



foto René Kleingeld

Beweide deel van het voormalig slikkengebied van de Middelplaten.

Meadows on former mud-flats of the Middelplaten (Delta area)

De dynamiek van een theorie: schaal en detail in Wadden- en Deltagebied

De directe invloed van de oecologische kennis en de daarop gegronde theorievorming van Van Leeuwen strekken zich uit over meer dan een generatie. Het gecombineerde auteurschap van vader en zoon van dit artikel bevestigt dat. De schrijvers gaan in op de noodzaak om 'schaal' en 'detail' in het onderzoek naar vegetatieveranderingen op te nemen, in het bijzonder als het gaat om gegevens met betrekking tot de relatietheorie van Van Leeuwen. Dit wordt geïllustreerd met eigen onderzoek.

W. G. Beeftink en
A. Beeftink

Ruimte en tijd vormen het onverbreekelijke samenstel van dimensies waarbinnen het denken van Chris van Leeuwen zich beweegt als hij het omgaan van de mens met de natuur wil verstaan. Begrippen als 'spreiding en concentratie', 'divergentie en convergentie', 'regulatieversterking', 'conservatie en stabilisatie' van biologische systemen waren kernwoorden toen hij en de eerste van ons jaren geleden na een excursie in de

schorren rond een houtvuur verder filosofeerden. De tweede van ons herinnert zich hem als iemand die zeer onderhoudend en aanstekelijk kan vertellen van zijn ervaringen met de natuur als voorbeeld van zijn relatietheorie. Nu, bijna 20 jaar na publikatie van die theorie (Van Leeuwen, 1966b), een poging het natuurbeheer een theoretische basis te geven, dient zij nog steeds veel natuurbeheerders als leidraad. Ook prikkelt zij

nog steeds oecologen en theoretisch biologen tot reactie. Wij willen dit ook doen en menen in deze bijdrage onze vriend en collega C. G. van Leeuwen een genoeg te doen door twee problemen bij de beschrijving van vegetatie en vegetatiesuccessie voor het voetlicht te brengen: schaal en detail.

De relatietheorie van Van Leeuwen

De door Van Leeuwen ontwikkelde relatietheorie is dikwijls aanleiding geweest voor heftige discussies, vooral wat betreft haar waarde als poging om het natuurbeheer, en daarmee de kijk van de mens op de natuur, een theoretische grondslag te geven.

Er zijn voorstanders, die menen dat de theorie daarin is geslaagd. Van der Maarel & Dauvellier (1978) b.v. baseren hun Globaal Ecologisch Model voor de ruimtelijke ontwikkeling van Nederland grotendeels op de relatietheorie. Anderen staan er sceptisch tegenover. Sloep (1983) komt tot de conclusie, dat het de relatietheorie aan een onduidelijk begrippenapparaat ontbreekt. Een voorbeeld is het begrip milieu. Enerzijds wordt 'milieu' gebruikt om een plaatskenmerk aan te duiden (Van Leeuwen 1965, 1966a), anderzijds wordt deze term toegepast om het totaal van de tolerantiegrenzen van een soort aan te geven (Van Leeuwen 1979). Anders gezegd: Een bepaald milieu zou niet alleen één of meer plaatsen karakteriseren, maar ook een soort. De gedachte die daarachter zit, is dat plantesoorten zich kunnen laten gebruiken als milieu-indicatoren. Deze dubbelzinnigheid werkt echter verhullend. Naar onze mening is het beter de term 'milieu' voor plaatskenmerk te reserveren en soorten door hun niche (oecologische nis) te karakteriseren. Een niche is dan de verzameling milieus waarin de exemplaren of populaties van een soort voorkomen. Het ontbreken van een helder begrippenapparaat leidt er volgens Sloep ook toe, dat voor de theorie bevestigend feitenmateriaal gemakkelijker, en strijdig feitenmateriaal moeilijker gevonden kan worden. Hierdoor zou de bruikbaarheid van de relatietheorie op losse schroeven komen te staan.

Wij willen in de discussie over de onderzoeksmethodiek van tijd-ruimte relaties in de vegetatie twee aspecten nader bespreken: schaal en detail. Het gaat hierbij om de manier van waarnemen,

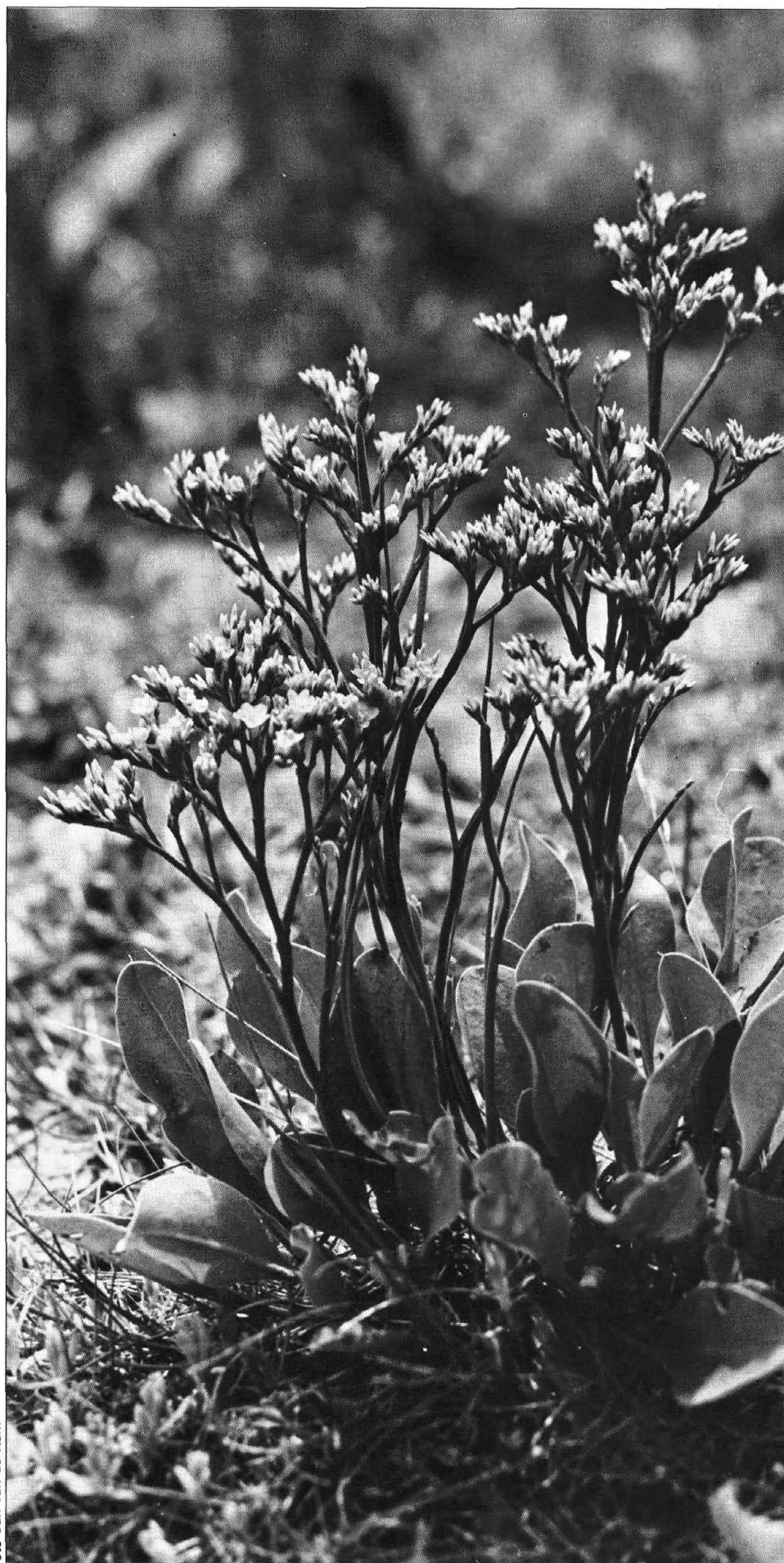


foto Jan van de Kam



gezien zowel vanuit de waarnemer (de precisie waarmee hij of zij te werk gaat) als vanuit het waargenomen (oppervlaktegrootte, grootte van de tijdstappen). Daarmee hopen wij de methodiek van het onderzoek naar veranderingen in de vegetatie nieuwe impulsen te geven.

Het schaalprobleem

De term 'schaal' geeft aan dat de afmetingen van een te bestuderen plek verband houden met de soort planten die we op die plek willen onderzoeken en de aard van de vegetatieveranderingen die we willen bestuderen. Ieder begrijpt dat de oppervlakte voor het bestuderen van mosvegetaties kleiner moet zijn dan de oppervlakte voor onderzoek aan bosopstanden. Er is een relatie tussen de grootte van de te bestuderen planten en de afmetingen van de ruimte waarin dat het beste kan gebeuren. Ook de verdeling van de soorten over de proefvlakte speelt een rol: vegetaties met grote, aaneengesloten groepen individuen van een zelfde soort stellen andere eisen aan het onderzoek dan begroeiingen waarin de soorten met verspreide, apart staande individuen zijn vertegenwoordigd.

Zo ook in de tijd: in gemeenschappen van planten met een korte levensduur (éénjarigen) zal men de dynamiek op een andere tijdschaal bestuderen dan in gemeenschappen van planten met een lange levensduur. Of in combinatie van plaats en tijd: soorten waarvan de opeenvolgende generaties pendelen tussen verschillende plekken zoals Duizendguldenkruid-soorten (*Centaureum* spp.: Schat, 1982) of die met uitlopers gemakkelijk van hun oorspronkelijke plek kunnen weggroeien b.v. Witte Klaver (*Trifolium repens*) stellen weer andere methodische eisen dan honkvaste soorten.

Maar er is meer. Voor de bestudering van successie en dynamiek in de vegetatie worden meestal permanente proefvlakten gebruikt. Bij het kiezen van de grootte van de proefvlakten komt dan direct het schaalprobleem aan de orde. Stel we kiezen als proefvlakte het oppervlak dat één bepaald individu van soort A inneemt. Verandering van zo'n 'vegetatie' kan alleen maar totaal zijn: individu van soort A wordt vervangen door een of meer individuen van die soort of door individuen van soort B, enz. ($A \rightarrow A'$ of $A \rightarrow B, C$). Hoe groter het proefveld en dus het aantal individuen van soort A, B, C, enz., des te minder

groot zal de kans zijn dat over hetzelfde tijdsverloop een totale verandering van de vegetatie plaatsvindt. In die tijd zou dan elk individu door een ander moeten zijn vervangen, in het geval $A \rightarrow B, C$ zelfs door individuen van soorten die voorheen niet in de proefvlakte voorkwamen.

Behalve deze op kansberekening gebaseerde veranderingen zijn er bepaalde invloeden die maken dat wat we waarnemen afwijkt van deze 'toevalligheid'. Alle plantesoorten hebben hun eigen oecologische mogelijkheden en beperkingen. In een kort tijdsbestek afsterven door ongunstige milieuomstandigheden van de individuen van één bepaalde soort zou meer voor de hand liggen dan dat juist individuen van verschillende soorten in diezelfde periode afsterven. Gelukkig zijn in de soorten tegenwerkende mechanismen tegen dit massaal afsterven ingebouwd: geslachtelijke voortplanting leidt tot variatie in individuele erfelijke eigenschappen. Populaties van soorten die blootstaan aan prikkels uit de steeds veranderende omgeving, vinden daarom meestal het aangepaste antwoord, b.v. doordat bepaalde individuen van die populatie meer afstammelingen produceren dan andere. Het afsterven van alle individuen van een soort op een bepaalde plaats zal dus niet zo gemakkelijk gebeuren als we zouden verwachten.

Een ander aspect is dat planten elkaar beïnvloeden via ongelijk boven- en ondergronds ruimtebeslag, produktie van strooisel, onttrekking van water en voedsel aan het wortelmilieu, chemische processen door de wortels, enz. Die invloed reikt niet ver, in het algemeen alleen daar waar planten elkaar raken of met elkaar verstrengeld zijn.

Van Schaik (1978) heeft erop gewezen, dat op een klein proefveld met slechts enkele individuen van weinig soorten deze onderlinge beïnvloeding een relatief grotere rol speelt in de vegetatiedynamiek dan op een groot proefveld. Op grote proefvelden met meer soorten en vooral veel meer individuen is de onderlinge beïnvloeding zoveel meer gevarieerd (microverschillen in milieu, erfelijke en leeftijdsverschillen binnen de soorten, verschillen in groei-kracht, enz.), dat voor de waarnemer het aspect van de onderlinge beïnvloeding van planten als richting-gevende factor voor vegetatieveranderingen op de achtergrond komt. Belangrijker zijn dan de

over het algemeen grootschaliger milieu-invloeden, zoals hydrologische, bodem-chemische en klimatologische effecten.

De conclusie is, dat als we bij ons onderzoek niet proefvlakten van dezelfde orde van grootte kiezen, we de kans lopen de resultaten van verschillende soorten effecten met elkaar te vergelijken. Onderzoek met kleine proefveldjes kan andere, maar evengoed deugdelijke, resultaten opleveren als onderzoek met grote proefvelden. Willen we dus iets meer weten van het verloop van de successie, of in het algemeen hoe veranderingen in de vegetatie plaatsvinden, dan zullen we de grootte van de proefvlakte als variabele in ons onderzoek moeten betrekken.

Het detailprobleem

Over de term 'detail' moeten we korter zijn. Daaronder verstaan wij het onderscheidingsniveau waarop de vegetatie wordt opgenomen en de veldgegevens worden verwerkt. Plantensociologen zijn gewend de schaal van Braun-Blanquet, Barkman, Doing, of van Londo te gebruiken, of gewoon de bedekking van soorten in procenten te schatten. In de praktijk betekent dat laatste, dat er toch met stapjes wordt geschat, b.v. van 5 of 10% tegelijk.

Het zal duidelijk zijn dat het veel uitmaakt of je een grove (Braun-Blanquet) dan wel een fijne schaal (procenten) kiest. Bij de eerste kunnen belangrijke veranderingen in de samenstelling van de vegetatie gemakkelijk binnen de vastgestelde bedekkingstrappen vallen en dus niet worden geregistreerd.

Verwerking van veldgegevens kan worden gedaan op basis van de aanwezigheid van soorten, van de bedekking van (sub)dominante soorten, of van het aantal en/of de bedekking van alle geregistreerde soorten in de proefvlakten. Iedere aanpak maakt weer andere patronen zichtbaar, die elk hun eigen waarde hebben bij het zien en interpreteren van wat er in de vegetatie is gebeurd. Het is dus winstgevend om ook het detail als een variabele in het onderzoek op te vatten.

Het detailprobleem grijpt ook in op het feit dat plantenindividuen nu eenmaal niet allemaal even groot zijn, zelfs niet binnen één soort. Ook kunnen zij niet allemaal op dezelfde manier in onderdelen (scheuten, rozetten) worden onderverdeeld, en zijn zij ook niet allemaal op dezelfde manier over het proef-

Waarnemingsjaar	62	63	64	65	66	67	68	69	70	71	72	73	74	75	76	77	78	79	80	81	82	83
Bedekking (%)	3	30	30	60	65	80	90	95	98	90	85	80	80	80	80	98	98	98	95	98	95	95
Aantal éénjarigen	3	11	9	8	9	12	11	11	7	6	6	6	6	5	3	2	1	1	3	3	4	1
Aantal overjarigen	2	4	8	9	13	24	31	30	36	35	32	32	31	38	38	35	34	33	33	32	29	29
Totaal aantal soorten	5	15	17	17	22	36	42	41	43	41	38	38	37	43	41	37	35	34	36	35	33	30
Gewone Zoutmelde	r																					<i>Halimione portulacoides</i>
Schorrekruid	a	02	a																			<i>Suaeda maritima</i>
Zeekraal	a	m	a																			<i>Salicornia europaea</i>
Spiesmelde	r	02	a	a																		<i>Atriplex hastata</i>
Strandmelde	m																					<i>Atriplex littoralis</i>
Varkensgras	p	p		r																		<i>Polygonum aviculare</i>
Stomp Kweldergras	r	a	01	01	01																	<i>Puccinellia distans</i>
Zilte Schijnspruie	a	03	m	a	r																	<i>Spergularia marina</i>
Greppelrus	r	a	03	m	m	p					r	r	m									<i>Juncus bufonius</i>
Echte Kamille	m	02	a	m	a	m																<i>Matricaria recutita</i>
Gewone Melkdistel	r	p																				<i>Sonchus oleraceus</i>
Kamille	p	a	a	02	m	p		p	p	r												<i>Matricaria maritima</i>
Klein Kruiskruid	p	r	a	a	r	r																<i>Senecio vulgaris</i>
Straatgras	p	a	m	03	03	m	m	a	r	p	r	r										<i>Poa annua</i>
Canadese Fijnstraal	r	r																				<i>Erigeron canadensis</i>
Kantige Basterdwederik	r	a	01	02	m	r																<i>Epilobium tetragonum</i>
Gewone Hoornbloem			r	02	01	01	m	a	a	r	p		p	p	p		r					<i>Cerastium holosteoides</i>
Liggend Vetmuur			r	m	p	p	r	p	a	a												<i>Sagina procumbens</i>
Kleinbloemige Basterdwederik		r	01	02	02	01	m	p	m	a	r	p	r			p		p	r			<i>Epilobium parviflorum</i>
Hertshoornweegbree			a	a	m	p	a	p	p	r												<i>Plantago coronopus</i>
Brosse Melkdistel			p	p	p	r																<i>Sonchus asper</i>
Beklierde Basterdwederik				01	03	p	p		p									r	m	r		<i>Epilobium adenocaulon</i>
Grote Weegbree		a	a	m	m	m	a	a	p	p	p	r	p	a	p	r		r	r	p		<i>Plantago major</i>
Harig Wilgeroosje			p	a	01	02	02	01	m	m	m	m	m	m	m	a	p					<i>Epilobium hirsutum</i>
Ruw Beemdgras			r	p	m	03	05	07	06	02	01	m	p	a	p	a	a	m	m	p	a	<i>Poa trivialis</i>
Zulte	r	p	a	a	a	a	a	m	m	p	r	r	r	r								<i>Aster tripolium</i>
Paardebloem				p	p	a	m	m	m	m	m	m	m	m	a	a	p	p	r	r		<i>Taraxacum spp.</i>
Veldbeemdgras				a	02	02	03	04	05	07	07	05	05	06	06	06	03	02	m	p		<i>Poa pratensis</i>
Madelifje					r	p	p	a	a	m	a	m	m	m	a	p	p					<i>Bellis perennis</i>
Akkerdistel	r			r	r	r	p	p	p	a	m	m	m	m	m	m	m	m	a			<i>Cirsium arvense</i>
Fraai Duizendguldenkruid				r	m	a	p			m	m					r	p	p				<i>Centaurium pulchellum</i>
Zeebies				r	r		p	p	p	a	m	m	m	m	p	p	m	p	r			<i>Scirpus maritimus</i>
Witte Klaver				r	r	p	p	p	a	p	01	01	01	03	01	p	m	a	a	p		<i>Trifolium repens</i>
Aktermelkdistel				r	p	p	a	a	p	p	a	a	m	m	a	a	m	m	p			<i>Sonchus arvensis</i>
Echte Witbol											r	p	a	m	m	m	a	p	p			<i>Holcus lanatus</i>
Kruipende Boterbloem				r	r	p	a	m	m	m	m	m	m	m	m	m	m	m	p	p		<i>Ranunculus repens</i>
Wolfsfoot				r	p	p	p	p	a	a	p	m	m	m	m	m	m	m	a			<i>Lycopus europaeus</i>
Moeraswespenorchis									r	p	p	a	a	a	m	m	m	m	m			<i>Epipactis palustris</i>
Slanke Waterbies							p	m	p	m	m	m	m	m	m	m	01	m	01	m	m	<i>Eleocharis uniglumis</i>
Kruipwilg				r	r	r	p	p	p	p	p	p	p	p	p	01	01	01	01	01		<i>Salix repens</i>
Valse Voszegge				r	p	a	m	a	a	m	m	m	m	m	m	01	01	01	02	02	m	<i>Carex otrubae</i>
Riet			r													r	r	p	p	m	m	<i>Phragmites australis</i>
Duindoorn												r	p	p	p	p	p	p	01	m		<i>Hippophae rhamnoides</i>
Zilte Zegge										r	p	r	p	p	p	a	a	m	p			<i>Carex distans</i>
Duinriet								r	r	r	p	a	a	m	m	01	02	03	07			<i>Calamagrostis epigejos</i>
Div. Wilgesoorten								r	r	p	p	r	p	p	p	p	01	01	02	02	03	<i>Salix spp.</i>

Tabel 1. Opeenvolgend voorkomen van soorten in een proefvlakte (11 × 11 m) op het kleine eiland van de Middelplaten in het Veerse Meer met beheer 'niets doen'. Tot 1969-1971 zijn de veranderingen in het vegetatiepatroon vooral temporeel geweest. Vergelijking met de gegevens van de andere proefvlakten toont aan dat van omstreeks die tijd af tot nu toe lokale verschillen in de successiesnelheid het ruimtelijk vegetatiepatroon gingen bepalen. Verklaring van de tekens:

r, p, a, m = bedekking < 5%, aantal individuen respectievelijk 1-3, 4-15, 16-40, en > 40; 01 = bedekking 5-15%; 02 = 15-25%; ... 09 = 85-95% en 10 = > 95%.

Table 1. Species succession in an observation plot of (11 × 11 m) at the island of the Middelplaten in the Veerse Meer without any management practices. Until 1969-1971 'temporal' rather than 'spatial' changes occurred. The vegetation changed as a whole. Comparison with other plots shows that from then onwards local site differences were determining the rate of succession and thereby the resulting spatial vegetation pattern.

r, p, a, m = coverage < 5%, number of individuals respectively 1-3, 4-15, 16-40 and > 40; 01 = coverage 5-15%; 02 = 15-25%; ... 09 = 85-95% and 10 = > 95%.



oppervlak verdeeld. Bovendien is het afsterven (of het ontstaan) van een scheut of rozet voor het ene individu fataler (gunstiger) dan voor het andere.

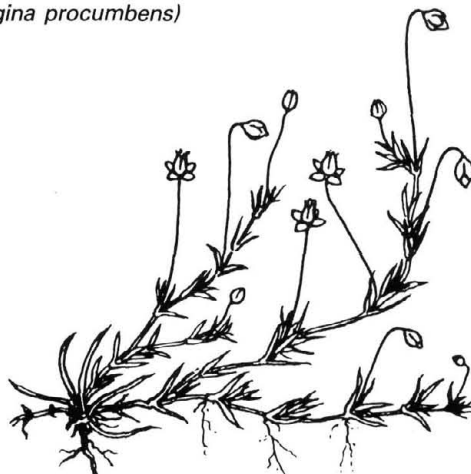
Zo komen we bij het schaalprobleem terug. Wordt het oppervlak van de proefvelden als variabele in het onderzoek beschouwd, dan moeten we ons er van bewust zijn, dat het afsterven b.v. van een enkele scheut in een klein proefveldje en het afsterven van een grote pol van dezelfde soort op een groter proefveld met gelijke cijfers kan zijn geregistreerd. Omgekeerd zullen dode scheuten op grote proefvelden wellicht aan de registratie ontsnappen, maar brengt een dode pol in een klein proefveld een dramatische verandering teweeg.

Wij komen hier niet zomaar uit; elk geval staat op zichzelf. Maar het hier besprokene illustreert wel, dat het bij constatering van veranderingen in de vegetatie noodzakelijk is, in de aantekeningen terug te vinden wat er in demografische zin eigenlijk is gebeurd. Zijn er slechts scheuten e.d. afgestorven of waren het hele individuen? Zijn er nieuwe jaarklassen van planten bijgekomen of zijn alleen de oude bestaande planten uitgegroeid?

Strikt genomen behoort bij elke mate van detail van waarneming een bepaalde grootte van het proefveld, nog afgezien van de tijd die we in de waarneming zelf willen steken. Dat hangt samen met ons vermogen de details te onderscheiden, zowel ruimtelijk, over het oppervlak, als in de tijd. Zo gezien behoren schaal en detail bij elkaar en zijn zij twee kanten van dezelfde zaak: het vermogen om patronen in de vegetatie te herkennen.

Verwante problemen ontmoeten we in de discussie over het begrip minimumareaal (Barkman, 1984) en, meer in het algemeen, over de eilandtheorie waarover kort geleden van verschillende kanten is geschreven (artikelen in het Vakblad voor Biologen met als laatste Van Delden, 1984). Schaal en detail zijn ook daar problemen die samenhangen met onze wijze van waarnemen en de vraagstelling die we beantwoord willen zien: wat kunnen wij nog overzien, wat is nog opneembaar, wat onderscheidbaar, ook met behulp van instrumenten. En verder: hoe kunnen we in de massa van gegevens zodanig patronen herkennen en opsporen, dat deze ons met betrouwbaarheid iets kunnen zeggen over processen en structuren in de natuur?

Liggende Vetmuur (*Sagina procumbens*)



Schaal op de Middelpaten

Een voorbeeld waarbij de betekenis van de schaal blijkt is het successie-onderzoek op de Middelpaten, Veerse Meer. Afsluiting van het Veersche Gat in april 1961 zette op de tot dan toe alleen met Zeegras (*Zostera*) begroeide slikken een snelle kolonisatie van landplanten op gang (Beeftink et al., 1971). Tabel 1 toont het verloop van soortpopulaties in een bepaalde proefvlakte. In die proefvlakte waren tot 1969 de veranderingen van jaar op jaar groot, terwijl ze na dat jaar duidelijk minder spectaculair waren.

Van Schaik (1978) en Hogeweg et al. (1985) vonden dat het vegetatiepatroon over alle 33 in dit gebied opgenomen proefvlakten aanvankelijk meer een temporeel dan een ruimtelijk karakter had. Dat betekent dat de vegetatieverschillen in 1963-1969 van jaar op jaar groter waren dan de verschillen tussen de proefvlakten in een bepaald jaar. Na 1969-71 werden de verschillen meer 'ruimtelijk' dan 'temporeel' door het optreden van lokale verschillen in de successiesnelheid. Een wiskundige bewerking van de gegevens toonde dat er van 1963 tot ongeveer 1970 per jaar sprake is van veel proefvlakten in te delen in weinig groepen (weinig ruimtelijke variatie) en veel jaarlijkse overgangen van de ene groep naar een andere. Na die periode neemt het aantal jaarlijkse overgangen snel af en treedt een differentiatie naar de afzonderlijke platen op. Afgaand op het aantal voor de platen paarsgewijze en afzonderlijk kenmerkende proefvlakgroepen zijn de platen met het beheer 'niets doen' en het beheer 'sinds 1971 jaarlijks maaien' het meest verwant. Tussen deze twee platen en die met het beheer: 'sinds 1965 beelden met koeien en schapen' is de ver-

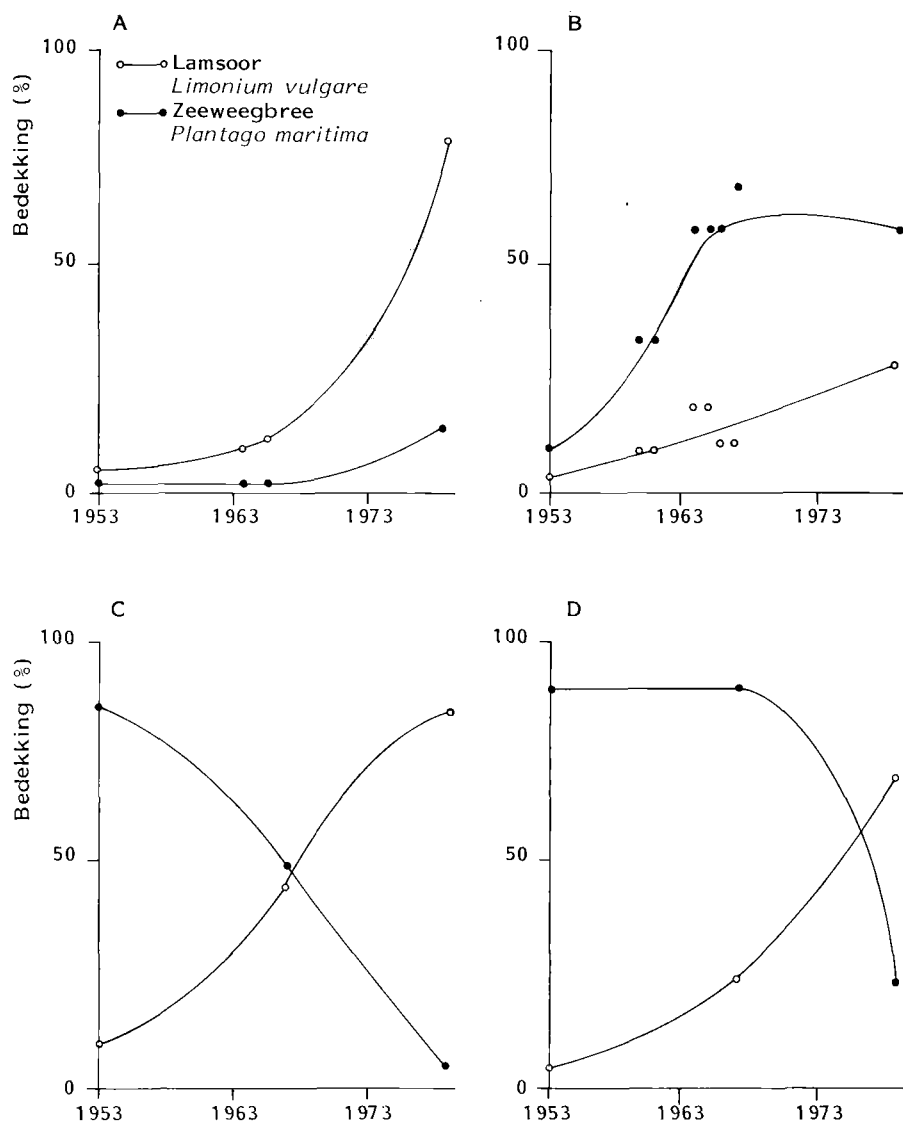
wantschap het kleinst. De jaarlijks gemaaide plaat heeft de meeste eigen groepen, de beweide plaat de minste en daarmee ook de minst karakteristieke vegetatie.

In grote lijnen zijn er dus vanaf het begin van de successie drie soorten patronen geweest: een temporeel patroon (tot 1969-71), een gradiëntpatroon en een plaatpatroon. Omdat de beheersmaatregelen niet gelijktijdig zijn ingezet, lopen de laatste twee patronen wat ongelijktijdig door elkaar heen. De patronen hebben ieder hun eigen schaal in ruimte en tijd. Het is de kunst die met behulp van een numerieke bewerking te herkennen.

Behalve de genoemde permanente proefvlakten werden op één plaat twee rasters met vakken van 2×2 m aangelegd (vegetatieopnamen 1973, 1976, 1978, 1980), met daarin enkele subrasters met veldjes van 25×25 cm (opnamen 1976, 1978, 1980). Deze rasters gaven een interessant schaalverschijnsel te zien, ontdekt door Van Schaik (1978). Tot 1978 bleek de variatie in de vegetatiesamenstelling op basis van de 2×2 m veldjes af te nemen (convergentie), terwijl zij op basis van de 25×25 cm veldjes toenam (divergentie). Over het gehele raster genomen werd de vegetatie in de loop van die jaren dus homogener, maar op kleinere schaal heterogener. In 1980 bleek dit schaaffect voor een groot deel te zijn verdwenen, zodat we het als een voorbijgaand verschijnsel in de successie moeten beschouwen.

Schaal op de Boschplaat

Een ander voorbeeld is ontleend aan onderzoek door de tweede van ons op de Boschplaat (Beeftink, 1985). Dat onder-



Figuur 1. Voorbeelden van veranderingen in de onderlinge bedekkingsgraden van Lamsoor en Zeeweegebree op de Boschplaat (1953-1979). A in de *Limonium vulgare* sociatie, B-D in de *Plantago maritima* sociatie (Beeftink, 1985).

Figure 1. Examples of changes in the cover percentages of *Limonium vulgare* and *Plantago maritima* as observed at the Boschplaat, island of Terschelling (1953-1979). A in the *Limonium vulgare* sociation, B, C and D in the *Plantago maritima* sociation (from: Beeftink, 1985).

zoek richtte zich op de veranderingen in de verhouding waarmee Lamsoor (*Limonium vulgare*) en Zeeweegebree (*Plantago maritima*) naast elkaar voorkomen. Daarbij bleek dat op kleine schaal, d.w.z. binnen de ruimtelijke gevarieerdheid van een vegetatietype en de temporele variatie van opeenvolgende seizoenen, Lamsoor een groter aandeel in de vegetatie kan verwerven dan Zeeweegebree, op grond van kenmerkende verschillen in groeivormen (fig. 1).

Anders is het op grote schaal, d.w.z. over de gehele Boschplaat ten zuiden van de Stuifdijk en gerekend over tientallen jaren. Op die schaal neemt het aandeel van Zeeweegebree af ten opzichte van dat van Lamsoor door de onmogelijkheid van de eerste soort om nog te kiemen en zich te verjongen.

Het onderzoek illustreerde dat op kleine schaal planten-interacties en op grote schaal fysische milieufactoren (opslibbing van de Boschplaat na aanleg

van de Stuifdijk) de verhouding tussen deze soorten bepalen. De schaal waarop men in het veld metingen verricht bepaalt dus mede de aard en mate van de gevonden niche-differentiatie, d.w.z. van de mate waarin twee of meer verzamelingen milieus, ieder 'gevuld' met een populatie, van elkaar verschillen. Afhankelijk van de plaats waarop het soortenpaar in de zonering voorkomt, en van verschillen in groeivorm en de gebruikte modellen, worden enkele van de vele kanten van de niche-differentiatie zichtbaar.

Het verzamelen van gegevens in het veld

Onderzoek en dynamiek en successie in de vegetatie, voor organismen anders dan hogere planten een nog nauwelijks ontgonnen terrein, dient bij voorkeur langs gradiënten in transecten te gebeuren. Het verdient dan aanbeveling over het transect rasters van afnemende maaswijdte, b.v. telkens lineair een kwart of een vijfde van de vorige, over elkaar heen te leggen. Het totale aantal veldjes van de verschillende rasters moet ongeveer gelijk zijn. Subrasters van de 2e, 3e, enz. orde kunnen dus niet aaneengesloten over het hele transect worden gelegd, maar liggen dan in groepen, op regelmatige afstanden van elkaar over het transect verdeeld. Rasters van een lagere orde moeten over zoveel mogelijk veldjes van het raster van de daarboven liggende orde worden gelegd.

In de tijd genomen zou een soortgelijke opzet moeten worden gekozen, wil men zoveel mogelijk tegemoet komen aan de eis om successieverschijnselen in de vegetatie op verschillende tijdschalen te kunnen herkennen. Daarvoor is langlopend veldonderzoek vereist, met periodiek terugkerende en elkaar overlappende series van vegetatieopnamen met verschillende opnamefrequenties. In feite is het onderzoek op de Boschplaat, zij het onopzettelijk, al een beetje in die richting gegaan: een permanente-kwadrate-onderzoek over 30 jaar waarin de vegetatie 10 maal is opgenomen, een onderzoek over 10 jaar met in die periode 4 maal opname van de vegetatie, en een onderzoek over één seizoen met daarin 3 achtereenvolgende vegetatieopnamen (Beeftink, 1985).

De opnamen dienen zo volledig en gedetailleerd mogelijk en onafhankelijk van elkaar te worden uitgevoerd, tenminste eenmaal per jaar en steeds op



foto René Kleingeld

dezelfde tijd van het jaar. Bij de verwerking van deze gegevens kunnen dan variaties in schaal en detail worden aangebracht. Gezien het grote aantal gedetailleerde opnamen dat een dergelijk programma vereist, zal in de praktijk de beschikbare tijd beperkend zijn. Al naar gelang het object en de doelstelling zal moeten worden vastgesteld waar en hoe men water in de wijn doet.

Wetenschappelijke theorie of ervaringstheorie?

Staat de bruikbaarheid van de relatietheorie op losse schroeven? Kan die worden vergroot door de begrippen nauwkeuriger te definiëren en nieuwe op te nemen, zoals schaal en detail? Ongetwijfeld, zullen velen zeggen, maar of daarmee ook de bruikbaarheid of beter het voorspelbaar vermogen toeneemt?

Op de achtergrond speelt het verschil in 'holistische' (systeemecologische) dan wel 'reductionistische' (populatie-dynamische) benadering. Overtuigd dat het geheel meer is dan de som der delen zal de holist in het algemeen niet

verder komen dan het aangeven van relaties. De reductionist zal door versimpeling van de probleemstelling pogen oorzakelijke (causale) verbanden te ontdekken.

De relatietheorie, die wat 'schaal' betreft naar de holistische richting neigt, zal meer 'ervaringsaanwijzingen' dan 'causaal-analytische aanwijzingen' kunnen geven. De natuurwetenschap kan daarom vooralsnog slecht met de relatietheorie uit de voeten. Haar aanhangers vragen zich af, of over de relatie tussen organismen en hun milieu eigenlijk wel zulke exacte uitspraken kunnen worden gedaan. De beheerders van natuurterreinen hebben er minder moeite mee. Zij werken op basis van beheershandelingen en dat zijn in principe verzamelingen of complexen van milieu-effecten. Er blijkt een schaalgrootte of graad van complexiteit waarboven menselijke ervaring of zelfs intuïtie de causale benadering moet vervangen. Of moeten we het andersom stellen: is de menselijke ervaring niet reeds al te veel door de causale benadering opzijgezet?

Op de voorgrond Zeebies (*Juncus maritimus*), daarachter Duindoorn (*Hippophaë rhamnoides*), aan de horizon de kade van het haventje van Geersdijk, Noord-Beveland.

In front *Juncus maritimus*, behind *Hippophaë rhamnoides*, at the horizon the harbor of Geersdijk, Noord-Beveland.

Hoe het zij: behalve aan het ophefieren van het begrippenapparaat zal in de relatietheorie ook aandacht moeten worden besteed aan de manier waarop wordt waargenomen. Aangetoond is dat de schaal waarop men waarneemt, beslissend kan zijn voor de uitkomst. Dat is voor het toetsen van de theorie van essentieel belang. Ook detail, als waarnemingsprecisie, kan daarbij een rol spelen. Met andere woorden: de bruikbaarheid van de relatietheorie als voorspellend middel in het natuurbeheer staat op het spel als niet de manier van waarnemen uitdrukkelijk als variabele in de onderzoeksmethodiek wordt opgenomen.

In ieder geval, dank aan de opsteller en zijn theorie, voor het genereren van zoveel ideeën.

Literatuur

- Barkman, J. J., 1984. Biologische minimum-arealen en de eilandtheorie. Vakblad voor Biologen 64 (9): 162-167.
- Beefink, A., 1985. Interactions between *Limonium vulgare* and *Plantago maritima* in the Plantagini-Limonietum on the Boschplaat, Terschelling, The Netherlands. Vegetatio: 61, 6: 33-44.
- Beefink, W. G., M. C. Daane & W. de Munck, 1971. Tien jaar botanisch-oecologische verkenningen langs het Veerse Meer. Natuur en Landschap 25 (2): 50-65.
- Delden, W. van, 1984. Populatiegenetische aspecten van de eilandbiogeografie en van het biologisch minimum-areaal concept. Vakblad voor Biologen 64 (12): 247-251.
- Hogeweg, P., B. Hesper, C. van Schaik & W. G. Beefink, 1985. Patterns in vegetation succession. An ecomorphological study. In: J. White (ed.). The population structure of vegetation. Junk, Den Haag, in druk.
- Leeuwen, C. G. van, 1965. Het verband tussen natuurlijke en anthropogene landschapsvormen, gezien vanuit de betrekkingen in grensmilieus. Gorteria 2 (8): 93-105.
- Leeuwen, C. G. van, 1966a. Het botanisch beheer van natuurreservaten op structuur-oecologische grondslag. Gorteria 3 (2): 16-28.
- Leeuwen, C. G. van, 1966b. A relation theoretical approach to pattern and process in vegetation. Wentia 15: 25-46.
- Leeuwen, C. G. van, 1979. Over de 'dynamiek' van een systeem. Contactblad voor Oecologen 15: 23-37.
- Maarel, E. van der & P. L. Dauvillier, 1978. Naar een Globaal Ecologisch Model voor de ruimtelijke ontwikkeling van Nederland. Deel 1 en 2, Staatsuitgeverij, Den Haag, 314 + 166 p.
- Schat, H., 1982. On the ecology of some Dutch dune slack plants. Proefschrift VU Amsterdam, 128 p.

Schaik, C. P. van, 1978. Successiepatronen op de Middelpaten. Een ecomorphologisch onderzoek. Rapport Afdeling Bioinformatica RU Utrecht (ook Nr. D7-1981 Delta Instituut voor Hydrobiologisch Onderzoek, Yerseke), 164 p.

Sloep, P. B., 1983. Patronen in het denken over vegetaties. Een kritische beschouwing over de relatietheorie. Proefschrift RU Groningen, 106 p.

Summary

Dynamics of a theory: scale and detail in the Wadden and Delta areas.

Some aspects are discussed of the 'Relation Theory' developed by C. G. van Leeuwen (1966b). Attention is given to two aspects, scale and detail, which have hardly been taken into consideration so far in the study of vegetation dynamics.

Scale refers to the size of sample plots in relation to the size of plant populations under study and the character of the vegetation changes to be expected. In small sample plots with only few individuals of one or two species, species interaction is more important for survival than in large plots. In the latter, more species populations and especially more individuals lead to much more varied species interactions so that abiotic environmental influences become relatively more important as the leading factor for vegetation changes. It is therefore concluded that scale should be included as a variable when analysing patterns in vegetation dynamics and succession. The term detail refers to the level of discrimination at which the vegetation in the field and the data-set are analysed. Scale and detail are interrelated and can be limitative in recognising patterns in vegetation. Data from vegetation studies on the Middelpaten and Boschplaat nature reserves are used as examples and recommendations are given to incorporate scale and detail in permanent plot studies.

Finally, it is stated that the relation theory is more holistic than reductionistic and will therefore give indications and predictions for nature management on relational rather than on causal-analytical experience. The question which kind of experience will be ultimately useful, remains beyond science.

Met dank aan Dr. Pauline Hogeweg (Utrecht) voor meer dan tien jaar samenwerking en de vruchtbare discussies.

Dr. ir. W. G. Beefink
Delta Instituut voor Hydrobiologisch Onderzoek
Vierstraat 28
4401 EA Yerseke

Ir. A. Beefink
Groesbeekseweg 25
6524 CL Nijmegen

J. J. Kleuver

Theorie en praktijk

De praktische betekenis van de relatietheorie wordt beschreven tegen de achtergrond van de veiligstelling en het beheer van gebieden met natuurwetenschappelijke waarde.

In kringen van het Staatsbosbeheer doet nog altijd het verhaal de ronde hoe enige medewerkers in het veld bezig waren met een kartering. Het was een warme dag, en allen op één na liepen vlijtig heen en weer om grenzen en afstanden zo goed mogelijk vast te leggen. De uitzondering zocht een heuveltje met wat schaduw op, knoopte zijn zakdoek tot een petje, stak een sigaretje op en speelde wat met zijn verrekijker, daarmee wat wrevelf bij zijn collega's opwekkend.

's Avonds bij het uitwerken van de gegevens bleken er een aantal vraagtekens te blijven staan. Het "luie" teamlid boog zich toen over de papieren en loste de onduidelijkheden even op. Zijn naam was Chris van Leeuwen. Als dit verhaal niet waar is, blijft het toch van waarde als een beeld waarin lichamelijke en geestelijke activiteit tegenover elkaar gezet worden. Chris heeft zich bij een van onze gesprekken wel eens laten ontvallen dat 'denken' een van zijn hobbies was. Die hobby heeft ons een theorie opgeleverd. In het huiselijk gebruik heette deze theorie aanvankelijk 'open-en-dicht-theorie'. Met de verdere ontwikkeling ervan veranderde de naam in 'relatietheorie' en nog later, samen met o.a. G. van Wirdum, 'bron-en-puttheorie'.