraxacum laevigatum</i>	+1	1-1	.	.	+1	+1	+1	.	+1	+1	.
<i>Cerastium semidecandrum</i>	2-2	.	+1	+1	+1	3-2	2-3	2-3	3-3	+2	.
<i>Ornithopus perpusillus</i>	+1	+1
ARRHENATHERETUM											
<i>Trisetum flavescens</i>	+2	.	.	.	+1
<i>Anthoxanthum odoratum</i>	.	.	+2	+2	+2	.	+2	+2	+2	+2	+2
<i>Trifolium dubium</i>	3-3	.	.	+1	+1	.	+1	+2	+1	1-1	.
<i>Rumex acetosa</i>	1-2	+1	.	.	+1	+1	.
<i>Dactylis glomerata</i>	+2	+2
<i>Leucanthemum vulgare</i>	+1	.	+1	.
OVERIGE SOORTEN											
<i>Agrostis capillaris</i>	2-2	2-2	2-2	2-2	2-2	1-2	1-2	1-2	1-2	2-2	2-2
<i>Galium verum</i>	1-2	2-2	+2	+2	+2	1-1	2-3	1-1	2-2	1-2	+2
<i>Cerastium arvense</i>	.	2-2	+2	+2	+1	+2	+2	1-2	+2	+1	+1
<i>Poa pratensis</i>	1-2	1-2	1-2	1-2	2-2	1-2	+2	1-2	+2	1-2	+2
<i>Festuca rubra</i>	2-2	.	3-2	2-2	1-2	3-2	2-2	1-2	2-2	1-2	2-2
<i>Achillea millefolium</i>	1-1	1-1	1-1	+1	+1	+1	+1	+1	+1	1-1	+1
<i>Geranium molle</i>	1-2	1-1	+1	+1	+1	1-1	2-3	2-2	2-2	2-1	.
<i>Rumex acetosella</i>	.	+1	+1	+2	.	1-2	+1	1-2	+1	.	+1
<i>Myosotis ramosissima</i>	.	.	+1	.	.	.	1-2	1-2	+1	+1	+1
<i>Allium vineale</i>	.	1-1	+1	+1	.	+1	+1	+1	+1	.	+1
<i>Plantago lanceolata</i>	+1	+1	+1	+1	+1	+1	+1	.	.	+1	+1
<i>Luzula campestris</i>	.	.	+1	+2	+1	.	+2	+2	1-2	+2	+1
<i>Senecio jacobea</i>	+1	+1	+1	+1	+1	+1	.
<i>Erophila verna</i>	1-1	1-1	1-1	.	.
<i>Teesdalia nudicaulis</i>	+1	+2	.	.	.
<i>Carduus nutans</i>	+1	+1	.	.	.
<i>Vicia lathyroides</i>	.	+1	.	+1	+1	+1	+1	.	+1	.	+1
<i>Veronica arvensis</i>	.	.	.	+1	+2	+1	1-2	1-1	1-1	+2	.
<i>Capsella bursa-pastoris</i>	.	+1	+1	+1	+1	+2	.
<i>Veronica chamaedrys</i>	1-2	.	+1	.	.	+2	+1
<i>Prunus spinosa (K.)</i>	1-1	+1	+1	+1	2-1	+1
<i>Erodium cicutarium</i>	()	1-2	.	+2	.
<i>Glechoma hederacea</i>	+2	+1	.
<i>Orobancha caryophyllacea</i>	.	.	.	+2	+1	.	.
<i>Cirsium arvense</i>	+1	.	.	+2
<i>Trifolium repens</i>	.	2-2	.	+1	+1	+2	.	.	.	+2	.
MOSLAAG											
<i>Rhytidiadelphus squarrosus</i>	-	4-5	+2	+2	1-2	1-2	1-2	1-2	2-2	+2	1-2
<i>Plagiomnium rostratum</i>	-	1-2	+2	+2	.	.	+2	+2	+2	+2	+2
<i>Brachythecium albicans</i>	-	+2	+2	.	.	+2	2-2	2-3	2-2	.	.
<i>Pseudoscleropodium purum</i>	-	+2	+2	+2	+2	+2	+2
<i>Rhodobryum roseum</i>	-	.	+3	+2	+2

Figuur 15.4. Vegetatietabel van het *Medicagini-Avenetum pubescentis* naar Mörzer Bruyns (1947). De syntaxonomische interpretatie van de individuele soorten is volgens de oorspronkelijke publicatie.



Foto 15.3. Epifytische korstmossenvegetatie op voedselrijke boomschors, het *Physcion ascendens*, met onder andere *Xanthoria parietina* en *Physcia orbicularis*.

Vicia lathyroides (Lathyruswikke), *Brachythecium albicans* en *Geranium molle* (Zachte ooievaarsbek) erop dat de bodem uit zand bestaat en niet uit verwerend kalkgesteente.

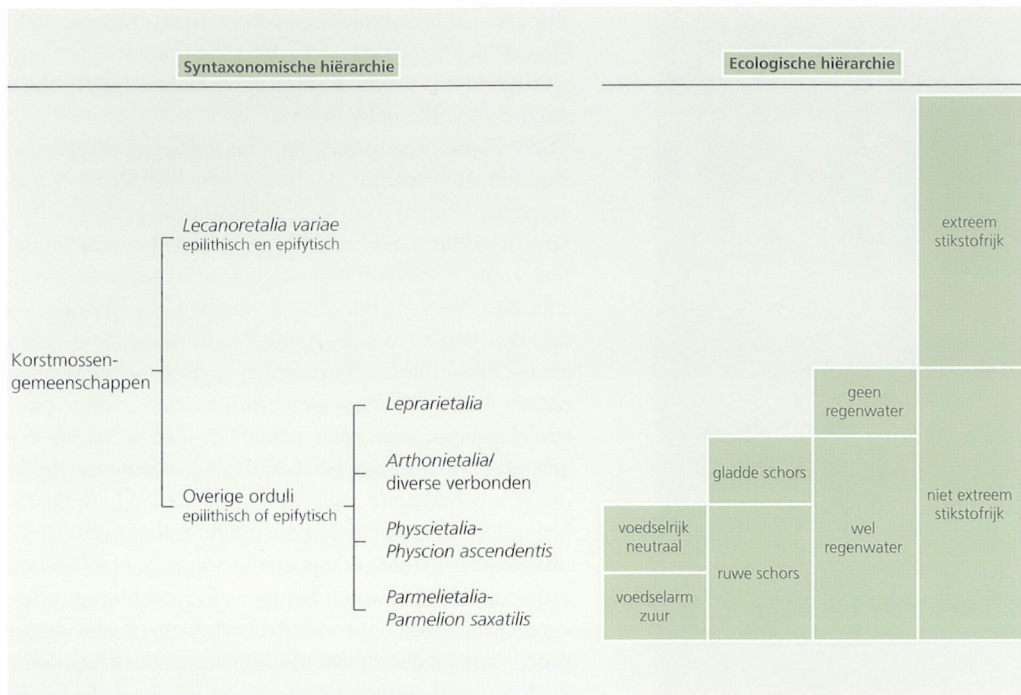
Het gebruik van classificatiesystemen als referentiekader voor milieu-analyse is uiteraard afhankelijk van de vorm waarin de te interpreteren gegevens beschikbaar zijn. Wanneer het uitgangsmateriaal slechts bestaat uit een vegetatiekaart met een legenda die bestaat uit een lijst van syntaxa, hebben de conclusies een globaler karakter dan wanneer tevens vegetatietabellen beschikbaar zijn. Tabellen met individuele opnamen verschaffen weer meer informatie dan presentietabellen.

In het algemeen worden de floristische verschillen tussen syntaxa van vergelijkbaar niveau groter naarmate het classificatieniveau hoger is. De factoren die de verschillen tussen hogere syntaxa veroorzaken zijn dus ecologisch van grotere betekenis dan factoren die samenhangen met verschillen op lager syntaxonisch niveau. Met andere woorden: op basis van de syntaxonische hiërarchie

kan een hiërarchie van ecologische factoren worden opgesteld. Per syntaxonische groep kan deze ecologische hiërarchie evenwel verschillen. Enkele voorbeelden mogen dit verduidelijken.

Epifytische en epilithische korstmossengemeenschappen zijn dermate verschillend dat zij tot verschillende *orduli* gerekend worden (fig. 15.5; zie Barkman in Westhoff & Den Held 1969). Een milieutype dat hierop een uitzondering vormt bestaat uit door vogels zwaar bemeste bomen en rotsen. Volgens Barkman is hier de stikstofbemesting blijkbaar een zo overheersende factor dat op deze standplaatsen dezelfde korstmossengemeenschappen (*Lecanoretalia variaie*) worden aangetroffen. Binnen de overige epifytengemeenschappen nemen de *Leprarietalia* een geheel aparte plaats in. Het betreft gemeenschappen op de droge, overhellende zijde van boomstammen, ongeacht het reliëf, de voedselrijkdom of de zuurgraad van de schors; deze gemeenschappen ontvangen zelden of nooit een druppel regenwater. Bij de aan regen blootgestelde gemeenschappen vormen de *Arthonietalia* een aparte groep van schaduwminnende pioniergemeenschappen op gladde schors, ongeacht zuurgraad en voedselrijkdom. Aangezien boomschors een droog substraat vormt, speelt ook hier de factor water een doorslaggevende rol: gladde schors houdt immers minder water vast dan ruwe schors. De gemeenschappen van blad- en struikvormige lichenen op ruwe schors worden op verbondsniveau verder onderverdeeld in een *Physcion ascendens* op voedselrijke, neutrale schors en een *Parmelion saxatilis* op voedselarme, zure schors. De hiërarchie van milieufactoren, gekoppeld aan de hiërarchische indeling van de plantengemeenschappen, is hier: (1) hoge stikstofbemesting, (2) watervoorziening, (3) substraateigenschappen, en (4) zuurgraad en voedselrijkdom.

Van de eenvoudige cryptogamengemeenschappen komen we bij een voorbeeld van de meest complexe: de bossen. Voor de bossen van Europa buiten het Mediterraan gebied is een duidelijke hiërarchie van milieufactoren te onderkennen die samenhangt met de syntaxonische indeling. Gewoonlijk worden binnen deze bossen vier klassen onderscheiden, die twee aan twee verwant zijn: de *Alnetea glutinosae* met de *Quercu-Fagetea* ten opzichte van de *Vaccinio-Piceetea* met de *Quercetea robori-petraeae*. De twee eerstgenoemde klassen komen voor op voedselrijke gronden, de andere twee op voedselarme gronden. Binnen de voedselrijke groep speelt bij het verdere onderscheid het fysische substraat de hoofdrol; de *Alnetea glutinosae* zijn gebonden aan venige bodems, de *Quercu-Fagetea* aan minerale bodems. Bij de onderverdeling van de voedselarme groep is het macroklimaat van doorslaggevende betekenis; de *Quercetea robori-petraeae* hebben hun hoofdverspreiding in het Noordwesteuropese laagland, de *Vaccinio-Piceetea* in de boreale



Figuur 15.5. Ecologische factoren in relatie tot de syntaxonomische hiërarchie van korstmossengemeenschappen (naar Barkman, ongepubliceerd).

delen van Noord-Europa en in het Middeneuropese bergland. In de *Quercus-Fagetea* komt het klimaat als sturende factor tot uiting op het niveau van de orde: de *Quercetalia pubescentis* (warm-gematigd) en de *Fagetalia sylvatica* (koel-gematigd). De verdere indeling van de *Fagetalia* correleert zowel met edafische als klimatologische factoren: het *Alno-Padion* komt voor op gronden met een weinig gedifferentieerd bodemprofiel, het *Carpinion betuli* en het *Fagion sylvaticae* worden aangetroffen op gronden met een beter ontwikkeld bodemprofiel. Het *Carpinion* is in zijn voorkomen beperkt tot de planaire en colliene zone, gekenmerkt door warme zomers en sneeuwarme winters; het *Fagion* komt voor in de montane zone met vochtige, koele zomers en sneeuwrijke winters.

In Toscane werd door Vos & Stortelder (1992) gevonden dat op een hoog classificatieniveau het vooral de klimaat- en reliëfkenmerken zijn die met de indeling gecorreleerd zijn, gevolgd door de kenmerken van het moedermateriaal op een iets lager niveau. Dit betreft de zogenaamde onafhankelijke factoren in de zin van Jenny (1961) en Gigon (1975), die niet worden beïnvloed door de ontwikkeling van de vegetatie. Bij minder grote verschillen in floristische samenstelling spelen de zogenaamde afhankelijke factoren een grote rol, die met de vegetatiesuccessie mee veranderen. Op deze lagere niveaus (verbonden en associaties) overwegen kenmerken van het microreliëf en de minerale bodem (o.a. stevigheid, vocht-

verschillen, bewortelbare diepte) en kenmerken van het strooisel en de humus. De invloed van de mens, zoals die tot uiting komt in het landgebruik, blijkt niet aan een bepaald classificatieniveau gebonden te zijn.

15.3 Het gebruik van ecologische en chorologische spectra

Met behulp van plantensociologische tabellen kunnen voor de vegetatietypen of voor de afzonderlijke opnamen ecologische en chorologische spectra worden berekend. Het betreft kwantitatief onderzoek van plantengemeenschappen op basis van kenmerken van de plantensoorten die daarvan deel uitmaken. Voor de wijze waarop de spectra worden berekend wordt verwezen naar paragraaf 10.5. Ecologische en chorologische spectra kunnen leiden tot nieuwe inzichten in de eigenschappen van plantengemeenschappen. In ieder geval geven zij een kwantificering van de desbetreffende kenmerken van de onderzochte gemeenschappen, waardoor directe vergelijking met andere gemeenschappen mogelijk is. Spectra vormen tevens een extra controle op de basisgegevens; als in de spectra onwaarschijnlijke kenmerken optreden (bijv. een hoog aandeel freatofyten in een droog graslandtype), kan



Foto 15.4. *Hedera helix* (Klimop) is een wintergroene lian, in het levensvormensysteem volgens Raunkiaer een fanerofyt.

dit betekenen dat de basisgegevens niet aan de vereiste kwaliteit voldoen. Tenslotte bieden spectra de mogelijkheid om de ecologische inzichten aanschouwelijk te maken; zij kunnen in één oogopslag duidelijk maken welke ecologische verschijnselen zich voordoen (Van Duuren & Schaminée 1990; zie Westhoff 1954b).

Hieronder worden enkele voorbeelden uitgewerkt om het gebruik van spectra bij het bestuderen van relaties tussen plantengemeenschappen en milieufactoren te illustreren. Uit het grote aanbod is hier gekozen voor spectra van levensvormen, pollinatie- en disseminatietypen, en ecologische indicatiewaarden. In Deel 2 t/m 5 van 'De vegetatie van Nederland' worden een groot aantal spectra opgenomen.

Levensvormen

Vormaanpassingen bij planten die binnen de soort constant zijn worden levensvormen genoemd. Elke levensvorm omvat een groep van plantesoorten met overeenkomstige aanpassingen aan milieufactoren. Van de di-

verse levensvormensystemen die zijn ontwikkeld, wordt het systeem van Raunkiaer het meest toegepast. Dit systeem is gebaseerd op de positie van het meristeemweefsel (knoppen, bollen, zaden) ten opzichte van het maaiveld gedurende het ongunstige seizoen, in ons klimaat over het algemeen de winter. De oorspronkelijke indeling van Raunkiaer (1905) ging uit van vijf hoofdtypen: (1) therofyten of annuellen omvatten kortstondig levende kruiden die het ongunstige jaargetijde overbruggen in de vorm van zaad of vrucht, meestal in de bodem of in het strooisel; (2) geofyten zijn overblijvende kruiden die het ongunstige seizoen overbruggen door middel van bol, knol, wortelstok of andere ondergrondse organen; (3) hemicyptofyten groeien na het ongunstige seizoen weer uit vanuit knoppen die zich min of meer op het niveau van het maaiveld bevinden; (4) chamaefyten vertegenwoordigen de dwergstruiken en kruiden met overwinteringsknoppen boven de grond, tot een hoogte van 50 cm; (5) fanerofyten omvatten bomen, grotere struiken en lianen met overwinteringsknoppen hoger dan 50 cm boven de grond. Later werden hieraan de hydrofyten (waterplanten) en helofyten (moerasplanten) toegevoegd (Raunkiaer 1934).

In het algemeen overheersen in ons klimaat de hemicyptofyten. In het spectrum van het *Tortulo-Phleetum* is daarnaast het aandeel (winter)annuellen opvallend groot, namelijk 35 % (fig. 15.6). In dit opzicht komt deze associatie sterk overeen met mediterrane pioniergemeenschappen. Het *Tortulo-Phleetum* komt voor op

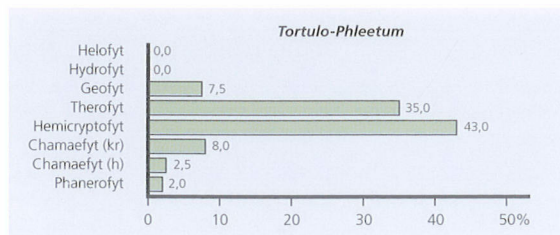


Foto 15.5. Een door geofyten gedomineerde begroeiing op een oude begraafplaats bij Babberich met *Gagea villosa* (Akkergeelster), *Ranunculus ficaria* (Speenkruid) en *Ornithogalum umbellatum* (Gewone vogelmelk).

open, zonnige zuidhellingen op mobiel, grof, kalkrijk duinzand in de kustduinen. Langs onze kust is het 's zomers zonniger dan in het binnenland; kalkrijk zand wordt snel en sterk opgewarmd en grof zand laat regenwater gemakkelijk door. De standplaats is 's zomers dus erg droog. De maximale hoeveelheid neerslag valt in de kustduinen in het najaar; de winters zijn er zacht en het goed warmtegeleidende zand compenseert de nachtelijke afkoeling van het bodemoppervlak door warmtetoevoer uit diepere, overdag opgewarmde lagen. Feitelijk is er dus sprake van een opvallende overeenkomst tussen het microklimaat van het *Tortulo-Phleetum* en het mediterrane klimaat, dat gekenmerkt wordt door hete, droge zomers en zachte, regenrijke winters.

Een andere indeling in levensvormen die praktische toepassingsmogelijkheden biedt, is die van Iversen (1936). In zijn systeem worden planten geclassificeerd op basis van fysiologische en morfologische aanpassingen aan de mate waarin water voor de plant beschikbaar is. De volgende hoofdgroepen van hydrotypen, gerangschikt van droge standplaatsen naar open water, worden onderscheiden: euxerofyten, seizoenxerofyten, hemixerofyten, mesofyten, hygroyten, telmatofyten, amfifyten en limnofyten. Het hydrotypenspectrum vormt een wezenlijke aanvulling op de analyse van syntaxa aan de hand van de levensvormen van Raunkiaer, waarin de hydrologische factor nauwelijks in het spectrum tot uitdrukking komt.

In het hydrotypenspectrum van het *Polypodio-Empetretum*, een associatie die voorkomt op noordhellingen in de kalkarme duinen van het Waddendistrict, overheersen in de bovenste laag xerofyten, terwijl hygroyten alleen in de moslaag voorkomen; de kruidlaag wordt gevormd door mesofyten (fig. 15.7). Het spectrum wijst op een steile verticale gradiënt in het microklimaat in de vegetatie. Door de sterke winden op de Waddeneilanden en het relatief grote aantal zonne-uren is de potentiële evapotranspiratie groot. Ondanks de hoge luchtvochtigheid is de verdamping groot in de bovenste laag, hetgeen hier leidt tot de xerofytische levensvormen. Door de krachtige windremming door het dichte dek van Kraaihei (*Empetrum nigrum*) komt het effect van het koele, luchtvochtige klimaat juist bij de grond in de plantengroei tot uitdrukking. Een tweede voorbeeld van een dergelijk spectrum is overgenomen uit de dissertatie van Zonneveld (1960) over de vegetatie van de Biesbosch, zoals deze voor de afsluiting van het Haringvliet daar voorkwam (fig. 15.8). In het *Valeriano-Filipenduletum*, dat werd aangetroffen op oeverwallen die bij vloed slechts korte tijd overstroomd werden, is de bodem tot een diepte van 30-130 cm geaëreerd (zichtbaar aan de roestvlekken boven dit niveau, welke ontbreken in de gereduceerde zone daaronder); in deze associatie overwegen hygroyten. In het



Figuur 15.6. Levensvormenspectrum van het *Tortulo-Phleetum* in Nederland.

nattere *Typho-Phragmitetum calthetosum*, dat voorkwam in kommen waar het water na elke vloed lange tijd stagneerde, houden reeds op enkele centimeters diepte de roestvlekken op en overheersen de telmatofyten; deze planten zijn aan de met de hoge waterstanden gepaard gaande zuurstofarmoede aangepast doordat ze voorzien zijn van luchtkanalen.

Pollinatie- en disseminatietypen

Pollinatie of bestuiving, dat wil zeggen de wijze van pollentransport naar het vrouwelijk deel van de bloem, kan plaatsvinden op mechanische wijze door wind (anemogaam) of water (hydrogaam), dan wel door middel van dieren (zoïdiogaam), of door zelfbestuiving (autogaam, incl. cleistogaam). Het stuifmeeltransport door dieren vindt voornamelijk plaats door insecten, in de tropen ook wel door vogels en vleermuizen. Interessant is het verband tussen de seizoenperiodiciteit van de vegetatie en de bestuivingsmechanismen. Opvallend is het grote aandeel van anemogaam bestoven bloemen in de tijd dat het nog koud is en er nog weinig insecten zijn. Ook valt op dat in de zomer, als er veel insecten zijn, een groot deel van de plantesoorten van één type insectenbestuiving afhankelijk is. Soorten die in het najaar bloeien zijn in dit opzicht minder veeleisend.

Ook van pollinatietypen kunnen spectra worden op-

	Xerofyt	Mesofyt	Hygroyt
Dwergstruiklaag	93	1	-
Kruidlaag	-	63	-
Moslaag	-	71	4

Figuur 15.7. Hydrotypenspectrum van het *Polypodio-Empetretum* op de Waddeneilanden (Westhoff 1947).

	Valeriano- Filipenduletum	Typho- Phragmitetum calthetosum
Overspoelingsduur (% van het etmaal)	13	40-80
Roestdiepte in cm	30-130	2
Hemixerofyten	8	-
Mesofyten	20	10
Hygrofyten	52	21
Telmatofyten	20	69

Figuur 15.8. Hydrotypenspectrum van het Valeriano-Filipenduletum en het Typho-Phragmitetum calthetosum in de Biesbosch (Zonneveld 1960).

gesteld. Als voorbeeld bespreken we hier het spectrum van de *Littorelletea*, omdat deze klasse semi-aquatiscche gemeenschappen omvat en het derhalve interessant is om na te gaan welke rol het water speelt bij de bestuiving. Uit figuur 15.9 kan worden afgelezen dat het aandeel van de hydrogame soorten opmerkelijk laag is (4 %). Dit gegeven krijgt vooral betekenis, wanneer men zich realiseert dat het aandeel van hydrogame soorten onder de in ons land voorkomende waterplanten 43 % bedraagt. De gemeenschappen van de *Littorelletea* komen wat de bestuiving betreft dus veel meer overeen met terrestrische dan met aquatische ecosystemen.

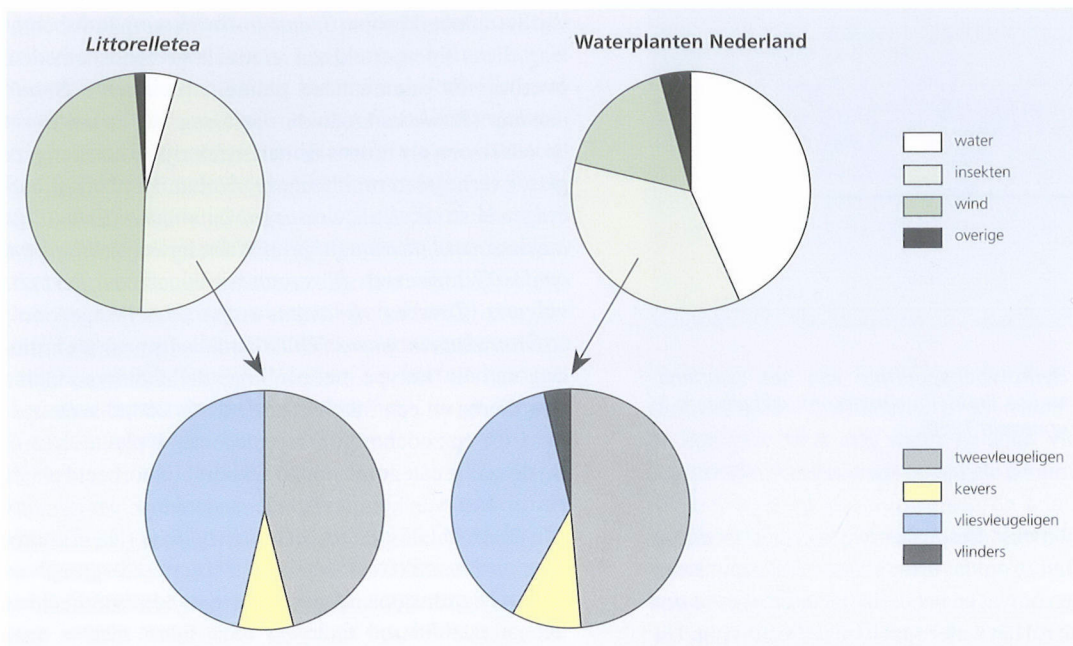
Op overeenkomstige wijze kan voor de manier waarop verbreiding van diasporen plaatsvindt een aantal planttypen worden onderscheiden. De hoofdtypen zijn: anemochoor (door de wind verbreid), zoöchoor (verbreiding door dieren), hydrochoor (verbreiding door water) en autochoor (de plant heeft zelf organen ontwikkeld die zorgen voor de verbreiding der zaden).

Spectra van disseminatietypen wijzen zowel op de milieufactoren die op de lange termijn een rol spelen bij de instandhouding van het vegetatietype, als op de mogelijkheden voor verdere verbreiding van het type, dat wil zeggen op de kansen dat het zich elders opnieuw kan ontwikkelen. Bij dit laatste speelt ook hier het agens (bijv. water, dieren), in combinatie met de afstand tot de zaadbronnen (een goed ontwikkelde plantengemeenschap van het desbetreffende type), een grote rol. Van Nederlandse vegetatietypen zijn weinig disseminatiespectra gepubliceerd; een voorbeeld is te vinden bij Westhoff (1975). Barkman (1958) bespreekt dergelijke spectra van verschillende lichenengemeenschappen. Soms kan ook binnen een plantengemeenschap een differentiatie in disseminatie-spectra geconstateerd worden (zie Dansereau & Lems 1957). Een fraai voorbeeld in ons land is het verschil in spectra van de afzonderlijke etages (synusiae)

van het duinberkenbos (*Crataego-Betuletum*). In de boomlaag, die is blootgesteld aan relatief hoge windsnelheden, overheersen anemochore planten, met name *Betula pendula* (Ruwe berk). In de struiklaag, die zowel in het broedseizoen als tijdens de herfsttrek rijk is aan zangvogels, overheersen ornithochore soorten. Het betreft besdragende struiken als *Crataegus monogyna* (Eenstijlige meidoorn), *Ligustrum vulgare* (Wilde liguster), *Viburnum opulus* (Gelderse roos), *Rosa canina* (Hondsroos), *Berberis vulgaris* (Zuurbes), *Rhamnus catharticus* (Wegedoorn) en *Evonymus europaeus* (Wilde kardinaalsmuts). De kruidlaag van dit bostype met een hoge dichtheid van kleine zoogdieren en een rijke bodemfauna is vooral samengesteld uit epizoöchore en myrmecochore plantesoorten. Bij de eerste categorie vindt transport bijvoorbeeld plaats via de vacht van konijnen, onder andere bij *Cynoglossum officinale* (Veldhondstong), *Galium aparine* (Kleefkruid), *Geum urbanum* (Geel nagelkruid). De tweede groep van soorten wordt door mieren verslept; een voorbeeld is



Foto 15.6. *Crataegus monogyna* (Eenstijlige meidoorn) en *Clematis vitalba* (Bosrank) in vrucht. Struwelen op voedselrijke gronden (Berberidion) worden gekenmerkt door veel besdragende (ornithochore) soorten.



Figuur 15.9. Disseminatiespectrum van de klasse Littorelletea en van de Nederlandse waterplanten.

Viola hirta (Ruig viooltje). Bij deze soort, evenals bij veel andere myrmecochore soorten, is een speciaal uitgroeiisel aan het zaad aanwezig (elaiosoom oftewel mierebroodje).

Ecologische indicatiewaarden

Gedurende de laatste decennia zijn verschillende lijsten gepubliceerd van plantesoorten met hun indicatiewaarden voor afzonderlijke milieufactoren. Het meest bekend zijn de publicaties van Ellenberg (o.a. 1979) met relatieve waarden (*Zeigerwerte*) voor de belangrijkste factoren, zoals licht, temperatuur, vocht en stikstof. Andere voorbeelden zijn de ecologische indicatiegetallen van Landolt (1977) voor de flora van Zwitserland en de freatofytenlijst van Londo (1988) voor de Nederlandse vaatplanten.

Met behulp van dergelijke indicatiewaarden kan inzicht worden verkregen in de synecologie van een plantengemeenschap, door per factor de gemiddelde waarde der soorten te berekenen. Hülbusch (1986) kritiseert deze benaderingswijze. Hij beklemtoont de betekenis van de gedeeltelijke compensatie van standplaatsfactoren. Bepaalde soorten groeien in ogenschijnlijk zeer uiteenlopende milieus; door het samenspel van verschillende standplaatsfactoren wordt toch aan de voorwaarden van de soort voldaan. Een bekend voorbeeld van compensatie van factoren is in het systeem van Londo (1988) het voorkomen van 'lokale afreatofyten'. Soorten als *Gymna-*

denia conopsea (Grote muggenorchis), *Carex flacca* (Zee-groene zegge) en *Ophioglossum vulgatum* (Addertong) groeien in Zuid-Limburg op droge kalkbodems, terwijl ze in de rest van Nederland, met name in de duinen, gebonden zijn aan een min of meer hoge grondwaterspiegel. Blijkbaar wordt de factor 'hoge grondwaterspiegel' gecompenseerd door de factor 'kalk'. Verschillen in ecologisch gedrag van soorten tussen verschillende regio's hangen vaak samen met klimaatverschillen, zoals verwoord in de 'wet van de relatieve standplaatsconstantie' van Walter (1977). In hoofdstuk 12 wordt hiervan een aantal voorbeelden gegeven. Ook de invloed van andere soorten in een plantengemeenschap is er mede de oorzaak van dat de indicatiewaarde van een soort niet overal gelijk is; meestal leidt interactie tot een versmalling van de amplitudo, soms ook van een verschuiving. Samenvattend kan worden gesteld dat soorten zich in verschillende plantengemeenschappen verschillend kunnen gedragen. Idealiter zouden de indicatiewaarden dus per plantengemeenschap en per regio moeten worden aangegeven.

Ondanks de genoemde bezwaren kunnen spectra van ecologische soortengroepen nuttig zijn voor een eerste indruk van de ecologie van een syntaxon, bijvoorbeeld als basis voor verder onderzoek. In figuur 15.10 worden de procentuele aandelen van sociologische soortengroepen vergeleken voor twee associaties, die naast elkaar op dezelfde grondsoort voorkomen: het *Genisto-Callunetum* en het *Dicrano-Juniperetum*. Volgens verwachting zijn

	<i>Dicrano-Juniperetum</i> (totaal aantal soorten 188)	<i>Genisto-Callunetum</i> (totaal aantal soorten 127)
Stuifzandsorten (<i>Corynephoretalia</i>)	12	18
Heidesorten (<i>Vaccinio-Genistetalia</i>)	29	47
Heischrale graslandsoorten (<i>Nardetalia</i>)	9	8
Veensoorten (<i>Oxycocco-Spagnetetea</i>)	0.8	0.07
Naaldbossoorten (<i>Vaccinio-Piceetalia</i>)	10	11
Arme loofbossoorten (<i>Quercetalia robori-petraeae</i>)	23	15
Meso-eutrafente soorten (vnl. <i>Fagetalia</i>)	8	1
Nitrofiële soorten (vnl. <i>Chenopodieta</i> en <i>Epilobieta</i>)	8	0.1

Figuur 15.10. Aandeel van verschillende sociologische soortengroepen in de soortensamenstelling van twee in bodemkundig opzicht verwante associaties: het *Genisto-Callunetum* en het *Dicrano-Juniperetum*.

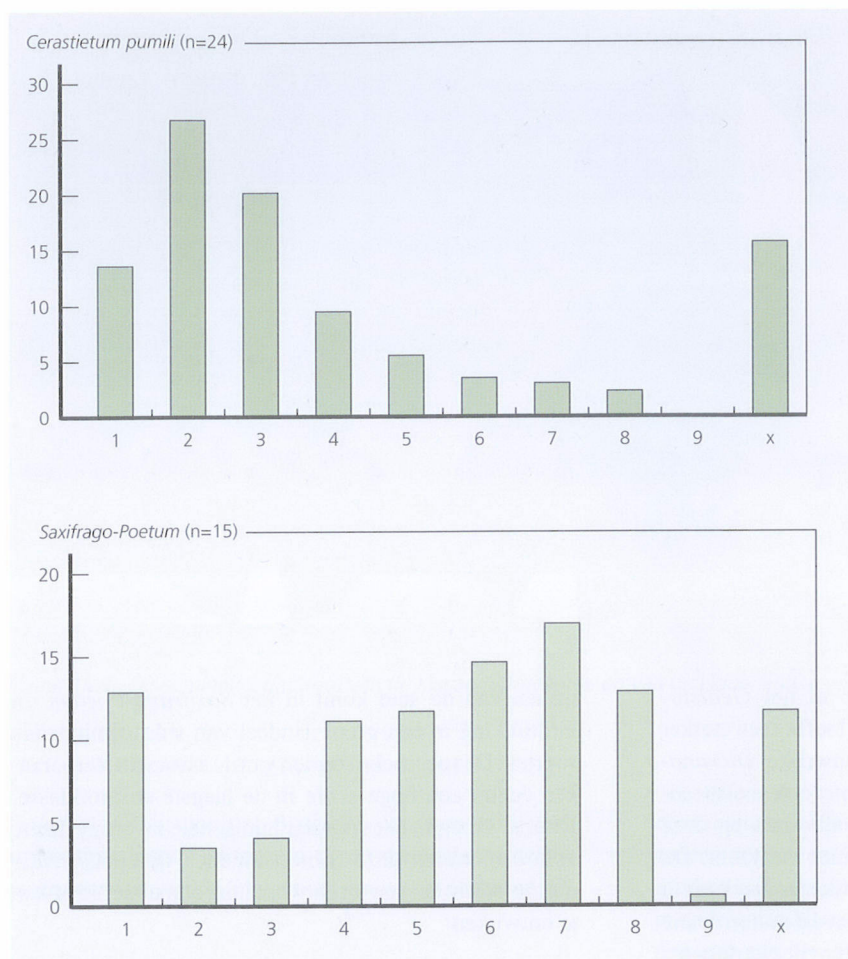
heide- en stuifzandsorten talrijker in het *Genisto-Callunetum*, terwijl soorten van arme loofbossen sterker zijn vertegenwoordigd in het schaduwrijke *Dicrano-Juniperetum*. In dit struweel komen echter ook veel meso-eutrafente en nitrofiële soorten voor die men op deze voedselarme zandgronden eigenlijk niet verwacht. De verklaring is dat jeneverbesstrooisel rijker is aan kalium en oplosbaar fosfaat dan heidestrooisel en dat de nitrificatie en de gehele stikstofkringloop er veel sneller verlopen.

Voorbeelden van spectra die gebaseerd zijn op indicatiegetallen voor afzonderlijke milieufactoren (volgens Ellenberg) worden onder andere gegeven door Mueller-Dombois & Ellenberg (1974). Een spectrum waarin sterk uiteenlopende vochtclassen in dezelfde vegetatielaag voorkomen wijst vaak op een recente sterke ontwatering; een spectrum met zowel oligo- als eutrafente soorten kan wijzen op eutrofiëring. In beide gevallen komen dan meestal ook soorten van storingsmilieus voor. Wanneer in een bos de soorten van de kruid- en moslaag meer tot de vochtminnende klassen behoren dan de soorten van de boomlaag, kan dit wijzen op een recente vernatting van de standplaats. Figuur 15.11 geeft het spectrum van de stikstofindicatie volgens Ellenberg (1992) van de in ons land voorkomende associaties van het verbond *Alyssio-Sedion*: het *Cerastietum pumili* en het *Saxifrago tridactylitis-Poetum compressae*. Hoewel de associaties syntaxonomisch verwant zijn, vertonen ze grote verschillen in de indicatiewaarden voor stikstof. Het *Saxifrago-Poetum* komt voor op te toppen van brede muren en wordt sterk antropogeen beïnvloed (urbaan), terwijl het *Cerastietum* gebonden is aan randjes van mergelrotsen in een half-natuurlijke omgeving, namelijk kalkgrasland. Het eutrofe

milieu van de stad komt in het *Saxifrago-Poetum* tot uitdrukking in een groot aandeel van stikstofminnende soorten. De specifieke soorten van de associatie veroorzaken echter een hoge score in de laagste stikstofklasse. Door al vroeg in het voorjaar hun gehele levenscyclus te voltooien weten deze winterannuellen de concurrentie met de later in het jaar tot ontwikkeling komende nitrofyten te ontwijken.

15.4 Het belang voor het wetenschappelijk onderzoek

De betekenis van de plantensociologie voor het wetenschappelijk onderzoek betreft niet alleen verwante disciplines als plantenecologie, palynologie, biocoenologie en landschapsecologie, maar ook het cultuurhistorisch onderzoek en de bodemkunde. Een voorbeeld van toepassing in het historisch onderzoek is de datering van meidoornheggen aan de hand van hun floristische samenstelling zoals die door Hooper (1970a, 1970b) in Engeland werd uitgevoerd. De heggen werden in het laatste millennium vrijwel alle als éénsoortige beplantingen aangelegd en vervolgens als heg beheerd. Hooper ontdekte dat bij gebruikmaking van proefstroken van ongeveer 30 meter de kolonisatiesnelheid van nieuwe soorten struiken min of meer constant is en gemiddeld ongeveer één per eeuw bedraagt, zij het dat hierin wel regionale verschillen optreden. Hooper trachtte het verband tussen soortenrijkdom en leeftijd per regio in een formule uit te drukken,



Figuur 15.11. Ecologische spectra van de stikstofindicatie volgens Ellenberg van het *Cerastietum pumili* en het *Saxifrago-Poetum compressae* in Nederland.

gebaseerd op het gemiddeld aantal soorten in heggen waarvan de aanlegdatum bekend is. Door gebruik te maken van deze correlatie konden historische vragen tot een oplossing worden gebracht. Tüxen (1958) toonde aan dat het mogelijk was om de ouderdom van akkers in Noordwest-Duitsland uit de actuele onkruidvegetatie af te leiden. Zelfs als deze al 500 jaar in gebruik waren, verschilden ze in dit opzicht nog steeds van akkers van 1000 of meer jaren oud.

De toepassing van plantensociologische kennis in de bodemkunde berust op het gegeven dat verschillen in bodemgesteldheid en waterhuishouding vaak goed gecorreleerd zijn met verschillen in de vegetatie. Vooral bij bodemkartering wordt hiervan gebruik gemaakt. Een voorbeeld is de bodemkartering van de Waddeneilanden (Van Oosten 1986). Achter de zeereep ligt een strook duinzanden waar de bodem maximaal tot 50 cm diep ontkalkt. Hier treffen we een door *Hippophae rhamnoides* (Duindoorn) en *Sambucus nigra* (Gewone vlier) gedomineerde struweelgemeenschap aan. Op dieper ontkalkte

gronden verdwijnt dit struweeltype, omdat de wortels van de struiken het kalkhoudende zand niet meer kunnen bereiken. Het verschil in bodemgesteldheid kan dus worden afgelezen aan de vegetatie. Een dergelijke correlatie tussen bodemfactoren en vegetatie geldt vaak slechts voor een beperkt gebied. De bevindingen kunnen niet zonder meer worden toegepast in andere gebieden.

Tot voor kort was de bodemclassificatie vooral gericht op toepassing in de landbouw en bosbouw. Voor het natuurbeheer en geïntegreerd bosbeheer biedt een dergelijke bodemclassificatie evenwel niet altijd voldoende informatie. Het is voor deze doeleinden zinvoller om uit te gaan van de differentiërende werking van bodemeigenschappen op de vegetatie om vervolgens daarop de bodemeenheden te baseren (zie Stortelder & Hommel 1990). In vergelijking met de gangbare bodemclassificatie blijken bijvoorbeeld tal van voorheen niet in de classificatie betrokken kenmerken van de strooisellaag en de A-horizont differentiërend te werken op de vegetatie.

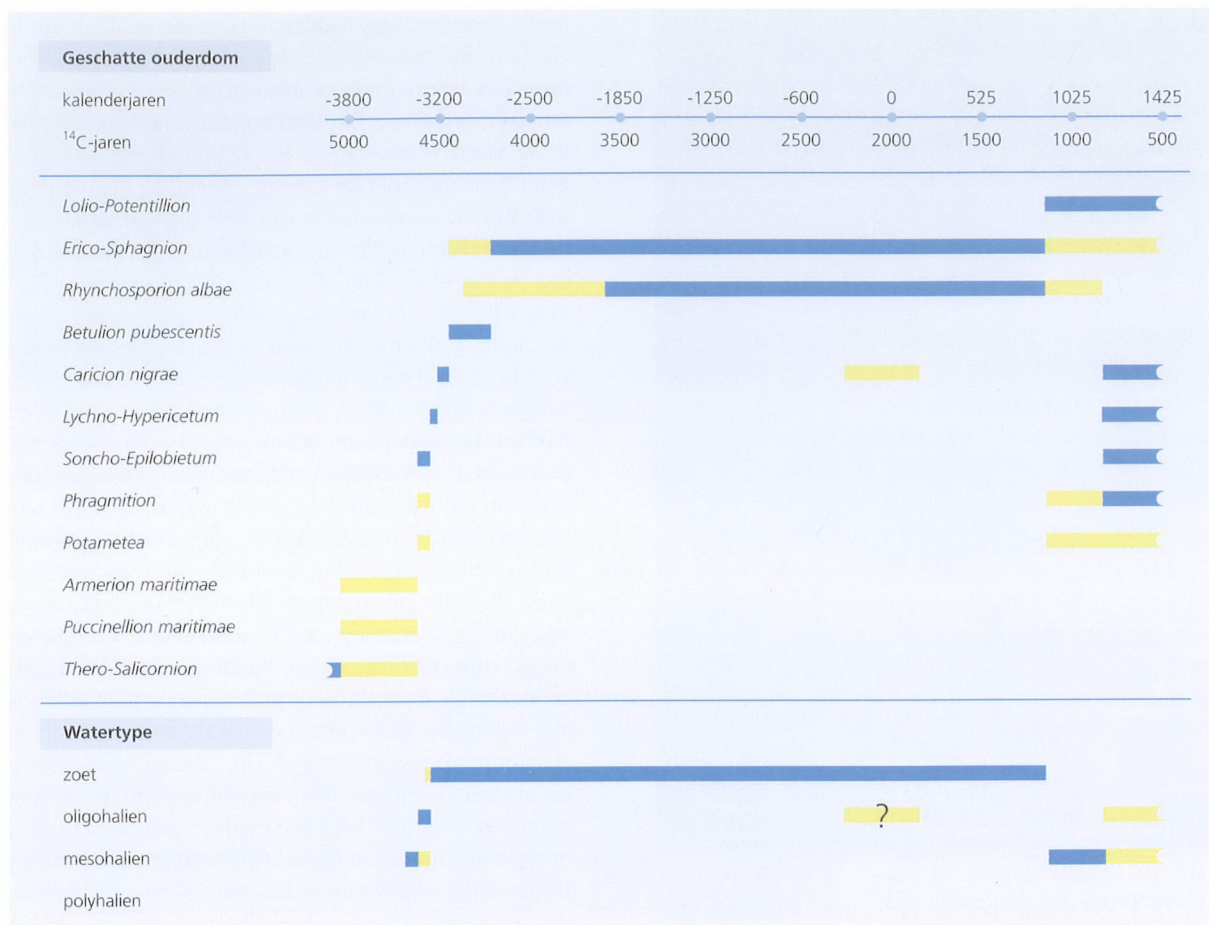


Foto 15.7. Van het Verbond van Wit vetkruid (*Alyso-Sedion*) komt in het zuiden van ons land één associatie voor in de urbane invloedssfeer, het *Saxifrago-Poetum compressae*; hier op een bakstenen muur in de omgeving van Maastricht, met *Poa compressa* (Plat beemdgras) en *Sedum album* (Wit vetkruid).

Sinds de publicatie van *Plantengemeenschappen in Nederland* (Westhoff & Den Held 1969) is door verschillende palynologen in ons land gebruik gemaakt van syntaxonomische kennis (o.a. Bakker & Van Smeerdijk 1982; Gotjé 1993; Hoogestijn 1989; Janssen 1972; Looze 1989; Pals et al. 1980; Van Geel et al. 1983; Van Haaster 1984; Witte & Van Geel 1985). Een voorbeeld van paleo-indicatie met behulp van plantengemeenschappen is de herkenning van het *Lolio-Potentillion* aan de hand van pollen en macroresten; deze plantengemeenschap is voor paleo-ecologen een indicator voor menselijke invloed, zoals begrazing, en inundatie met veelal brak water. Omdat men zich in de paleo-ecologie baseert op assemblages van pollen, zaden en andere planteresten uit het verleden, vormt de vergelijking met de huidige plantengemeenschappen een probleem (Janssen 1970). Het is bijvoorbeeld mogelijk dat de recente syntaxa in geheel natuurlijke landschappen een enigszins andere floris-

tische samenstelling hadden. Ook is het onduidelijk in hoeverre klimaatsveranderingen invloed hebben gehad op de syntaxonomische positie van soorten. Een specifiek probleem is dat niet alle planten uit het verleden even goed in de vorm van resten in het sediment zijn vertegenwoordigd. Dit hangt samen met verschillen in productie, verspreiding en resistentie van deze planteresten. Stufmeelkorrels bijvoorbeeld kunnen van lokale dan wel van regionale herkomst zijn, afhankelijk van hun verspreidingsmogelijkheden. Pollen van windbestuivers, zoals *Pinus* en *Quercus*, zijn meestal goed vertegenwoordigd, omdat ze over grote afstanden worden verspreid; zo ook pollen van waterplanten (bijv. *Menyanthes*), die via het water worden aangevoerd. Insektenbestuivers (bijv. *Ilex*) zijn daarentegen veelal slecht vertegenwoordigd of zijn alleen lokaal in grote aantallen aanwezig (*Salix*). Op basis van een analyse van uitsluitend pollen zijn daarom gewoonlijk slechts de hogere syntaxa te reconstrueren. Voor een meer gedetailleerde reconstructie van de destijds aanwezige syntaxa is een analyse van de zogenaamde macroresten (in de vorm van o.a. zaden, bladfragmenten en takjes) noodzakelijk. Evenals bij de pollenanalyse doet zich ook hier echter het probleem voor dat de macroresten niet evenredig vertegenwoordigd zijn. Zaden van bijvoorbeeld *Juncus* zijn resistent, terwijl andere zaden door geringe productie of beperkte zaadverspreiding, predatie of oxydatie ontbreken (*Salix*, *Gentiana pneumonanthe*). Desondanks is de vegetatie door middel van de pollen- én macrorestenanalyse gewoonlijk nog wel tot op het verbondsniveau te interpreteren; in bepaalde gevallen is zelfs een reconstructie op associatieniveau mogelijk.

Een voorbeeld van een palynologische vegetatierestructie is het onderzoek van Bakker & Van Smeerdijk (1982) over het IJperveld. Deze studie toont aan dat in het Laat-Holoceen zich vanuit een wadvlakte een rietmoeras kon ontwikkelen, dat via een oligotrofe berkenfase overgaat in hoogveen (fig. 15.12). Ruim 5000 jaar geleden ontwikkelde zich vanuit het *Thero-Salicornion* een kweldervegetatie (*Asteretea tripolii*) die mogelijk 400 jaar standhield en, nadat de invloed van de zee sterk was afgenomen, overging in een oligohalien rietmoeras. De pollen- en macrorestenassemblage (*Malvaceae*, *Calystegia sepium* en andere soorten van eutrofe rietruigte) wijzen op het voorkomen van het *Soncho-Epilobietum hirsuti*. Deze associatie van *Sonchus palustris* (Moerasmelkdistel), *Epilobium hirsutum* (Harig wilgeroosje) en *Althaea officinalis* (Heemst) is kenmerkend voor brakwatervenen; na een onderbreking van ruim 3500 jaar komt zij ook thans weer in het gebied voor. Het brakke rietmoeras raakte daarna van de zee geïsoleerd en verzoette, waarna achtereenvolgens het mesotrafante *Lychno-Hypericum tetrapteris* en het oligotrafante *Caricion nigrae* ontstonden. Uit de studie blijkt dat eutrafante riet-



Figuur 15.12. Vegetatiereconstructie en successie in het IJperveld (Noord-Holland) gedurende de laatste 5000 jaar. De meest waarschijnlijke reconstructie is met blauw aangegeven. Bewerkt naar gegevens van Bakker & Van Smeerdijk (1982).

gemeenschappen al na circa 40 jaar vervangen werden door oligotrafente veenmosbegroeiingen. Verdere successie leidde na zo'n 70 jaar tot een open moerasbos (waarschijnlijk *Betulion pubescentis*) in contact of met een ondergroei van het *Erico-Sphagnion* en het *Rhynchosporion albae*. Pas na ongeveer 240 jaar ontwikkelde zich uit dit moerasbos een open hoogveen, dat daarna voor een periode van circa 3000 jaar het landschap van het IJperveld bepaalde. Afhankelijk van klimaatschommelingen wisselden stadia met *Calluna*, *Erica* en *Molinia* elkaar af. Tijdens de transgressiefase omstreeks 250 v. Chr. bleef het veen grotendeels aanwezig. Grote veranderingen traden pas op toen rond 1000 n. Chr. met de ontginning werd begonnen. Door ontwatering oxydeerde het hoogveen en zakte het maaiveld tot onder de zeespiegel. Er ontstond een brak veenweidegebied met minerotrafente moerasgemeenschappen (*Phragmitetea*, *Caricion nigrae*, *Soncho-Epilobietum*) en vochtige weilanden (*Lolio-Potentillion*).

Fragmenten van het *Erico-Sphagnion* bleven aanwezig, maar het veronderstelde *Erico-Sphagnetum magellanicum* werd vervangen door het *Sphagno palustris-Ericetum*. Ook in de buurt van Vinkeveen is rond dezelfde tijd als in het IJperveld (3100 v. Chr.) een brakke aanloopfase van het hoogveen geconstateerd (Van Haaster 1984), maar de successie verliep ten dele via andere associaties.

Voor verschillende vormen van ecologisch onderzoek is het belang van de plantensociologie er vooral in gelegen dat met behulp van plantengemeenschappen het object van onderzoek gedefinieerd kan worden. Het syntaxonomische systeem biedt de basis voor het selecteren van te vergelijken objecten, bijvoorbeeld bij het opzetten van experimenteel onderzoek; mutatis mutandis biedt het achteraf ook het kader voor de generaliseerbaarheid van de resultaten van het onderzoek.

Voor syncologisch onderzoek is het uiteraard onont-

beerlijk eerst de objecten (de plantengemeenschappen) te beschrijven alvorens de relaties met het milieu kunnen worden onderzocht, maar ook bij autecologische studies is het van belang de variatie in vegetatietypen waarin de onderzochte soort voorkomt te kennen. Wanneer men bijvoorbeeld inzicht wil verkrijgen in de ecologie van een soort als *Fritillaria meleagris* (Wilde kievitsbloem), dan is het cruciaal te weten dat deze soort in verschillende vegetatietypen kan groeien, variërend van graslanden op matig voedselrijke bodem (*Arrhenatherion*) en ruigten (*Filipendulion*) tot bossen (*Alno-Padion*). Binnen de graslanden blijkt de soort een optimum te hebben in het *Fritillario-Alopecuretum pratensis*, waarbinnen drie subassociaties worden onderscheiden, ieder met hun eigen milieu. Wil men nu de ontwikkelingsbiologie van *Fritillaria* in grasland analyseren, dan is het onderzoek het meest effectief wanneer bij het kiezen van waarnemingspunten rekening wordt gehouden met het voorkomen in de onderscheiden subassociaties. De drie subassociaties



Foto 15.8. In de luvte van de zeereep, waar het zand nog slechts oppervlakkig ontkalkt is, gedijt een struweel met *Hippophae rhamnoides* (Duindoorn), *Rosa canina* (Hondsroos) en *Sambucus nigra* (Gewone vlier).

verschillen van elkaar in de dichtheid van de zode, hetgeen samenhangt met verschillen in overstromingsduur (Corporaal et al. 1993). Zo is de verhouding tussen het aantal bloeiende en niet-bloeiende planten in de afzonderlijke subassociaties respectievelijk groter dan 1,8 (*cynosuretosum*; minst overstromd, open zode), ongeveer 1,2 (*typicum*) en kleiner dan 0,6 (*calthetosum*; langdurig overstromd, dichte zode). Wanneer men nu de populatieopbouw van Kievitsbloemen van verschillende gebieden met elkaar wil vergelijken, dan is het van belang deze vergelijking te betrekken op locaties waar dezelfde subassociatie voorkomt.

In het voorgaande is ingegaan op spectra van plantengemeenschappen en op hun rol bij het formuleren van hypothesen ten behoeve van ecologisch onderzoek. Ook de syntaxa zelf kunnen die rol vervullen. Plantengemeenschappen van het *Lolio-Potentillion anserinae* komen voor op zeer uitlopende standplaatsen: zowel op vrij droge als op zeer natte, zowel op minerale als op venige, zowel op licht zandige als op zwaar kleiige, en zowel op zoete als op brakke bodems. Van Leeuwen (1966) wees erop dat de grote dynamiek het gemeenschappelijke en doorslaggevend kenmerk is van al deze milieus, in de vorm van instabiliteit in de tijd, zoals die tot uiting komt in sterk wisselende grondwaterstanden, periodieke vertrapting door vee en snelle stikstofmineralisatie. Vooral op basis van onderzoek aan deze gemeenschappen formuleerde Van Leeuwen de relatietheorie, waarin wordt beklemtoond dat elke soort - en wij voegen daaraan toe: elk syntaxon - een eigen mate van milieudynamiek vereist.

Het onderzoek naar het *Physcietum elaeinae*, een lichenengemeenschap op bomen, is een voorbeeld hoe de plantensociologie inzicht geeft in de relatieve betekenis van standplaatsfactoren. Deze gemeenschap komt in Zuid-Frankrijk en Nederland onder sterk verschillende omstandigheden voor. In Zuid-Frankrijk groeit zij op de zure, voedselarme schors van Steeneik (*Quercus ilex*), in en aan de noordrand van bosjes, ver van de bebouwing, op de west- tot noordoostzijde van de stammen. In Nederland daarentegen komt het *Physcietum elaeinae* voor op neutrale en voedselrijke schors van iepen, langs wegen in de nabijheid van de kust, op de zuidoost- tot zuidwestwaarts geëxponeerde zijde van bomen, vaak nabij woonhuizen of boerderijen (Barkman 1958). Uit gericht onderzoek naar de operationele factoren blijkt dat de standplaatsen veel minder van elkaar verschillen dan de beschrijving in eerste instantie doet vermoeden. De groeiplaats aan de kust in ons land garandeert een mild winterklimaat; de zuidzijde van de stam biedt in de zomer warmte en droogte. In Zuid-Frankrijk wordt de zure boomschors tijdens de droge zomers met kalkhoudende, voedselrijke stof geïmpregneerd, waardoor de schors van *Quercus ilex*



Foto 15.9. De populatieopbouw van *Fritillaria meleagris* (Wilde kievitsbloem) varieert tussen de afzonderlijke subassociaties van het *Fritillario-Alopecuretum pratensis*; hier de subassociatie *typicum* langs de Overijsselse Vecht ten noorden van Zwolle.

minder zuur wordt (van pH 4,9-5,7 tot 7,5-8,4); door de noordexpositie en het voorkomen in en langs bossen is het microklimaat voor Zuidfranse omstandigheden relatief koel en vochtig.

De veronderstelling dat syntaxonomische verschillen altijd gepaard gaan met milieuverschillen kan leiden tot niet-vermoede conclusies omtrent de rol van bepaalde ecologische factoren. Van vier typen eikenbos op arme zandgrond in Drenthe bijvoorbeeld werd de vegetatie onderzocht in relatie tot de fungi en de bodem (Jansen 1981). Op grond van de indicatiewaarden (Ellenberggetallen) van de differentiërende soorten lijkt de voedselrijkdom van de bodem toe te nemen in de volgorde: *Dicrano-Quercetum*, *Quercu-Betuletum*, *Violo-Quercetum typicum* en *Violo-Quercetum ilicetosum* (volgens de door Jansen gehanteerde indeling). Uit het bodemonderzoek bleek echter het gehalte aan nutriënten per kg grond vrijwel constant te zijn, zowel in de humuslaag als in de A-horizont daaronder. Aangezien in deze bossen bijna alle nutriënten in de humus zijn geconcentreerd, werden de gehalten aan nutriënten ook uitgerekend per volume-eenheid van de humuslaag. Deze laatste analyse gaf wel

een zekere toename in voedselrijkdom te zien in overeenstemming met de genoemde volgorde, maar de verschillen waren niet evenredig met de floristische. De bodemchemische verschillen tussen de twee subassociaties van het *Violo-Quercetum* bleken groter dan die tussen het *Violo-Quercetum typicum* en het *Quercu-Betuletum*. De verklaring moest blijkbaar gezocht worden in een andere, ecologische factor. Nader onderzoek wees uit dat alleen fytocoenosen van het *Violo-Quercetum* (beide subassociaties) een ongestoord bodemprofiel bezitten; het *Quercu-Betuletum* komt voor op een gestoord profiel, op vroegere akkers die tot 60-100 jaar geleden geploegd werden. Zonder syntaxonomisch onderzoek zou de rol van deze factor vermoedelijk niet gemakkelijk onderkend zijn.

15.5 Toepassingen in de landbouw

In het verleden is het plantensociologisch onderzoek in ons land ook van belang geweest door toepassing in de

landbouw. Op basis van de aanwezige plantengemeenschappen werden adviezen uitgebracht over bijvoorbeeld aard en intensiteit van de bemesting, gewaskeuze, graslandbeheer en assortimentskeuze voor beplantingen. De sterke intensivering van de landbouw, vooral mogelijk gemaakt door grootschalige ontwatering en ontsluiting in het kader van ruilverkavelingen, leidde ertoe dat het landbouwkundig gebruik van de grond in steeds mindere mate werd ingeperkt en gedifferentieerd door de landschappelijke omstandigheden. Met het grotendeels wegvallen van deze natuurlijke beperkingen nam de betekenis van de plantensociologie voor de bepaling van de bodemgeschiktheid in ons land sterk af. In de Derde Wereld echter draagt het plantensociologisch onderzoek nog steeds bij aan de ontwikkeling van de landbouw.

Thans maakt het landelijk gebied in Nederland opnieuw een ingrijpende ontwikkeling door, waarbij naast het streven naar een hoge agrarische productie geleidelijk meer ruimte wordt gecreëerd voor ecologische functies. Reeds vanaf het midden van de jaren zeventig worden landbouwgronden aan de intensieve productie onttrokken in het kader van de zogenaamde relatienota; deze gronden worden bestemd als reservaat of beheersgebied. Het gaat hier primair om de instandhouding respectievelijk vergroting van 'agrarische' natuurwaarden zoals bloemrijke graslanden en hoge dichtheden van weidevogels. Sinds de publicatie van het Natuurbeleidsplan in 1990 wordt daarnaast een gedeelte van de intensief beheerde landbouwgronden ingericht voor "ontwikkeling van 'nieuwe' natuur" al of niet in het kader van landinrichtingsprojecten.

Een klassiek voorbeeld van toepassing van de plantensociologie in de landbouw is het graslandonderzoek van D.M. de Vries en zijn medewerkers. Hun methode van onderzoek wordt in hoofdstuk 4 toegelicht (§ 4.4.2). Op basis van vegetatiebeschrijvingen en vegetatiekarteringen konden, zonder verdere metingen, globale tot vrij nauwkeurige uitspraken worden gedaan over grondwaterstanden (in zomer en winter), vochtgehalte van de bodem, zuurgraad, en gehalten aan kalium, magnesium, calcium, beschikbare stikstof en fosfor, uitmondend in adviezen voor bemesting, ontwatering, maaifrequentie en veebezetting (o.a. De Vries 1957; De Vries et al. 1957). Een ander voorbeeld van toepassing voor landbouwkundige doeleinden is de graslandkartering van Nederland door De Boer (1956), die in de jaren vijftig en zestig veel gebruikt werd voor de kwalificatie van landbouwgrond in het kader van ruilverkavelingen. Op basis van floristische verschillen tussen de diverse graslandtypen komt De Boer tot een indeling in gebruiksklassen, uitgedrukt in termen van produktie, kwaliteit van het gewas en draagkracht van de zode. Naast de gebruikswaarde werden ook de vochttoestand en de verzorgingstoestand van het grasland afge-

leid uit de soortensamenstelling. Op analoge wijze bestudeerden Bannink et al. (1974) de relatie tussen de soortensamenstelling van de akkeronkruidvegetatie en de bodemgesteldheid.

Een toepassingsvoorbeeld uit de Camargue heeft betrekking op een plan uit de jaren veertig om daar op grote schaal rijst te gaan verbouwen. Een verzoek aan Braun-Blanquet om advies hierover was aanleiding tot de kartering van de vegetatie van het gebied. Uit de kaart kon worden afgeleid dat grote delen voor rijstbouw ongeschikt waren en de exploitatie daarvan dus onrendabel zou zijn. Dit advies voorkwam niet alleen een financieel debâcle, maar ook de verdere aantasting van een bijzonder natuurgebied. Een ander voorbeeld uit het buitenland is de beoordeling van de landbouwgeschiktheid op basis van vegetatiekaarten (Trautmann 1968). Op landgebruikskaarten werd aangegeven welke terreinen geschikt zouden zijn voor onder meer graanbouw, grasland, fruitteelt, bosbouw, bepaalde wegbeplanting of recreatie.

In vergelijking tot de landbouw wordt in de bosbouw gewerkt met lange termijnen (25-150 jaar). Ingrepren in het bos werken lang door en snelle veranderingen zijn vaak niet mogelijk. De bosbouwer is daarom extra geïnteresseerd in het karakter van zijn terrein, vooral wat betreft de natuurlijke vruchtbaarheid van de grond en de vochtvoorziening. In plaats van het meten en karteren van een groot aantal verschillende standplaatsfactoren voor de bepaling van de geschiktheid van de groeiplaats, kan in veel gevallen worden volstaan met het maken van een vegetatiekaart, waaruit afgeleid kan worden welke gebieden bosbouwkundig gezien gebreken vertonen en waar goede mogelijkheden liggen (o.a. Vlieger 1935, 1944; Diemont 1937; Meijer Drees 1938). Vooral in de Duitse traditie zijn veel voorbeelden van vegetatiekarteringen voor bosbouwkundige doeleinden voorhanden. Ellenberg (1967) vergelijkt vijf verschillende methoden van vegetatiekartering ten behoeve van de bosbouw-groeiplaatskartering. De kartering van de ondergroei als indicator voor de kwaliteit van de standplaats is niet alleen zinvol in natuurlijke bossen; ook in aangeplante bossen is de relatie tussen de begroeiing van de bosbodem en de standplaats meestal duidelijk aanwijsbaar. Voor ons land zijn voorbeelden uitgewerkt door Bannink et al. (1973) en Stortelder & Hommel (1990). Het belang van deze kennis neemt toe omdat de bosbouw in ons land zich steeds minder eenzijdig richt op de houtproduktie, terwijl de belangstelling voor de spontane plantengroei in bossen groter wordt (geïntegreerd bosbeheer).

15.6 Toepassingen in het natuurbeheer

De betekenis van de plantensociologie voor het natuurbeheer is tweeledig. In de eerste plaats kunnen aan de hand van plantensociologische overzichten en kennis uitspraken worden gedaan over de natuurwaarden van een bepaald terrein, hetgeen bijvoorbeeld richtinggevend is voor het aankoopbeleid van natuurbeschermingsorganisaties. Het overzicht van Nederlandse plantengemeenschappen maakt het mogelijk om criteria voor het bepalen van de natuurwaarde direct toe te passen. Na identificatie kan voor iedere plantengemeenschap van een gegeven terrein onder meer worden nagegaan of deze relatief soortenrijk dan wel soortenarm is (volledigheid), hoe algemeen het type voorkomt en hoe het binnen ons land verspreid is (zeldzaamheid), of het zich gemakkelijk opnieuw kan ontwikkelen (vervangbaarheid), of het een tijdelijke stadium betreft dan wel een eindstadium (duurzaamheid), en hoe sterk de gemeenschap bedreigd wordt (kwetsbaarheid). Ook informatie op soortsniveau is hiervoor bruikbaar, maar de criteria om deze waarden te beoordelen worden toch vooral ontleend aan een hoger integratieniveau dan dat van individuele soorten. Voor het behoud van de soorten is het nodig om de levensgemeenschappen en hun relaties tot het milieu in stand te houden. De vraag hierbij is of de te beschermen soorten in hun 'natuurlijke' milieu voorkomen of dat hun voorkomen min of meer toevallig is. Verder wordt daarbij gelet op de mogelijkheden die er zijn om de kwaliteit van het terrein duurzaam te handhaven. De keuze om een terrein als natuurgebied in stand te houden wordt ook in internationale context beoordeeld. In het natuurbeheer wordt uiteindelijk gestreefd naar een netwerk van niet te kleine natuurgebieden en naar een zekere geografische spreiding van de levensgemeenschappen. Voor de beoordeling van de kwaliteit van zo'n netwerk (de ecologische hoofdstructuur) is het syntaxonomisch referentiekader een geschikt instrument. Met het veiligstellen van de in ons land voorkomende plantengemeenschappen wordt ook het grootste gedeelte van de bedreigde plant- en diersoorten behouden. Een voorbeeld van de wijze waarop plantensociologische kennis gebruikt wordt voor de ontwikkeling van beleid voor het natuurbeheer is de 'Nota Ecosysteemvisies' uit 1993. Deze geeft onder meer een beschrijving van na te streven 'natuurdoeltypen', samengevat per fysisch-geografische regio.

In de tweede plaats is plantensociologische kennis van betekenis voor het beheer van bestaande natuurgebieden en de ontwikkeling van nieuwe natuurterreinen. Het terreinbeheer heeft vooral betrekking op het al dan niet regelmatig ingrijpen in de vegetatiestructuur (intern beheer; bijv.

beweiden, plaggen, maaien of nietsdoen) en op het sturen van milieu-invloeden van buitenaf (extern beheer). Intern en extern beheer zijn er samen op gericht om de biologische diversiteit in stand te houden of te vergroten. Een voorbeeld van de wijze waarop plantengemeenschappen kunnen dienen als basis voor uit te voeren beheersmaatregelen wordt gegeven door Bakker (1979). Uitgaande van een vegetatiekaart wordt een beheerskaart opgesteld door voor iedere onderscheiden plantengemeenschap de meest gewenste beheersvorm in te vullen. Het voorbeeld betreft een 160 ha groot moerasgebied in het natuurreservaat de Wieden in Noordwest-Overijssel, dat wordt gevormd door een mozaïek van petgaten, trilvenen, rietvelden, graslanden, wilgenstruwelen en broekbossen. De gemeenschappen met de hoogste natuurwaarden zijn trilvenen (*Scorpidio-Caricetum diandrae*, *Sphagno-Caricetum lasiocarpae*), veenmosrietlanden (*Pallavicinio-Sphagnetum*) en blauwgraslanden (*Cirsio-Molinietum*); deze vegetatietypen vertonen een versnipperd verspreidingspatroon en beslaan slechts een beperkte oppervlakte van het totale gebied (fig. 15.13). Voor al deze gemeenschappen wordt in principe een maai-beheer voorgesteld, waarbij onderscheid wordt gemaakt in jaarlijks maaien in de late herfst (oktober-december) of jaarlijks maaien in de late zomer (augustus-september). Uit de voorgestelde beheerseenheden op de kaart (fig. 15.14) blijkt dat de 'vertaling' van vegetatietypen naar beheersvormen niet rigide wordt uitgevoerd, maar dat daarbij rekening wordt gehouden met de beheerspraktijk. De uitvoerbaarheid van het beheer wordt immers mede bepaald door de onderlinge ligging, bereikbaarheid en grootte van de afzonderlijke vegetatie-eenheden. Zo wordt het *Scorpidio-Caricetum diandrae* weliswaar meestal in de late zomer gemaaid, maar op sommige plaatsen in de late herfst of winter samen met andere begroeiingen die dan gemaaid worden; op sommige plaatsen wordt de vegetatie zelfs in het geheel niet gemaaid.

De natuurontwikkeling richt zich vooral op het creëren van nieuwe milieus (natuurtechnische milieubouw) die kansrijk zijn voor spontane vestiging van gewenste levensgemeenschappen. Deze inrichting van gebieden in het kader van natuurontwikkeling is gewoonlijk eenmalig. Een veel gehoorde opvatting hierbij is dat bij de verdere ontwikkeling van de vegetatie de rol van de mens geminimaliseerd zou moeten. De gewenste variatie zou dan worden bereikt door uit te gaan van voldoende grote gebieden, waarin grote zoogdieren (desgewenst geïntroduceerd) zorgen voor extra differentiatie in de vegetatiestructuur, en daarmee ook voor voldoende biologische diversiteit. Indien echter natuurontwikkeling na de initiële fase gevolgd wordt door een ontwikkelingsbeheer, kan aan de hand van een plantensociologisch overzicht het antwoord worden verkregen op de vraag welke beheers-



Foto 15.10. Rietlandbeheer in de Wieden. Voor het vaststellen van optimale beheersmaatregelen in natuurterreinen is een vegetatiekaart op plantensociologische grondslag een geschikte basis.

maatregelen noodzakelijk zijn om de kwaliteit van het terrein gericht verder op te voeren.

Plantensociologisch onderzoek geeft ook inzicht in het verloop van de veranderingen in de vegetatie, bijvoorbeeld door het in de tijd volgen van permanente kwadranten of door het herhaald uitvoeren van vegetatiekarteringen. Deze veranderingen kunnen het gevolg zijn van spontane processen in de vegetatie zelf (humusopbouw, onderlinge concurrentie) of van invloeden van buitenaf (verdroging, atmosferische depositie, recreatie). Aan de hand van een syntaxonomisch classificatiesysteem kan worden nagegaan welke plantengemeenschappen zich daarbij ontwikkelen en hoe volledig deze zijn. Belangrijk daarvoor is de uitbreiding van het syntaxonomische systeem met romp- en derivaatgemeenschappen (zie hfst. 7), waardoor ook onvolledig ontwikkelde plantengemeenschappen kunnen worden geïdentificeerd en beoordeeld op hun betekenis voor het natuurbeheer.

Ontwikkelingen in de vegetatie worden gevolgd door middel van een netwerk van referentiepunten die op gezette tijden worden onderzocht, bijvoorbeeld door middel van vegetatieopnamen (monitoring). Om de veranderingen in kwantitatieve zin te kunnen relateren aan veranderingen in het milieu is het zinvol tegelijkertijd (op dezelfde lokaties) de van belang geachte milieufactoren te volgen. Dergelijke meetnetten kunnen voor lokale gebieden worden uitgezet, maar ook over grotere gebieden zoals provincies of zelfs geheel Nederland. Onderzoek aan lokale (regionale) meetnetten is bijvoorbeeld het volgen van de veranderingen in de duinvegetatie van

Meijndel in samenhang met het onttrekken van drinkwater, het sinds 1953 verrichte onderzoek van de successie van de zoutvegetatie op plaatkwelders (Rozen & Westhoff 1985), het onderzoek naar de bodemdaling op Ameland als gevolg van gaswinning (Dankers et al. 1987), en het beschrijven van de vegetatieveranderingen in Zeeland na het uitvoeren van de Delta-werken (o.a. Beeftink 1987; De Leeuw 1992). Ook het onderzoek in de provincie Zuid-Holland, waar aan de hand van grote aantallen opnamen de vegetatieontwikkeling in het agrarisch gebied wordt gevolgd, is een voorbeeld van het volgen van een regionaal meetnet. Vooral de laatste jaren kent de vegetatiemonitoring van grote gebieden een groeiende belangstelling. Een voorbeeld van landelijke monitoring is het onderzoek naar de toestand van het Nederlandse bos door het opstellen van zogeheten bosstatistieken, waarvan er inmiddels vier zijn verschenen (o.a. Dirkse 1987). Ook het in de tijd volgen van de epifytenvegetatie (korstmossen) in ons land is een voorbeeld van monitoring; hierbij wordt langs indirecte weg inzicht verkregen in de veranderingen in de mate van luchtverontreiniging in verschillende gebieden.

Tot slot van deze paragraaf geven we een voorbeeld van het gebruik van plantensociologische kennis dat betrekking heeft op de herintroductie van soorten in natuurgebieden. Voor de discussie over de vraag in hoeverre het verantwoord is om soorten in een gebied terug te brengen wordt verwezen naar Londo & Van der Meijden (1991), Verkaar & Van Wirdum (1991) en Westhoff (1994). In de literatuur worden verschillende voorwaarden genoemd

voor eventuele herintroductie van soorten: (1) het is gewenst het experiment in het begin beperkt te houden, bijvoorbeeld door slechts met één lokatie te beginnen, (2) het experiment moet controleerbaar zijn en nauwkeurig worden vastgelegd, (3) het materiaal moet in genetisch opzicht zoveel mogelijk overeenkomen met dat van de vroegere populatie ter plaatse, en (4) de soort wordt alleen ingebracht in een plantengemeenschap waarin deze vegetatiekundig thuishoort; dit biedt tevens de beste garantie voor het welslagen van de herintroductie (Strykstra et al. 1993). Met betrekking tot het vierde criterium biedt de plantensociologie de referentie. Aan de hand van vegetatieopnamen kan men een vergelijking maken tussen de terreinen waar men herintroductie overweegt en de sociologische positie van de in te voeren soort, waarbij gebruik gemaakt wordt van historische opnamen. Terreinen die op het eerste gezicht geschikt lijken, blijken dan floristisch vaak zodanig verarmd dat in vergelijking met vroeger sprake is van een ander vegetatietype. In de studie van Strykstra et al. (1993) werd voor diverse terreinen in Drenthe en Zuidoost-Friesland de kansrijkdom van herintroductie van de soorten *Arnica montana* (Wolverlei), *Gentiana pneumonanthe* en *Pedicularis sylvatica* (Heidekartelblad) nagegaan. In alle gevallen bleek de vegetatie van de onderzochte terreinen wezenlijk anders dan van de referenties. De grootste verschillen werden aangetroffen bij *Arnica montana*. Op grond hiervan wordt verondersteld dat de kans klein is dat zich in de veranderde fytocoenosen stabiele populaties zullen handhaven. Een oorzaak van dit geringe succes kan zijn dat geen verjonging meer plaatsvindt.

15.7 Toepassing in de ruimtelijke ordening

Een belangrijk toepassingsveld van de plantensociologie is de ruimtelijke ordening. Voor een overzicht van de verschillende activiteiten op dit terrein in ons land wordt verwezen naar Burggraaff et al. (1979) en Dumont et al. (1985). In toenemende mate wordt in Nederland op alle planningsniveaus (zowel in bestemmingsplannen, streekplannen als in landelijke nota's) rekening gehouden met het voorkomen van plantengemeenschappen en de daaruit voortvloeiende informatie. Op basis hiervan worden bijvoorbeeld kaarten afgeleid waarop de gevoeligheid voor ontwatering en bemesting is aangegeven; in combinatie met natuurwaardenkaarten (op het niveau van streekplannen) vormen deze de basis voor het lokaliseren van zogenaamde groene gebieden.

Toepassing van het plantensociologisch systeem op nationaal niveau heeft onder meer geleid tot de kartering



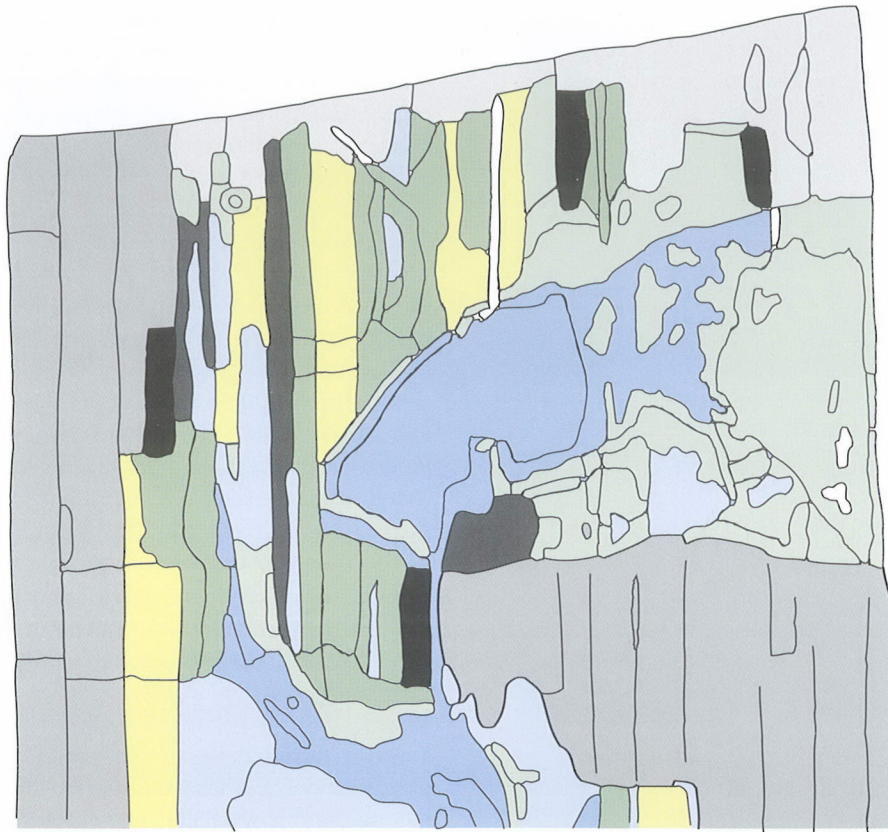
Foto 15.11. Bloeiende *Gentiana pneumonanthe* (Klokjesgentiaan) samen met vruchten van *Narthecium ossifragum* (Beenbreek). Een belangrijk gegeven bij herintroductie van dergelijke soorten is de actuele floristische samenstelling van het terrein.











(schaal 1:200.000) van de potentiële natuurlijke vegetatie van Nederland (Kalkhoven et al. 1976). Ten behoeve van de ruimtelijke planning worden op regionaal niveau vegetatiekarteringen uitgevoerd variërend van schaal 1:5.000 tot 1:50.000, gecoördineerd door de verschillende provincies. Op lokaal niveau worden karteringen uitgevoerd op schaal 1:5.000 en 1:10.000, in enkele gevallen door bij gemeenten werkzame onderzoekers, maar meestal uitgevoerd door adviesbureaus, ook in opdracht van rijksdiensten als de Landinrichtingsdienst en het Staatsbosbeheer. De vegetatiekaarten die voor ruimtelijke orderingsdoeleinden gemaakt worden, worden voornamelijk toegepast voor de beantwoording van de volgende vragen: (1) Welke gebieden zijn interessant in het kader van natuurbehoud? Het gaat hierbij om de natuurwaarden die men, gezien de vigerende beleidsnota's, bij de toewijzing van nieuwe bestemmingen zoveel mogelijk wil ontzien en bij de handhaving van bestaande bestemmingen zoveel mogelijk wil veiligstellen. (2) Waar liggen



- | | |
|----|---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| 0 | open water zonder vegetatie |
| 1 | <i>Nymphaeion:</i> <i>Potamo-Nupharetum</i>
<i>Nymphoidetum peltatae</i> |
| 2 | <i>Hydrochariton:</i> <i>Hydrocharito-Stratiotetum</i>
sociatie van <i>Utricularia vulgaris</i> |
| 3 | <i>Cicuto-Caricetum pseudocyperi</i> |
| 4 | <i>Phragmition:</i> <i>Scirpetum lacustris</i>
<i>Typhetum angustifoliae</i>
<i>Scirpo-Phragmitetum</i>
<i>Thelypterido-Phragmitetum</i> |
| 5 | <i>Magnocaricion:</i> <i>Caricetum paniculatae</i>
dominantie van <i>Carex acutiformis</i> , <i>Carex riparia</i> of <i>Phalaris arundinacea</i> |
| 6 | <i>Calthion palustris:</i> o.a. <i>Senecioni-Bromerum racemosi</i> |
| 7 | <i>Cirsio-Molinietum</i> |
| 8 | <i>Valeriano-Filipenduletum</i> |
| 9 | <i>Lolio-Cynosuretum</i> en <i>Poo-Lolietum</i> |
| 10 | <i>Caricion curto-nigrae:</i> <i>Sphagno-Caricetum lasiocarpae</i>
<i>Pallavicinio-Sphagnetum</i>
<i>Caricetum curto-nigrae</i> |
| 11 | <i>Scorpidio-Caricetum diandrae</i> |
| 12 | <i>Carici elongatae-Alnetum</i> , <i>Alno-Padion</i> , <i>Myricetum gale</i> , <i>Salicetum pentandro-cinereae</i> ,
<i>Frangulo-Salicetum auratae</i> of <i>Alno-Salicetum cinereae</i> |

Figuur 15.13. Vegetatiekaart van het noordelijk deel van het Kierse Wijde bij Wanneperveen (naar Bakker 1979, gebaseerd op gegevens van H. Piek).



Beheersmaatregelen	Beheerseenheden en beoogde begroeiingstypen	Huidig vegetatietype (fig. 15.12)
	nietsdoen	broekbos en struweel
	nietsdoen	open water
	[jaarlijks maaien in de winter jaarlijks maaien in de late herfst	rietland (dekriet)
		rietland (bladriet)
	jaarlijks maaien in de late zomer; geen bemesting	hooilanden op voedselarme bodem
	maaien in de tweede helft van juni en in september; geen bemesting	vershraling van voormalig bemest hooiland
	maaien in de tweede helft van juni en in september; lichte bemesting	weinig bemest hooiland
	vierjaarlijks maaien in late herfst of winter; geen bemesting	ruigten
	extensieve beweiding door vee; geen bemesting	weiland
	uitgraven	nieuwe petgaten met initiële verlandingsstadia

Figuur 15.14. Beheerskaart van het noordelijk deel van het Kierse Wijd bij Wanneperveen (naar Bakker 1979, gebaseerd op gegevens van H. Piek).

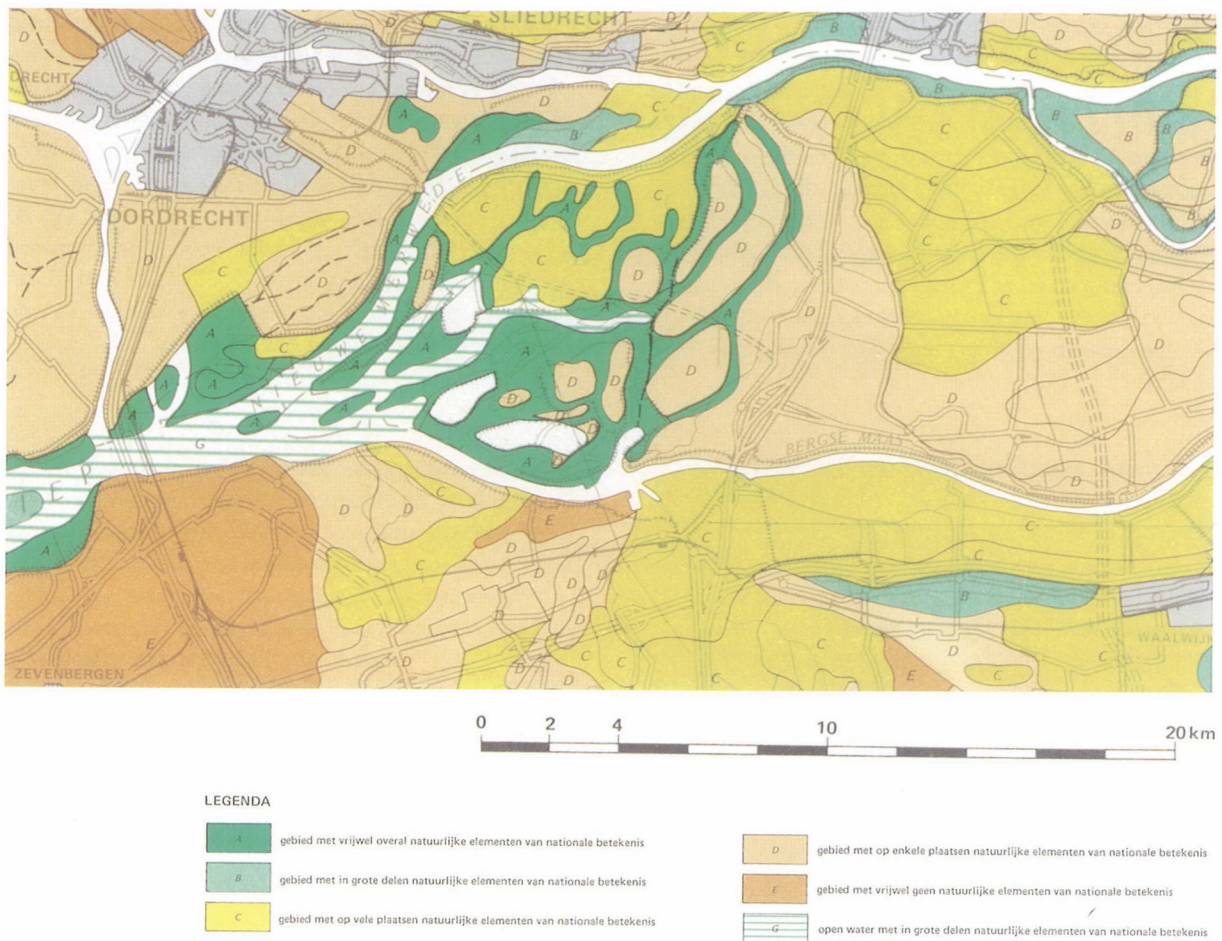


Foto 15.12. Voor het bepalen van de ecologische betekenis van het natuurlijk milieu in Nederland werd in 1976 gebruik gemaakt van de 'Vegetatiekaart van Nederland' (schaal 1:200.000; vgl. foto 14.4).

mogelijkheden voor natuurontwikkeling? Het gaat hierbij vooral om de vegetatie als indicator van zogenaamde kansrijke gebieden, vooral van gradiëntrijke milieus, die door intensief beheer/gebruik genivelleerd zijn. Ook dit zijn gebieden die zo mogelijk ontzien worden bij bestemmingsverandering, dan wel voor de bestemming natuurgebied in aanmerking komen. (3) Op lokaal niveau speelt de vraag welk beheer optimaal is voor de ontwikkeling van waardevolle gebieden en welke beheersvormen daarmee strijdig zijn (bijv. landbouw en recreatie).

Het plantensociologisch onderzoek draagt ook bij aan de onderbouwing van milieu-effect-rapportages (m.e.r.). Bij een dergelijke procedure worden mogelijke effecten op natuur en landschap aangegeven die het gevolg zijn van ingrepen (grondwateronttrekking, aanleg van autowegen, uitbreiding van luchthavens), teneinde deze aspecten volwaardig mee te wegen alvorens een besluit wordt

genomen. De opsteller van het Milieu-Effect-Rapport (MER) wordt daarbij voor twee verschillende problemen geplaatst. Ten eerste moet hij een uitspraak doen over de veranderingen die te verwachten zijn in de abiotische milieufactoren; vervolgens moeten de verwachte veranderingen worden vertaald naar de effecten op de plantengroei en de fauna. Hierbij wordt veelvuldig gebruik gemaakt van modellen, bijvoorbeeld om te voorspellen welke hoeveelheid van een stof zal neerslaan op welke afstand van een gepland lozingspunt. Met hydro-ecologische modellen kunnen redelijk betrouwbare uitspraken worden gedaan over effecten van grondwaterwinning of van peilverlaging op de waterhuishouding en over veranderingen in de vegetatie die zich als gevolg daarvan op termijn voltrekken. Sommige methoden richten zich op afzonderlijke soorten (Wassen 1990; Wassen & Barendregt 1992; Barendregt 1993), andere op de vegetatie als onderdeel van het ecosysteem (Runhaar 1989; Van Wirdum

1991). Door hierbij een plantensociologische invalshoek te kiezen worden verschillende doelen bereikt. Ten eerste wordt de bestaande kennis over de plantengemeenschappen van het studiegebied meer overzichtelijk. Op basis van dit syntaxonomisch overzicht kunnen natuurwaarden worden toegekend, uitgaande van criteria zoals zeldzaamheid, vervangbaarheid en kwetsbaarheid. Het overzicht van plantengemeenschappen biedt vervolgens een referentie voor het structureren van de milieu-effecten, waardoor de complexe samenhang tussen effecten en gevolgen voor bestuurders en andere betrokkenen toe-

gankelijker wordt. Tenslotte is het mogelijk de opgedane kennis toe te passen ten behoeve van milieu-effect-rapportages in andere gebieden, althans wanneer deze qua ingreep en landschappelijke situatie min of meer overeenkomstig zijn. Dit werkt kostenbesparend en is des te meer van belang omdat milieu-effect-rapportage steeds meer wordt toegepast, sinds 1994 ook in het kader van de landinrichting. Behalve voor het voorspellen van verwachte effecten kan de plantensociologie een rol spelen bij het (wettelijk verplicht gestelde) evalueren van de gevolgen, bijvoorbeeld door monitoring.