

VERANDERINGEN IN DE VEGETATIE
IN DE RELATIE TOT MILIEUDYNAMIEK.

~~6399~~
37339

W.G. BEEFTINK.

Overdruk uit:

**CONTACTBLAD
VOOR OECOLOGEN**

15 (2/3): 59-77 (1979).



Vlaams Instituut voor de Zee
Flanders Marine Institute

Veranderingen in de vegetatie in relatie tot milieudynamiek

W.G. Beeftink (Delta Instituut voor Hydrobiologisch Onderzoek, Yerseke)
 (Mededeling nr. 184)

Basistheorieën

De tak van de geobotanie die zich met veranderingen in natuurlijke tot bijna cultuurlijke plantengemeenschappen bezighoudt, wordt wel vegetatiedynamica (Knapp 1974) of syndynamica (Braun-Blanquet 1951) genoemd. Zij wordt reeds beoefend van de tijd af dat de geobotanie zich als een aparte tak van wetenschap ging ontwikkelen (zie Braun-Blanquet 1951, p. 443). Reeds spoedig ontstonden er twee modellen of paradigma's (Kuhn 1970) van objectbenadering:

1. Het postulaat van het organismale karakter van (planten)gemeenschappen, waarbij regeneratieve veranderingen in een gemeenschap worden geïnterpreteerd als symptomen analoog aan het herstel van een organisme van letsel (Clements 1916), en waardoor bijgevolg een continue analyse van eigenschappen van de gemeenschap als geheel wordt voorgestaan (Margalef 1968, Odum 1969).
2. Het postulaat van het individualistische karakter van de soorten in een (planten)gemeenschap, waarbij veranderingen in de samenstelling worden geïnterpreteerd als beperkingen in de aanpassing (resilience, resistance) van de individuele soorten of zelfs van de afzonderlijke individuen aan milieuveranderingen, onafhankelijk van een eventuele daarboven uitgaande eigenschap van de gemeenschap als geheel (Gleason 1926).

Onder een paradigma wordt daarbij verstaan: universally recognized scientific achievements that for a time provide model problems and solutions to a community of practitioners (Kuhn 1970, p. VIII), of, zoals Simberloff (1976) het uitdrukt (die ook Kuhn (1970) citeert): a theory so widely accepted as an accurate description of nature that failure of an experiment to yield the result deduced from the theory leads not to rejection of the theory but rather to attempts to fault the deductive logic or experimental procedure, or simply to willful suspension of belief in the experimental result.

Dit uitgangspunt heeft de laatste 10 jaar veelal geleid tot het beschrijven van successie als een vervangingsproces volgens Markov-modellen (Horn 1976).

Voor de vooruitgang van de kennis en het inzicht in het vakgebied is het noodzakelijk zich voortdurend af te vragen of deze en andere dergelijke theorieën (zie bv. Simberloff 1976 met betrekking tot de evenwichtstheorie uit de eiland-biogeografie van MacArthur & Wilson 1967) wel voldoende zijn toegespitst op hypothesen (of clusters van hypothesen) die met behulp van testimplicaties kunnen worden getoetst (falsifieerbaar zijn, zie ook Van der Steen 1973). Ook met betrekking tot de Relatietheorie van Van Leeuwen (1966, 1973, deze reeks) bestaat daaraan grote behoefte. Een eerste geslaagde poging is gedaan door Strijbosch (1976) met een vergelijkend oecologisch onderzoek van de vegetatie in oligotrofe en geëutrofiëerde vennen. Het door BION gesubsidieerde onderzoek van een methodologische analyse van deze theorie (Reddingius, wgm. Theoretische Biologie) en van een vergelijkend patroononderzoek in vegetatie en milieu op de Boschplaat ter toetsing van deze theorie voor gradiënt-situaties (Westhoff, wgm. Plantenoecologie en Vegetatiekunde) verdient dan ook sterke ondersteuning. De betekenis van toetsingsonderzoek van andere theoretische probleemvelden voor de wetenschappelijke begripsvorming dient extra te worden benadrukt, vooral omdat de laatste tijd de neiging bestaat om aan de maatschappelijke relevantie van onderzoek een steeds groter gewicht toe te kennen.

Daarbij bevinden wij ons in een dilemma: enerzijds is er de wetenschappelijke eis van het opstellen en testen van falsifieerbare hypothesen, anderzijds is er de dringende maatschappelijke noodzaak om uit het oogpunt van overleving tot wetenschappelijk aanvaarde en maatschappelijk erkende theorieën te komen. De wetenschap is daarbij dikwijls niet aan de verleiding ontkomen om reeksen van tautologische (d.w.z. logisch uit axioma's voortvloeiende) uitspraken in de oecologische theorieën op te nemen (Peters 1976). Simberloff (1976) constateerde deze tautologische trekken ook in de "Theory of island biogeography" van MacArthur & Wilson (1967) en Van der Maarel & Dauvellier (1978) in de Relatie Theorie van Van Leeuwen.

Ofschoon de basisconcepties van de Relatie voor een oecologische benadering van biota aantoonbaar gegrond zijn (Van der Maarel & Dauvellier 1978), zullen de tautologische elementen in deze theorie waar mogelijk vervangen moeten worden door empirisch toetsbare uitspraken van hoog informatief gehalte (zie ook Magee 1973). Al mogen volgens Peters (1976) oecologische tautologieën gerust als bruikbare elementen in een basistheorie, in dit geval voor natuur-bescherming en milieubeleid, worden geaccepteerd, mits zij ook als zodanig duidelijk onderscheiden blijven van falsifieerbare en empirisch getoetste uitspraken.

Doelstelling vegetatiedynamica

De belangrijkste doelstellingen in de vegetatiedynamica zijn:

1. Opheffing van de discrepantie in de kennis van temporele en ruimtelijke variaties in de vegetatie;
2. Meer inzicht in de wetmatigheden (order) in de ruimtelijk-temporele verschijnselen (order in parts: structure; order in processes: function, Von Bertalanffy 1973).
3. Meer inzicht in de relaties tussen de dynamica van plantengemeenschappen (incl. mossen) enerzijds en die van dier-, fungus- en microbenpopulaties anderzijds.
4. Meer inzicht in de oecologische neveneffecten van menselijke activiteiten (cultuur- en civieltechnische ingrepen, industrialisatie, milieuverontreiniging).

De eerste doelstelling heeft betrekking op het inhalen van achterstanden in het vakgebied, de tweede op een beter theoretische onderbouwing van het vakgebied, de derde op de betrekkingen tot andere vakgebieden, en de vierde op de maatschappelijke implicaties. Over een rangorde naar urgentie kan hier geen algemene uitspraak worden gedaan.

De plaats van de vegetatiedynamica in het werkterrein van de werkgemeenschap

In tabel 1 is de plaats van de vegetatiedynamica ten opzichte van de andere vakgebieden binnen de werkgemeenschap uitgezet. Er blijkt een duidelijke overlap met de landschapsoecologie en de populatiedynamica te zijn, terwijl de oecofysiologie *sensu stricto* er buiten valt. Deze overlap geeft aan, dat er zowel naar de zijde van de landschapsoecologie als naar die van de populatiedynamica gemakkelijk gemeenschappelijke probleemstellingen moeten kunnen worden geformuleerd. Een dergelijke inbreng van twee of zelfs meer kanten (niet alleen binnen de geobotanie, maar ook door de zoölogische en microbiële oecologie er in te betrekken) geeft kansen op een belangrijke vooruitgang in het verstaan van "de moeilijke oecologie" (Van Dobben 1976) en op een uitbouw in de richting van oecosysteemonderzoek.

Case-studies in de vegetatiedynamica

De veranderingen in de vegetatie variëren van dagelijkse rhytmieken in fysiologische mechanismen tot de evolutie van coenosen en van de samenstellende taxa die vele duizenden jaren kunnen vergen (Tabel 2). Elk type verandering is een aspect uit het geheel van het complexe verschijnsel vegetatieverandering. Voor elk type is een eigen methode van onderzoek vereist. Het voert ons te ver uit de hele reeks voorbeelden te bespreken. We zullen ons beperken tot enkele voorbeelden op het niveau van de gemeenschap, waarbij onderscheid wordt gemaakt tussen progressieve (successie) en retrogressieve veranderingen (retrogressie).

Vegetatieveranderingen hangen samen met veranderingen in de interne dynamiek van het milieu van het object van studie. Wordt deze dynamiek groter, dan treden in de vegetatie verschijnselen op van retrogressie of afbraaksuccessie in de terminologie van C.G. van Leeuwen (deze uitgave). Voorbeelden van transformatie in deze richting kunnen zijn een grotere intensiteit en ongewisse wisseling in de beweidingdruk, de voedselaanvoer, de overstromingsfrequentie met zoet of zout water, enz. Resultaten van een onderzoek van retrogressie geeft bv. Strijbosch (1976).

Neemt de interne dynamiek in het milieu geleidelijk af, dan doen zich verschijnselen voor die met de term successie worden omschreven. Wanneer dit voor het eerst gebeurt, kunnen we het beste van opbouwsuccessie spreken (zie de bijdrage van C.G. van Leeuwen), en wanneer het voor de tweede, enz. keer verloopt, van herstelsuccessie (Tabel 3). Verder kan onderscheid worden gemaakt tussen normale en versnelde opbouw- resp. herstelsuccessie, afhankelijk van de grootte van de snelheid of de versnelling waarmee de successie verloopt. Versnelde successies komen doorgaans tot stand onder invloed van de mens.

Klassieke voorbeelden van opbouwsuccessie of primaire successie zijn de ontwikkeling van de vegetatie op de Krakatau na de eruptie in 1883 (Docters Van Leeuwen 1936) en op Surtsey na zijn ontstaan in 1963 (Lindroth et al. 1973). Bij dit type successie spelen afnemende bodemdynamiek en processen van "bodenvorming" een belangrijke rol, zoals ook op de schorren en in de duinen het geval is (Beeftink 1965, Boerboom 1960).

Tabel I. Onderzoek dynamica van gemeenschappen, populaties en individuen met betrekking tot vakgebieden

Niveau	Onderzoeks- objekt	Onderzoeks- methode	Vakgebied
formatie	gem. complex gemeenschap	remote-sensing makroartering	land- schaps- oeco- logie
gemeenschapscomplex	gemeenschap synusia	luchtfotografie makroartering	vege- tatie- dyna- mica
gemeenschap	synusia populatie	opname-techniek mesokartering	
synusia	populatie individu	opname-techniek meso/mikroartering	popu- latie- dyna- mica
populatie	individu	opname-techniek mikroartering	
individu	mechanismen intakte plant	meting groei- en ontwikkelingsprocessen mikroartering	oeco- fysio- logie

Tabel 2. Kinds and rates of changes in vegetation
(derived from Major 1974)

day	daily rhythms in physiological mechanisms
months, year	seasonal rhythms, changes in tolerance mechanisms in different growth stages
2-10 years	cyclic fluctuations in plant-animal and plant-parasite relationships
10-few 10's of years	fluctuations in productivity, seed production, etc. induced by weather cycles
few to many 10's of years	changes in species vitality and ontogeny with age; plant and population replacement cycles within communities related to limited life spans
100's of years or more	changes leading to the development of new consistent species assemblages
few 100's	micro-evolution producing ecotypes; micro-scale changes in the flora
several 100's to 1000's	changes in anthropogenic activities and natural changes of environmental macrofactors.
many 1000's	evolution of coenoses related to changes in flora by immigration, extinction, or evolution

Tabel 3. Typen en voorbeelden van successie

Opbouwsuccessie (primaire successie)

- op lava- en as-afzettingen (Krakatau, Surtsey)
- op slikken en schorren, stranden en duinen

Herstelsuccessie (secundaire, etc. successie)

- door klimatologische invloeden (vorst-, windschade)
- na denudatie vegetatie (kaalkap, brand, vloedverhoging, innudatie)
- na denudatie bodem (vloedgolf, aardverschuiving, plaggen, ontgronden, vervenen)

Cyclische fluctuaties

- predator-prooi interacties
- herbivoor-vegetatie interacties

Versnelde opbouwsuccessie

- na verlaging (grond)waterstand (vloedverlaging, bedijking, versnelde wateronttrekking)
- op opgespoten gronden
- door aanplant (bos, helm, Spartina)

Versnelde herstelsuccessie

- na herstel doorbraak dijk of duin
- door verrijking met nutriënten
- door aanplant na kaalslag of occupatie (bos, struweel)
- na verlating landbouwgrond

Door vergelijkend successie-onderzoek in de duinen van Grand Bend (Ontario) stelden Morrison & Yarranton (1973, 1974) vast, dat, gemeten aan vegetatie-samples met intervallen van 200-500 jaar, de diversiteit en evenness de eerste 1000 jaren van de vegetatie-ontwikkeling sterk toenemen, terwijl de soortenrijkdom eerst na 2000 jaar successie niet veel meer toeneemt. Zij verdeelden de successie in twee stadia: een kolonisatie-stadium dat eindigt na 1600 jaar, en een stabiel stadium dat begint bij 2900 jaar en tot minstens 4800 jaar voortduurt. In de overgangperiode ontwikkelen zich groeikernen met planten uit het tweede stadium tot een gesloten vegetatie. Daaruit bleek dat, gemeten met deze grote tijdsintervallen, het ruimtelijke patroon verschillen in successiesnelheid en niet in successieverloop aangeeft. Uit deze resultaten ontwikkelden zij het "nucleation" model (Yarranton & Morrison 1974). Dit model veronderstelt dat in elk successiestadium nuclei van soorten behorende tot het volgende successiestadium zich vestigen en uitbreiden, ten koste van geleidelijk in omvang afnemende en tenslotte verdwijnende plekken met soorten van het vorige successiestadium.

Herstelsuccessies treden op na storingen die van buitenaf op het systeem ingrijpen en het geheel of ten dele vernietigen. Ook ontwikkelingen die optreden na cultuurtechnische maatregelen waarmee dergelijke storingen in de natuur worden geïmiteerd (kaalkap, maaien, branden, plagen, afgraven) kunnen daartoe worden gerekend. Volgens Tagawa (1964) verloopt herstel-successie door gunstiger bodemcondities minstens 5-7 maal sneller dan opbouwsuccessie. In pionierstadia van opbouwsuccessies (Tabel 4), maar ook van herstelsuccessies (Londo 1971, Joenje & During 1977) nemen de lagere planten (algen, mossen, lichenen) doorgaans een belangrijke plaats in. Zij kunnen de voorwaarden scheppen voor de vestiging van hogere planten.

Een voorbeeld van het ontstaan van een terrestrische vegetatie uit een benthische littorale levensgemeenschap na afdamming van de zee geven Van Noordwijk-Puijk et al. (1979). Uit numerieke patroon-analyse van jaarlijks verzamelde gegevens bleken het vegetatiepatroon de eerste 3-9 jaren vooral temporeel was. Daarna kwam de ruimtelijke dimensie van het patroon meer op de voorgrond, ten dele door "fossilisatie" van eerdere successiestadia (Tabel 5). De diversiteit, uitgedrukt in cluster-aantallen, bereikte na 10 jaar een maximum. Verondersteld werd, dat daarna de successie zal worden bepaald door langzaam lopende bodemprocessen, zoals verzuring en humificatie, waarvoor ook door recent bodemonderzoek aanwijzingen zijn verkregen.

Uit een nog ongepubliceerd onderzoek Buth & Groenendijk (in druk) in 1976 aan oevervegetaties in polders van verschillende bedijkingsdata bleek, dat in de eerste 15-20 jaar een duidelijke toename van de diversiteit optreedt, maar dat daarna waarschijnlijk het beheer in belangrijke mate de diversiteit bepaald. Aanwijzingen voor de betekenis van het beheer kunnen ook worden afgeleid uit een onderzoek van Lewis (1978), die vaststelden dat in tropische fytoplanktongemeenschappen de voedselvoorziening voor 44% en de "begrazing" (begrazing door zoöplankton) nog eens voor 8% van de variantie in de successiesnelheid zorgde.

Herhaalde herstelsuccessies worden wel ten onrechte cyclische successies genoemd. Echte cyclische successies zijn afwisselend successie- en retrogressiereeksen. De meeste voorbeelden daarvan zijn bekend met betrekking tot

Tabel 4A. Progression of Plant Life from Crater Floor Edge toward Center
in Kilauea Iki, Hawaii (After SMATHERS and MUELLER DOMBOIS 1972).

DIRECTION								TOTAL
ON	YEAR							DISTANCE
CRATER	AFTER	1960	1961	1962	1963	1966	1968	TO
FLOOR	ERUPTION	1	2	3	4	7	9	CENTER
NE	Transact a*	11 m	11 m	31 m	22 m	150 m	250 m	320 m
NW	b	--	--	10 m	30 m	80 m	120 m	385 m
SW	c	--	--	30 m	40 m	60 m	120 m	340 m
SE	d	--	3 m	40 m	48 m	90 m	120 m	400 m
	Number of							
	species	4	6	10	17	23	30	
	Life forms:							
	Algae	1	2	4	4	5	5	
	Mosses	2	2	3	3	4	5	
	Ferns	1	2	2	3	4	5	
	Lichens	-	-	1	2	2	2	
	Higher							
	vascular							
	plants	-	-	-	5	8	13	

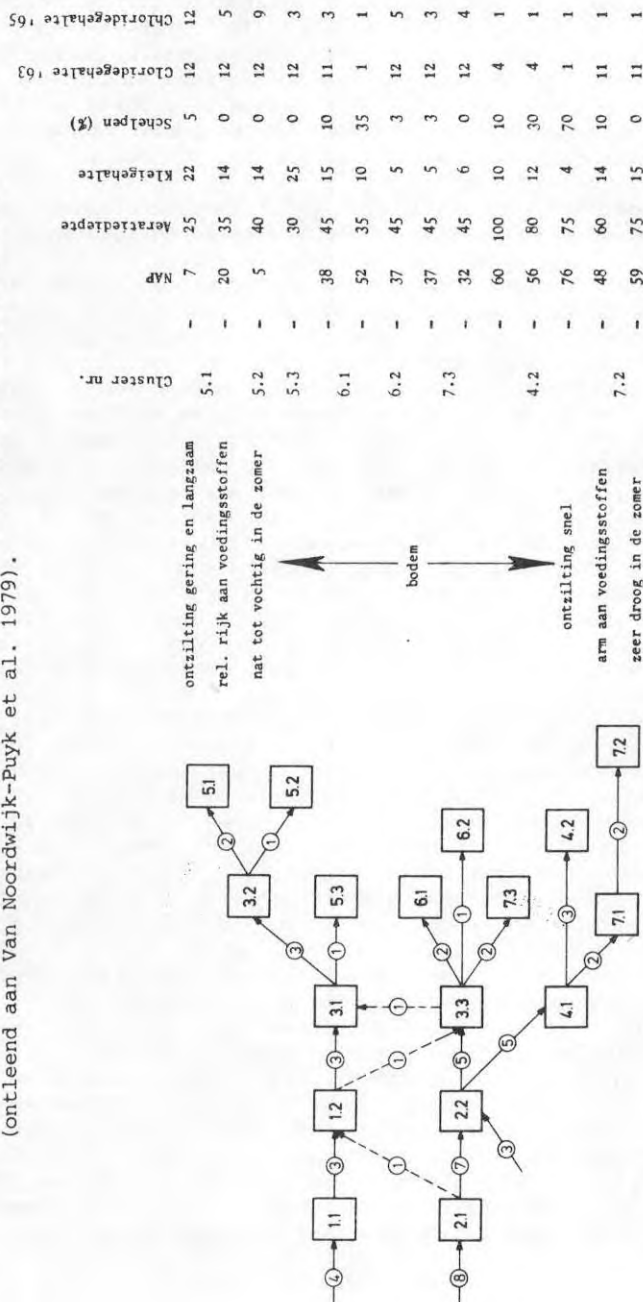
* 1 m wide belt transects.

Tabel 4B. Frequency of Plant Life on Crater Floor Area Occupied,
Percent (After SMATHERS and MUELLER-DOMBOIS 1972).

Year after eruption	1960 1	1961 2	1962 3	1963 4	1966 7	1968 9
Cumulative transect area occupied**	11	14	111	140	380	610
Algae	100	93	43	87	97	97
Mosses	0.9	29	22	22	21	20
Lichens	--	--	26	51	92	77
Ferns	27	50	11	16	20	18
Seed plants	--	--	--	0.4	0.6	0.6

** Each area refers to 1 m wide belt transects.

Tabel 5. Vegetatie-ontwikkeling Middelplaten 1963-1973. Diagram van clusterovergangen in de 14 proefvlakten van het Grote eiland en tabel van hun milieukennmerken (ontleend aan Van Noordwijk-Puyk et al. 1979).



De bodengegevens bevestigen in grote trekken de indeling in drie clusterfamilies opgesteld op grond van de floristische samenstelling van de proefvlakten.

Aantal keren (in de cirkels) dat de clusters elkaar opvolgden. Er zijn duidelijk drie clusterfamilies te onderscheiden.

predatie-prooi en herbivoor-vegetatie interacties in de noordelijke streken (Odum 1971). Bekend is de 3-4 jaarcyclus in de interactie tussen toendra-vegetatie en lemmingpopulatie, door Schultz (1964, 1969) verklaard met de "nutrient-recovery" hypothese. Dergelijke cyclische successies kunnen stabiel zijn, d.w.z. het systeem doorloopt een reeks van stadia, buiten een evenwichtstoestand om, en keert aan het einde daarvan weer terug tot het uitgangsstadium, waarna de cyclus zich herhaalt. Zulke cycli ontstaan onder meer wanneer in interacties tussen componenten van het systeem vertraging voorkomen (Lewontin 1969, zie Klomp 1977).

Versnelde opbouw- of herstelsuccessie komt bv. tot stand als door verandering van de omgeving de mineralisatie van de biomassa-voorraad in het systeem wordt versneld of als nutriënten dan wel plantmateriaal aan het systeem worden toegevoegd. In het geval van versnelde mineralisatie kan er een dieptepunt in de nutriëntenvoorziening (stikstof) ontstaan wanneer deze voedingsstoffen in grote hoeveelheid uit het systeem verdwijnen (bv. door uitspoeling) of daarin voor lange tijd worden opgeslagen (bv. in wortelstokken: Van Andel & Vera 1977). Door uitputting tot beneden een drempelwaarde, noodzakelijk voor de vestiging van nieuwe soorten en/of de handhaving van bepaalde aanwezige populaties, kan de successie ter plaatse doodlopen en het laatste stadium "fossiliseren" (Van Noordwijk-Puijk et al. 1979).

De periode die nodig is voor het herstel van een plantengemeenschap, kan sterk uiteenlopen (Tabel 6). Dat hangt in de eerste plaats af van de aard van de plantengroep, haar plaats in de ontwikkeling (successie) naar een stabiele gemeenschap en de tijd die nodig is voor onder de heersende milieuomstandigheden een dynamisch evenwicht is bereikt, maar verder ook van de intensiteit van de verstoring van het systeem. Volgens Beeftink et al. (1978) duurt bv. het herstel van een *Halimione portulacoides*-gemeenschap na verstoring door klimatologische oorzaken 5-7 jaar, maar na behandeling met herbiciden meer dan 12 jaar (Fig. 1).

Het vermogen van een levensgemeenschap om tegen storingen stand te houden kan op twee manieren tot uiting komen: (1) door weerstand te bieden tegen de invloed van de verstoringvector (deze af te buigen), en (2) door veerkracht daartegen te tonen (de vector te corrigeren). Om welke vorm het in een concreet geval hoofdzakelijk gaat, zal eerst na een zorgvuldige analyse van het functioneren van de regulatiemechanismen van het systeem kunnen worden vastgesteld. In het algemeen zullen eenvoudige, dynamisch robuuste systemen (de term is van May 1975) vooral veerkracht tonen, en meer ingewikkelde, dynamisch fragiele systemen vooral weerstand (zie ook Van Leeuwen, deze uitgave). Zonder dit onderscheid in veerkracht en weerstand te hanteren stelde May (1975) aan de hand van systeemmodellen vast, dat bij een gelijke parameterruimte dynamisch robuuste systemen (bv. *Spartina*-begroeiingen) als regel een groter stabiel "gebied" hebben dan dynamisch fragiele systemen (bv. tropisch regenwoud). Het zal moeilijk zijn deze hypothesen in de praktijk te toetsen: het onderzoek van Beeftink (1979), bijvoorbeeld, waarin de pioniergemeenschappen van het schor veel minder gevoelig voor vloedverhoging bleken te zijn dan de gemeenschappen van het hoge schor, is in dit opzicht misleidend: De parameterruimte die de factor vloedverhoging voor het slik opeist, is veel geringer dan die welke het hoge schor moest ondergaan. De grootte van de weerstand en/of veerkracht tegenover deze verstoring van het systeem kan dus niet zonder meer uit de maximaal toelaatbare vloedverhoging worden afgelezen (Tabel 7).

Tabel 6. Duur van herstel plantengemeenschappen na een natuurlijke of anthropogene storing

gemeenschappen bestaande uit	periode (jaren)	auteur(s)
Plankton	1- 3	Bakker (mond.)
algen	(1)2- 5(10)	Nienhuis (mond.)
mossen	(1)2- 5(10)	During (mond.)
bodemfungi	1- 25(50?)	Pugh & Van Embden (1969)
lichenen	20-100(> 100)	Carson & Brown (1978) Sipman, Daniëls (mond.)
hogere planten:		
heidevegetatie	15- 25(100)	Barkman, De Smidt (mond.)
schorvegetatie	4- 15(50)	Beeftink (1979)
duinvegetatie	10- 50(100)	Londo (1971)
ondergroei bos (boreaal) oerbos	100-150 > 1000 à 2000	Kauppi et al. (1978) Likens et al. (1978)

Tabel 7. Maximale vloedverhoging (A) en de daaruit voortvloeiende maximale toeneming van de overstromings-frequentie (B) die schorgemeenschappen kunnen verdragen (ten dele ontleend aan Beeftink 1979).

Gemeenschappen van	A (in cm)	B (in %)
Agropyro-Rumicion crispi	0-1(3)	5-10
Armerion maritimae	1-3	15-25
Puccinellion maritimae	10-15	75-85
Spartinion	30-40	35-45

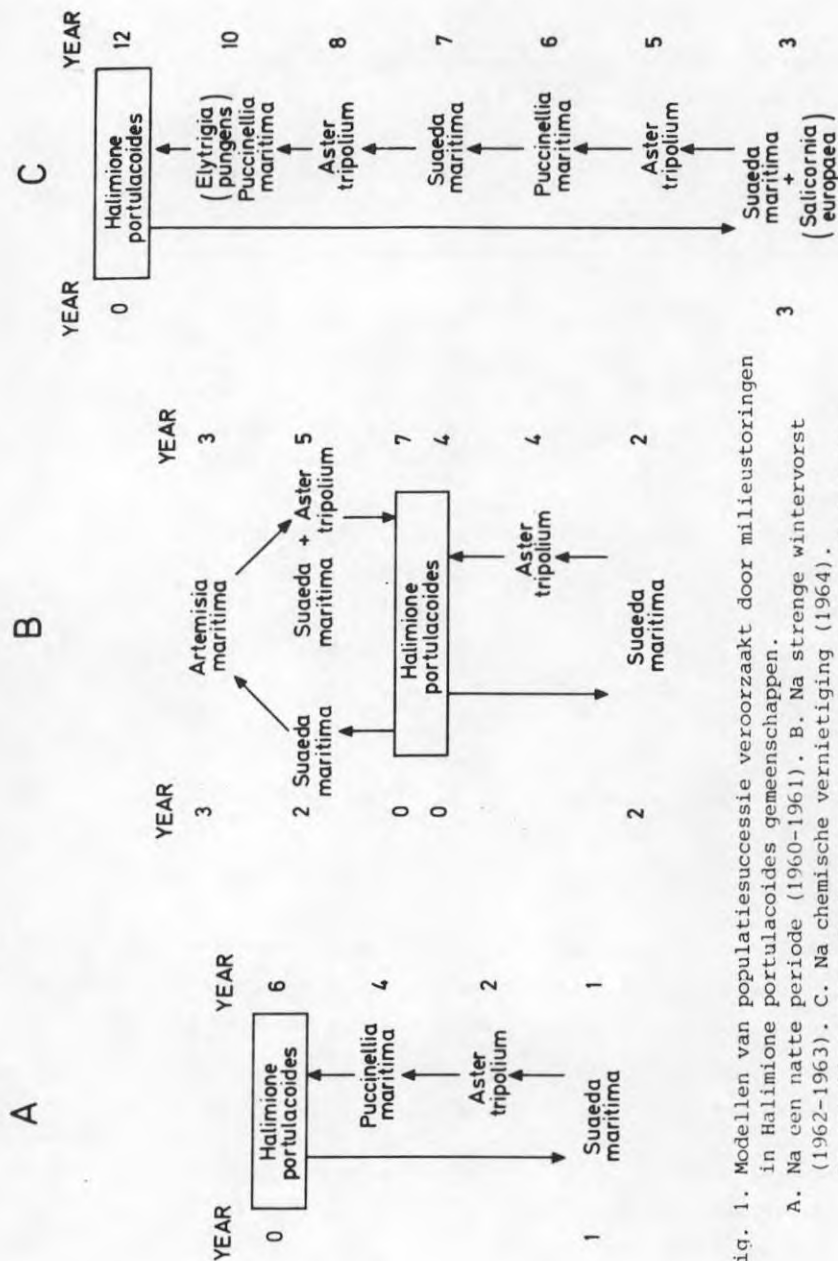


Fig. 1. Modellen van populatiesuccessie veroorzaakt door milieustoringen in *Halimione portulacoides* gemeenschappen.

A. Na een natte periode (1960-1961). B. Na strenge wintervorst (1962-1963). C. Na chemische vernietiging (1964). De getallen geven de jaren met maximale populatiedichtheden aan na het jaar van verstoring (= jaar 0). (ontleend aan Beeftink 1979).

De laatste tijd is er een toenemende belangstelling van populatiebiologen voor de vegetatiedynamica. Werner (1976) bijvoorbeeld, benadert problemen in de vegetatiedynamiek door bij met zorg uitgekozen soorten te onderzoeken wat hun life-history kenmerken zijn, op welke wijze zij met andere soorten samenleven en welke eerder gevestigde soorten zij opvolgen en door welke soorten zij weer worden opgevolgd. Hier is duidelijk sprake van een ontwikkeling van onderzoek in het grensgebied van twee vakgebieden: Het probleem van vestiging en overleving van plantenpopulaties in dynamische vegetaties. Deze benadering kan op twee manieren geschieden: (1) door een populatie met bepaalde life-history kenmerken in een bestaande natuurlijke, althans spontaan ontwikkelde vegetatie te introduceren (bv. Werner 1976), en (2) door in een vegetatie waarin een populatie van de betreffende soort zich heeft gevestigd, manipulaties met bepaalde andere soorten uit te voeren (bv. Paalvast (in druk) met betrekking tot *Salicornia*). Dergelijk onderzoek kan leiden tot de constructie van dynamische vegetatiemodellen, waarin de temporele relaties van soorten in een transsekt, zonatiereeks of catena van vegetatietypen met betrekking tot een bepaalde vorm van milieudynamiek wordt geïllustreerd (Fig. 2). Dergelijke modellen geven informatie over de functie van soorten in een systeem.

Successie op het individuele niveau is vooral door Horn (1975, 1976) in de belangstelling gekomen. Horn vat "plant-by-plant replacements" op als een Markov proces en komt dan tot een viertal successiemodellen: (1) opportunistische successie (deze term wordt door mij voorgesteld) waarbij elk van de betreffende soorten in staat is een open plek in de vegetatie te bezetten; (2) obligatoire successie, wanneer latere soorten de voorbereiding van hun milieu door eerdere soorten verlangen; (3) competitieve hiërarchie, waarbij elke latere soort eerdere soorten kan wegconcurreren; en (4) quasi-realistische successie, waarin elementen van de drie vorige modellen in gevarieerde mate aanwezig zijn. Voor voorbeelden wordt naar Horn (1976) verwezen.

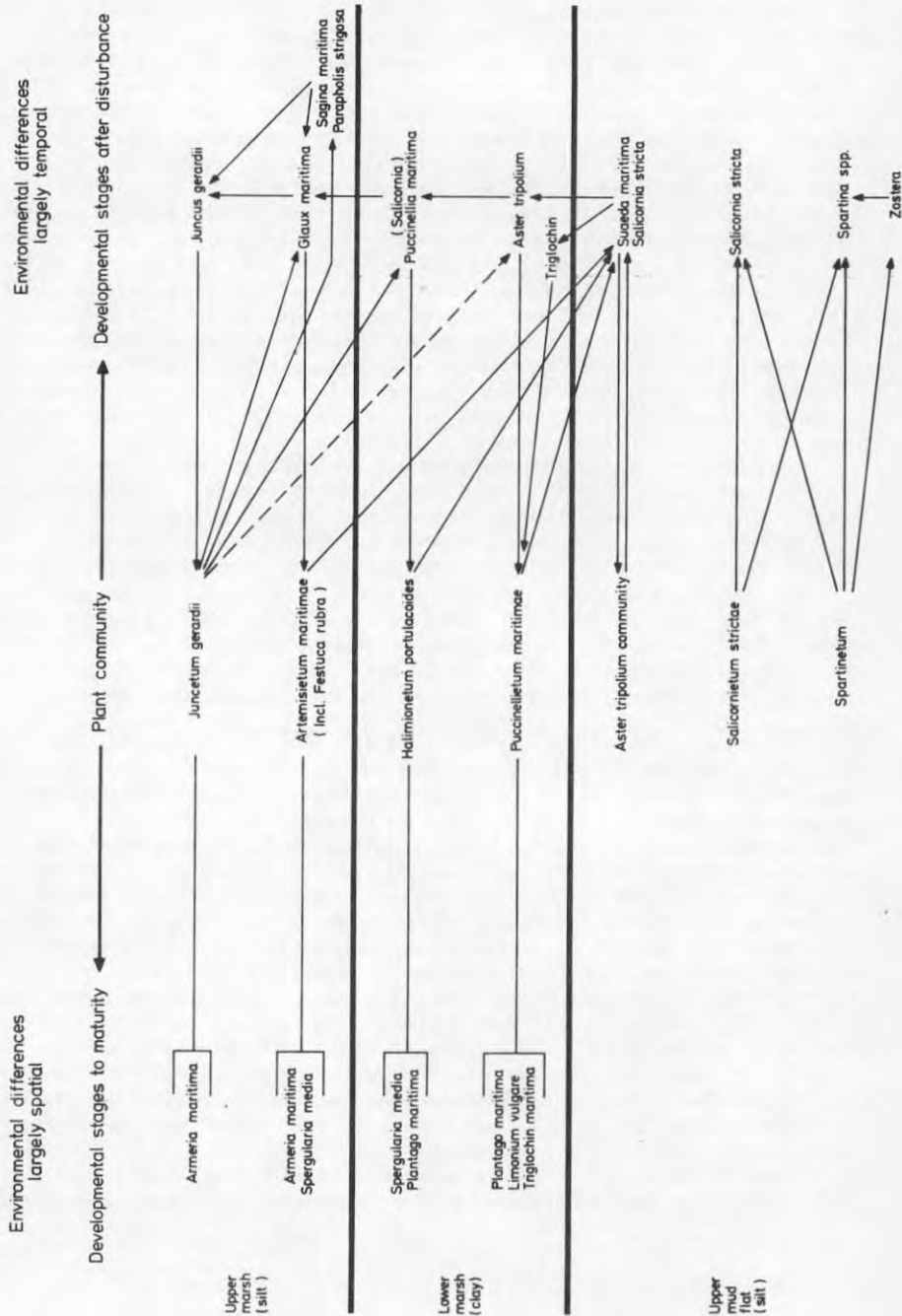
Perspektieven voor integratie van vegetatiedynamica met andere vakgebieden

Uit tabel 1 is duidelijk geworden dat van de vegetatiedynamica uit gemakkelijk gemeenschappelijke probleemstellingen naar de landschapsoecologie en de populatiedynamica kunnen worden geformuleerd.

Integratie van de vegetatiedynamica met de landschapsoecologie zou kunnen worden uitgevoerd in onderzoek naar de wetmatigheden in structuur en dynamiek van halfnatuurlijke landschappen waarbij de plantengemeenschappen als onderzoekseenheden worden beschouwd. In permanente proefvelden, waarvan de grootte ondermeer afhankelijk is van het patroon van het vegetatie-complex, zouden dominante soorten, vegetatietypen en/of vegetatiestructuren bij herhaling kunnen worden gekarteerd. Voor bepaling van de dynamiek op gemeenschapsniveau zouden dan binnen de proefvelden plekken at random, stratified of volgens een ander schema kunnen worden geselecteerd voor een aansluitende studie op kleinere schaal. Met een dergelijk onderzoek kunnen de lange-termijnprocessen worden benaderd. Aangezien daarvoor een langdurige constantie in het onderzoek vereist is, kan dit in ons land alleen in reservaten worden uitgevoerd en door daartoe aangewezen instituten.

Lange-termijn processen in de vegetatie zijn nog slechts weinig bekend en worden thans bijna uitsluitend door deductie uit vergelijkend onderzoek

Fig. 2 Structure and functioning of plant species in the salt-marsh ecosystem
a hypothetical model (ontleend aan Beeftink 1979)



geanalyseerd. Het is echter gebleken dat interpretatie van successie uit variatie in de ruimte (bv. zonatie) gemakkelijk tot verkeerde conclusies kan leiden (bv. Beeftink 1965). Verwacht mag worden dat dit bij een groter tijdsverloop in versterkte mate het geval kan zijn. Uitgaande van plantengemeenschappen als onderzoekseenheid kunnen ook andere gegevens over theorie en praktijk van de landschapodynamiek worden verkregen, zoals die met betrekking tot de levensduur van plantengemeenschappen (externe stabiliteit), de onderlinge relatie in ruimte en tijd van plantengemeenschappen (patroonanalyse) en de kenmerken (biotisch-abiotisch) van hun ruimtelijke en temporele grenzen. Daarnaast zouden de parameters in het model van Odum (1969) voor ontwikkelingsstadia in oecosystemen moeten worden getoetst (zie daarvoor bv. reeds bij Bakelaar & Odum 1978). De resultaten van dit soort onderzoeken kunnen basisgegevens opleveren voor het beheer en de inrichting van landschappen in zoverre zij een voorspellend karakter hebben.

Op lagere integratieniveaus, gemeenschap en populatie, zijn het vooral de invloeden van de omgeving op fluctuaties van populaties binnen gemeenschappen die veel aandacht zullen vragen. Uit een oogpunt van vegetatiekunde en natuurbeheer zijn vooral het gedrag van ken- en differentiërende soorten, van dominante en zeldzame soorten (persisting, homing, jumping, refuging strategies), de rol van pathogenen en ingeburgerde exoten, en de invloed van dieren van betekenis. Dergelijk onderzoek kan uitlopen op een modelmatige uitwerking van differentiaties in populaties (bv. Van der Vegte 1978), maar ook op een simulatie van de interactie tussen genetisch gevarieerde populaties (Zadoks & Kampmeyer 1977). Dergelijke studies leveren dan tevens belangrijke bijdragen tot het testen van theorieën die de laatste jaren zijn ontwikkeld over de oecologische betekenis van life-history typen (r- en k-soorten, typen van Grime 1977, en Rabotnov 1975), van reproductie- en verspreidingsmechanismen en over de betekenis van genetische variatie voor de overlevingskansen van soorten en de duurzaamheid van afhankelijkheidsbetrekkingen.

Literatuur

- Andel, J. van & F. Vera, 1977. Reproductive allocation in *Senecio sylvaticus* and *Chamaenerion angustifolium* in relation to mineral nutrition. J. Ecol. 65: 747-758.
- Bakelaar, R.G. & E.G. Odum, 1978. Community and population level responses to fertilization in an old-field ecosystem. Ecology 59: 660-665.
- Beeftink, W.G., 1965. De zoutvegetatie van ZW-Nederland beschouwd in Europees verband. Meded. Landbouwhogeschool Wageningen 65(1): 1-167.
- Beeftink, W.G., 1979. The structure of salt marsh communities in relation to environmental disturbances. In: R.L. Jefferies & A.J. Davy (eds.), Ecological processes in coastal environments. Proc. 1st Eur. Ecol. Symp. Norwich. Blackwell, Oxford: 77-93.
- Beeftink, W.G., M.C. Daane, W. de Munck & J. Nieuwenhuize, 1978. Aspects of population dynamics in *Halimione portulacoides* communities. Vegetatio 36: 31-43.

- Bertalanffy, J. von, 1973. General systems theory. Foundations, development, applications. Harmondsworth, Pegin Univ. Books, 311 pp.
- Boerboom, J.H.A., 1960. De plantengemeenschappen van de Wassenare duinen. Meded. Landbouwhogesch. Wageningen 60(10): 1-135.
- Braun-Blanquet, J., 1951. Pflanzensoziologie. Grundzüge der Vegetationskunde. 2. Aufl. Springer, Wien, 631 pp.
- Buth, G.J. & A.M. Groenendijk, (in druk). Vegetatie en milieu op voormalige slik- en zandplaten in relatie tot de bedijkingsduur. Delta Inst. voor Hydrobiol. Onderz. Studentenverslagen.
- Carson, J.L. & R.M. Brown, 1978. Studies of Hawaiian freshwater and soil algae. II. Algal colonization and succession on a dated volcanic substrate. J. Phycol. 14: 171-178.
- Clements, F.E., 1916. Plant succession. An analysis of the development of vegetation. Carnegie Inst., Washington, 512 pp.
- Dobben, W.H. van, 1976. De moeilijke oecologie. Versl. gew. verg. KNAW afd. Natuurkunde 85: 104-107.
- Docters van Leeuwen, W.M., 1936. Krakatau, 1883-1933. Ann. Jard. Bot. Buitenzorg 56/57: 1-506.
- Gleason, H.A., 1926. The individualistic concept of the plant association. Bull. Torrey Bot. Club 53: 7-26.
- Grime, J.P., 1977. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and the relevance to ecological and evolutionary theory. Amer. Nat. 111: 1169-1194.
- Horn, H.S., 1975. Markovian properties of forest succession. In: M.L. Cody & J.M. Diamond (eds.), Ecology and evolution of communities. Harvard Univ. Press, Cambridge: 196-211.
- Horn, H.S., 1976. Succession. In: R.M. May (ed.), Theoretical ecology. Principles and applications. Blackwell, Oxford: 187-204.
- Joenje, W. & H.J. During, 1977. Colonisation of a desalinating Wadden-polder by Bryophytes. Vegetatio 35: 177-185.
- Kauppi, P., P. Hari & S. Kellomäki, 1978. A discrete time model for succession of ground cover communities after clear cutting. Oikos 30: 100-105.
- Klomp, H., 1977. Over de relatie tussen diversiteit en stabiliteit in ecosystemen. Vakbl. Biol. 57: 50-56.
- Knapp, R. (ed.), 1974. Vegetation dynamics. Part VIII. Handbook of Vegetation Science, edit. by R. Tüxen. Junk, The Hague, 364 pp.
- Kuhn, T.S., 1970. The structure of scientific revolutions. 2nd Edition. Univ. of Chicago Press, Chicago, 210 pp.
- Leeuwen, C.G. van, 1966. A relation theoretical approach to pattern and process in vegetation. Wentia 15: 25-46.

- Lewis, W.M., 1978. Analysis of succession in a tropical phytoplankton community and a new measure of succession rate. *Amer. Nat.* 112: 401-414.
- Lewontin, R.C., 1969. The meaning of stability. In: G.M. Woodwell & H.H. Smith (eds.), *Diversity and stability in ecological systems*. Brookhaven Nat. Lab. Upton Symp. Nr. 22: 13-24.
- Likens, G.E., F.H. Borman, R.S. Pierce & W.A. Reiners, 1978. Recovery of a deforested ecosystem. *Science* 199: 492-496.
- Lindroth, C.H., H. Andersson, H. Bödvarsson & S.H. Richter, 1973. Surtsey, Iceland. The development of a new fauna, 1963-1970. Terrestrial invertebrates. *Entom. Scand. suppl.* 5, 280 pp.
- Londo, G., 1971. Patroon en proces in duinvalleivegetaties langs een gegraven meer in de Kennemerduinen. Diss. Nijmegen. Rijksinst. Natuurbeh. Verh. 2: 1-279.
- Maarel, E. van der & P.L. Dauvellier, 1978. Naar een globaal ecologisch model voor de ruimtelijke ontwikkeling van Nederland. I en II. Rijks Planologische Dienst, Studierapport 9, 314 + 166 pp.
- MacArthur, R. & E.O. Wilson, 1967. The theory of island biogeography. Princeton University Press, Princeton N.J., 203 pp.
- Magée, B., 1973. Popper. Collins, London (ook in Aula Reeks nr. 533, 140 pp.).
- Major, J., 1974. Kinds and rates of changes in vegetation and chronofunctions. In: R. Knapp (ed.), *Vegetation dynamics. Part VIII. Handbook of Vegetation Science*, edit. by R. Tüxen. Junk, The Hague: 9-18.
- Margalef, R., 1968. Perspectives in ecological theory. Univ. of Chicago Press, Chicago, 111 pp.
- May, R.M., 1975. Stability in ecosystems: some comments. In: W.H. van Dobben & R.H. Lowe-McConnell (eds.), *Unifying concepts in ecology*. Junk, The Hague: 161-168.
- Morrison, R.G. & G.A. Yarranton, 1973. Diversity, richness, and evenness during a primary sand dune succession at Grand Bend, Ontario. Canada. *J. Bot.* 51: 2401-2411.
- Morrison, R.G. & G.A. Yarranton, 1974. Vegetational heterogeneity during a primary sand dune succession. *Canad. J. Bot.* 52: 397-410.
- Noordwijk-Puijk, K. van, W.G. Beeftink & P. Hogeweg, 1979. Vegetation development on salt-marsh flats after disappearance of the tidal factor. *Vegetatio* 39: 1-13.
- Odum, E.G., 1969. The strategy of ecosystem development. *Science* 164: 262-270.
- Odum, E.G., 1971. Fundamentals of ecology. 3d Edition. Saunders, Philadelphia, 574 pp.
- Paalvast, P., (in druk). Intra- en interspecifieke relaties van *Salicornia europaea* L. Delta Inst. voor Hydrobiol. Onderz. Studentenverslagen.

- Pugh, G.J.F. & J.H. van Embden, 1969. Cellulose-decomposing fungi in polder soils and their possible influence on pathogenic fungi. *Neth. J. Plant Pathol.* 75: 287-295.
- Rabotnov, T.A., 1975. On phytocoenotypes. *Phytocoenologia* 2: 66-72.
- Schultz, A.M., 1964. The nutrient-recovery hypothesis for arctic microtine cycles. II. Ecosystem variables in relation to arctic microtine cycles. In: D.J. Crisp (ed.), *Grazing in terrestrial and marine environments*. Blackwell, Oxford: 57-68.
- Schultz, A.M., 1969. A study of an ecosystem the arctic tundra. In: G. van Dyne (ed.), *The ecosystem concept in natural resource management*. Acad. Press, New York: 77-93.
- Simberloff, D., 1976. Species turnover and equilibrium island biogeography. *Science* 194: 572-578.
- Smathers, G.A. & D. Mueller-Dombois, 1972. Invasion and recovery of vegetation after a volcanic eruption in Hawaii. *Island Ecosystems IRP/IBP Hawaii*. Techn. Rep. 10, Univ. Hawaii, 172 pp.
- Steen, W.J. van der, 1973. *Inleiding tot de wijsbegeerte van de biologie*. Oosthoek, Utrecht, 274 pp.
- Strijbosch, H., 1976. Een vergelijkend syntaxonomische en synoecologische studie in de Overasseltse en Hatertse vennen bij Nijmegen. Diss. Nijmegen, Stichting Studentenpers, 335 pp.
- Tagawa, H., 1964. A study of the volcanic vegetation in Sakurajirna, southwest Japan. I. Dynamics of vegetation. *Mem. Fac. Sci. Kyushu Univ. Ser. E. Biol.* 3: 165-228.
- Vegte, F.W. van der, 1978. Population differentiation and germination ecology in *Stelleria media* (L.) Vill. *Oecologia* 32: 232-246.
- Werner, P.A., 1976. Ecology of plant populations in successional environments. *System. Bot.* 1: 246-268.
- Yarranton, G.A. & R.G. Morrison, 1974. Spatial dynamics of a primary succession: nucleation. *J. Ecol.* 62: 417-428.
- Zadoks, J.C. & P. Kampmeyer, 1977. The role of crop populations and their deployment, illustrated by means of a simulator, *Epimul* 76. *Ann. New York Acad. Sci.* 287: 164-190.

BS84