

# Vegetatiestrategieën - een hypothese getoetst

N.A.C. Smits

J.H.J. Schaminée

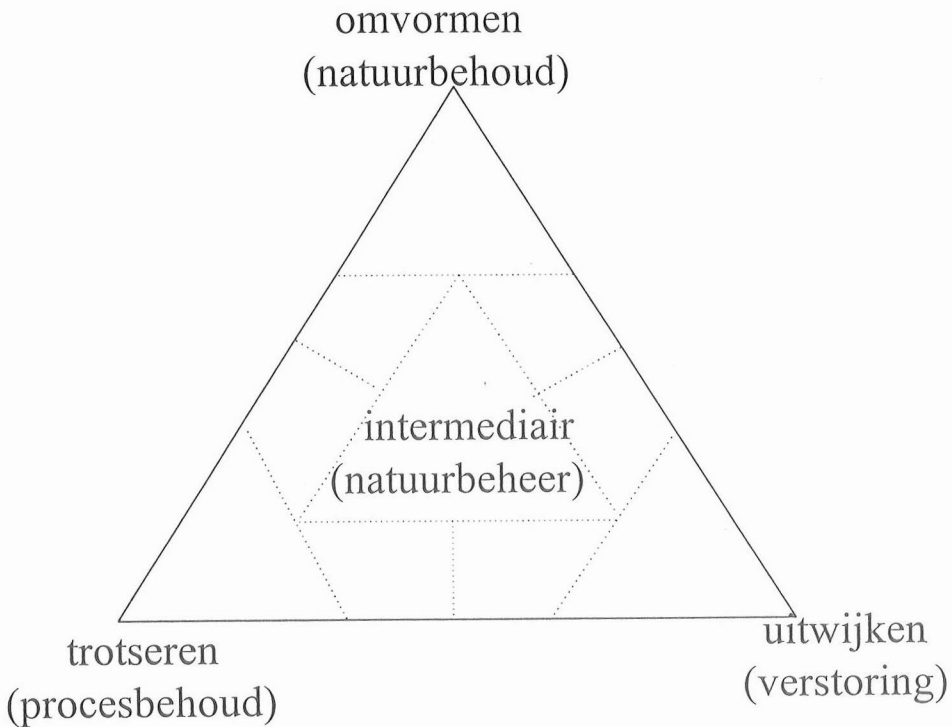
Geïnspireerd door Grimes ideeën over plantenstrategieën publiceerde Stortelder (1992) een hypothetisch model voor vegetatiestrategieën (zie ook Schaminée et al. 1995; Schaminée & Stortelder 1996). Hij onderscheidde daarin drie hoofdtypen, die de hoekpunten vormen van een gelijkzijdige driehoek (Figuur 1). Dit model kan bijdragen tot een beter begrip van het functioneren van plantengemeenschappen en inzicht geven in de relatie tussen plantengemeenschappen en natuurbeheer. Bovendien biedt het de mogelijkheid om het functioneren van plantengemeenschappen in verschillende delen van de wereld te vergelijken, zelfs als deze gemeenschappen geen soorten gemeenschappelijk hebben.

Om het model te toetsen is een aantal kenmerken van een representatieve reeks van plantengemeenschappen van Nederland geanalyseerd en gekwantificeerd. De kenmerken hebben betrekking op eigenschappen van de plantengemeenschap zelf (o.a. aantal soorten, vegetatiehoogte, ontwikkelingstijd), aangevuld met eigenschappen van de afzonderlijke plantensoorten (o.a. levensvormen, morfologische aanpassingen). Nadat 45 kenmerken en 131 associaties in een matrix waren geplaatst, konden groepen van kenmerken worden onderscheiden met behulp van classificatietechnieken. Differentiërende kenmerken zijn gebruikt om de drie uitersten in strategietypen te definiëren. Door het bepalen van de verwantschap hiermee kon elk van de associaties worden getoetst. Nadat de resultaten hiervan gestandaardiseerd wa-

ren, is voor elke gemeenschap een positie in de driehoek berekend. Vervolgens werd aan de hand van de positie in de driehoek een strategietype aan elk van de plantengemeenschappen toegekend. In het totaal zijn tien typen onderscheiden: de drie uitersten (omvormen, uitwijken en trotseren) alsmede zeven intermediaire typen.

## De driehoek van Stortelder

De strategietypen voor plantensoorten werden door Grime (1979; ook Grime et al. 1988) beschreven op basis van verschillen in intensiteit van de factoren stress (het fenomeen dat fotosynthese beperkt) en verstoring. Deze '*plant strategies*' zijn te interpreteren als groepen van overeenkomstige kenmerken, die bij veel soorten voorkomen en tot overeenkomsten in ecologie leiden. Zoals in eerdere studies werd geponoed, kan de term strategie, in de zin van aanpassingen aan milieu-eisen, ook worden gebruikt voor plantengemeenschappen. In deze betekenis bieden de verschillende strategietypen inzicht in de eigenschappen van plantengemeenschappen en daarmee in het functioneren ervan. De relatie tussen vegetatie en standplaats is immers meer dan de som van de kenmerken van de afzonderlijke soorten (Schaminée et al. 1995a). In het op basis hiervan door Stortelder ontwikkelde hypothetische model over vegetatiestrategieën (Stortelder 1992; Schaminée et al. 1995; Schaminée & Stortelder 1996) zijn, zoals gezegd, drie hoofdtypen in strategie onderscheiden: uitwijken, omvormen en



Figuur 1: Vegetatiestrategieën naar Stortelder (1992).

trotsere, gebaseerd op het concept dat plantengemeenschappen functioneren op grond van hun sociale structuur (Figuur 1). De drie hoofdtypen kunnen als volgt worden beschreven.

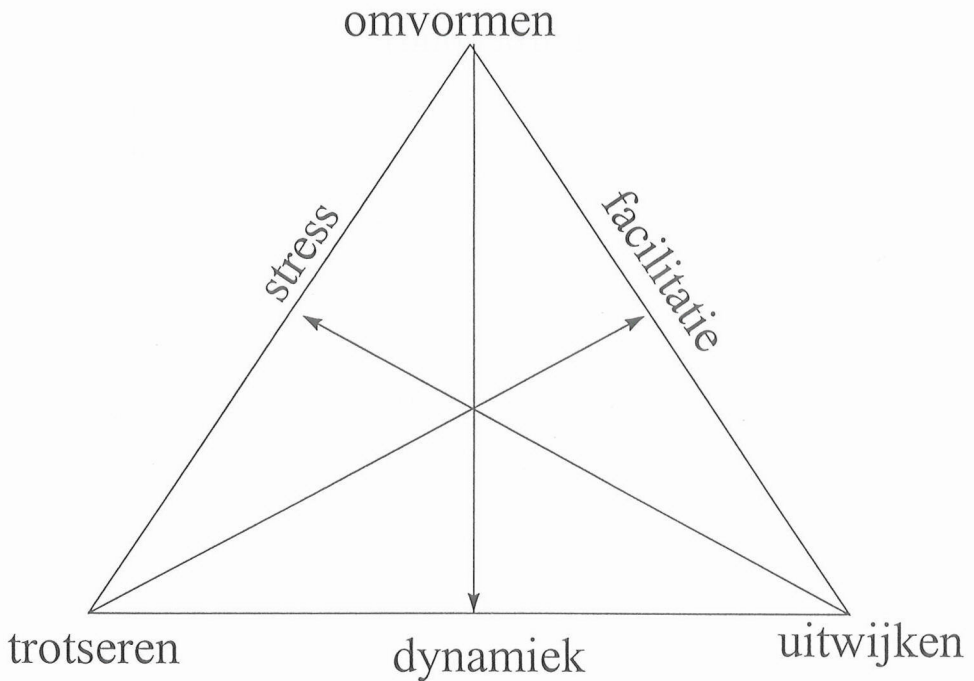
- *Uitwijken*

Sommige plaatsen kunnen alleen gedurende korte perioden door plantengemeenschappen worden gebruikt. Dit is bijvoorbeeld het geval op plaatsen waar het substraat verstoord wordt. Na een korte periode van groei wordt de vegetatie gedeeltelijk of geheel verwoest en alle soorten moeten 'vluchten' door middel van zaadproductie of reductie in de vorm van ondergrondse meerjarige biomassa (bijv. bollen, stollen). Het uitwijken kan in de tijd of in de

ruimte plaatsvinden. Het laatste is mogelijk omdat de meeste soorten grote hoeveelheden zaden produceren die gemakkelijk verspreid worden.

- *Trotsere*

De aanwezigheid van zowel veel stress als veel dynamiek resulteert in plantengemeenschappen die onder extreme omgevingsfactoren kunnen groeien. Dit is in Nederland bijvoorbeeld het geval in de Waddenzee waar het hoge zoutgehalte van het water en de grote dynamiek van het getij resulteren in extreme omgevingsfactoren, waarbij slechts een aantal plantengemeenschappen overleven. In andere delen van de wereld zijn plantengemeenschappen van halfwoestijnen en bergkammen goede voorbeelden



Figuur 2: De driehoek met de drie belangrijke factoren stress, dynamiek en facilitatie.

van trotseerders.

- *Omvormen*

De vegetatie kan de omgevingsfactoren beïnvloeden en daarmee veranderen: omvormen. Wanneer stress en dynamiek niet dominant zijn, resulteert dit in meer complexe structuren waarin de overleving van meer soorten is verzekerd. De biomassa neemt ook toe, wat weer resulteert in een afname van omgevingsfluctuaties. Tropisch regenwoud en hoogveen zijn de beste voorbeelden van dit type.

Theorieën over het functioneren van individuele plantensoorten wijzen over het algemeen op de centrale rol van concurrentie (Grime 1979; Tilman 1982, 1988 e.a.). Vol-

gens Grace (in Grace & Tilman 1990) voorspelt Grimes theorie dat de soort met de hoogste maximale groeisnelheid van de vegetatieve delen (maximale capaciteit voor het verkrijgen van hulpstoffen) de beste concurrentiepositie heeft, terwijl Tilmans theorie voorspelt dat de soort die de geringste aanspraak doet op hulpbronnen de beste concurrentiepositie zal hebben. Het functioneren van plantengemeenschappen heeft een andere dimensie en kan begrepen worden op basis van de factoren tijd (t) en organisatiegraad (o). De omvormstrategie wordt gekenmerkt door zowel tijd (+) als organisatie (+), de trotseerstrategie wel door tijd (+) maar niet door organisatie (-), de uitwijkstrategie noch door tijd (-), noch door organisatie (-); het koppel geen tijd (-), maar wel organisatie (+) komt niet voor.

- 01Aa01: Wolffio-Lemnetum gibbae  
 01Aa02: Lemno-Spirodeletum polyrhizae  
 02Aa01: Ruppium maritima  
 03Aa01: Zosteretum noltii  
 03Aa02: Zosteretum marinae  
 04Ba01: Nitellopsidetum obtusae  
 04Ba02: Charetum hispidae  
 04Bb01: Charetum vulgaris  
 05Aa02: Ranunculetum baudotii  
 05Aa03: Najadetum marinae  
 05Ba02: Potametum lucentis  
 05Ba03: Myriophyllo-Nupharetum  
 05Ba04: Potameto-Nymphoidetum  
 05Bb01: Stratiotetum  
 05Bc02: Groenlandietum  
 05Bc03: Ranunculetum circinati  
 05Ca01: Callitricho-Hottonietum  
 06Aa01: Isocto-Lobelietum  
 06Ab01: Echinodoro-Potametum graminei  
 06Ab02: Spartinetum minimi  
 06Ac03: Eleocharitetum multicaulis  
 06Ac04: Samolo-Littorelletum  
 06Ad01: Littorello-Eleocharitetum acicularis  
 07Aa01: Philonotido fontanae-Montietum  
 07Aa02: Pello epiphyllae-Chrysosplenietum opposit.  
 08Aa01: Eleocharito palustris-Hippuridetum  
 08Aa03: Apietum nodiflori  
 08Ab01: Rorippo-Oenanthetum aquatica  
 08Ab02: Sagittario-Sparganietum  
 08Ba02: Cicuto-Caricetum pseudocyperii  
 08Bb01: Scirpetum lacustris  
 08Bb04: Typho-Phragmitetum  
 08Bc01: Caricetum ripariae  
 08Bc02: Caricetum gracilis  
 08Bd01: Cladietum marisci  
 08Bd02: Caricetum paniculatae  
 09Aa02: Pallavicinio-Sphagnetum  
 09Aa03: Carici curtae-Agrostietum caninae  
 09Ba01: Scirpidio-Caricetum diandrae  
 09Ba02: Campylio-Caricetum dioicae  
 09Ba04: Junco baltici-Schoenetum nigricantis  
 10Aa02: Sphagno-Rhynchosporietum  
 10Aa03: Caricetum limosae  
 10Ab01: Eriophoro-Caricetum lasiocarpae  
 11Aa02: Ericetum tetralicis  
 11Ba01: Erico-Sphagnetum magellani  
 11Ba02: Sphagno palustris-Ericetum  
 12Aa03: Bryo-Saginetum procumbentis  
 12Ba01: Ranunculo-Alopecuretum geniculati  
 12Ba03: Trifolio fragiferi-Agrostietum stolon.  
 13Aa01: Cerastietum pumili  
 13Aa02: Saxifrago tridactylitis-Poetum compr.  
 14Aa01: Spergulo-Corynephorietum  
 14Aa02: Violo-Corynephorietum  
 16Ba01: Fritillario-Alopecuretum pratensis  
 16Bb01: Arrhenatheretum elatioris  
 16Bc01: Lolio-Cynosuretum  
 17Aa01: Rubo-Origanietum  
 18Aa02: Hieracio-Holcetum mollis  
 19Aa01: Galio hercynici-Festucetum ovinae  
 19Aa02: Gentiano pneumonanthes-Nardetum  
 20Aa01: Genisto angelicae-Callunetum  
 20Ab02: Polypodio-Empetretum  
 20Ab04: Pyrolo-Salicetum  
 21Ab01: Asplenietum ruto-murario-trichomanis  
 21Ab02: Filici-Saginetum  
 22Aa01: Atriplicetum littoralis  
 22Ab01: Salsolo-Cakiletum maritima  
 23Ab01: Elymo-Ammophiletum  
 25Aa01: Salicornietum dolichostachyae  
 25Aa03: Suaedetum maritima  
 26Aa02: Plantagini-Limonietum  
 26Ab01: Puccinietum distantis  
 26Ac01: Juncetum gerardi  
 26Ac03: Junco-Caricetum extensae  
 26Ac05: Artemisietum maritima  
 27Aa01: Sagino maritima-Cochlearietum danica  
 27Aa02: Centauro-Saginetum  
 28Aa01: Cicendietum filiformis  
 28Aa04: Digitalio-Illecebrum  
 29Aa02: Rumicetum maritimi  
 29Aa03: Chenopodietum rubri  
 29Aa04: Eleocharito acicularis-Limoselletum  
 30Aa01: Kickxietum spuriae  
 30Ab01: Veronico-Lamietum hybridi  
 30Ba01: Sclerantho annui-Arnoseridetum  
 30Ba02: Papaveretum argemones  
 30Bb01: Spergulo arvensis-Chrysanthemetum  
 30Bb02: Echinochloa-Setarietum  
 31Aa01: Bromo-Corispermetum  
 31Ab01: Urtico-Malvetum neglectae  
 31Ab02: Hordeetum murini  
 31Ba01: Echio-Verbascetum  
 31Ca02: Bromo inermis-Erynchietum campestris  
 31Ca03: Tanaceto-Artemisietum  
 32Aa01: Valeriano-Filipenduletum  
 32Ba02: Soncho-Epilobietum hirsuti  
 33Aa04: Alliario-Chaerophylletum temuli  
 33Aa05: Urtico-Aegopodietum  
 34Aa01: Senecioni sylvatici-Epilobietum angustifolii  
 35Aa02: Rubetum silvatici  
 36Aa02: Salicetum cinereae  
 37Ab01: Pruno-Crataegetum  
 37Ac02: Hippophao-Ligustretum  
 37Ac05: Orchio-Cornetum  
 38Aa02: Irido-Salicetum albae  
 38Aa03: Cardamino amarae-Salicetum albae  
 39Aa01: Thelypterido-Alnetum

14Ba01: Ornithopodo-Corynephorum	39Aa02: Carici elongatae-Alnetum
14Bb01: Festuco-Thymetum serpylli	40Aa01: Erico-Betuletum pubescentis
14Bc02: Medicagini-Avenetum pubescentis	41Aa01: Dicrano-Juniperetum
14Ca01: Phleo-Tortuletum ruraliformis	41Aa02: Cladonio-Pinetum sylvestris
14Ca02: Sileno-Tortuletum ruraliformis	42Aa01: Betulo-Quercetum roboris
14Cb01: Taraxaco-Galietum veri	42Aa02: Fago-Quercetum
14Cb02: Anthyllido-Silenetum	43Aa02: Violo odoratae-Ulmetum
15Aa01: Gentiano-Koelerietum	43Aa04: Carici remotae-Fraxinetum
16Aa01: Cirsio dissecti-Molinietum	43Aa05: Pruno-Fraxinetum
16Ab04: Ranunculo-Senecionetum aquatici	43Ab01: Stellario-Carpinetum
16Ab06: Angelico-Cirsietum oleracei	

Tabel 1: Lijst van geselecteerde plantengemeenschappen.

Tijd (nodig voor de ontwikkeling) en organisatiegraad (als maat voor complexiteit) zijn te relateren aan de omgevingsfactoren stress, dynamiek (processen die leiden tot de gedeeltelijke of gehele verwoesting van plantaardige biomassa; Grime 1979) en facilitatie. Onder het laatste worden de condities in het milieu verstaan die een optimale ontwikkeling van de plantengemeenschap bevorderen. In Figuur 2 worden deze relaties gevisualiseerd. De uitwijkstrategie wordt gekenmerkt door een minimale hoeveelheid stress, de trotseerstrategie door zeer geringe facilitatie en de omvormstrategie door het nagenoeg ontbreken van dynamiek. Daar tegenover staat dat zowel de trotseer- als de uitwijkstrategie gelieërd zijn aan een hoge mate van dynamiek (zij het verschillend van aard; continu werkzaam dan wel incidenteel), dat de trotseer- en omvormstrategie samengaan met een hoge mate van stress (met name mechanische krachten dan wel stress om voedsel en licht), en dat in gemeenschappen met een omvorm- of uitwijkstrategie aan het produceren van biomassa (die al dan niet op gezette tijden wordt weggenomen) weinig belemmeringen wordt opgelegd.

### Werkwijze

Om het strategiemodel van Stortelder te kunnen toetsen is een matrix vervaardigd

waarin plantengemeenschappen zijn gerelateerd aan strategiekenmerken. Hiertoe werd een reeks van 131 plantengemeenschappen geselecteerd die representatief is voor de variatie in de Nederlandse vegetatie en waarvan genoeg informatie bekend is (Tabel I). Omdat de kenmerken zijn beschreven in verschillende soorten schalen, zijn de nominale en de ordinale schaal in de interval schaal getransformeerd, ten einde de vergelijking tussen de verschillende kenmerken mogelijk te maken.

Een aantal kenmerken van soorten is geselecteerd uit het Botanisch basisregister (Van Duuren 1993); soms zijn de gegevens aangevuld met data uit de Flora van Italië (Pignatti 1982). Levensvormen zijn aangeduid volgens het systeem van Raunkiaer (1934) en groeivormen volgens Barkman (1988, 1990). De scores voor deze kenmerken zijn gebaseerd op hun presentiepercentage in de desbetreffende associatie (op basis van de synoptische tabellen in 'De Vegetatie van Nederland', afgeleid van een geautomatiseerd gegevensbestand met meer dan 300.000 opnamen van het IBN-DLO), gedeeld door de som van de presentiepercentages van alle soorten in de synoptische tabel. Voor elk kenmerk is ook het percentage 'onbekend' berekend. Dit percentage is later gewogen verdeeld (standaardisatie van de data). Uit 'De Vegetatie

- Gemiddelde bedekking van mossen (bron: De Vegetatie van Nederland)
- Percentage rosulate hemicryptofyten (bron: Flora d'Italia)
- Percentage houtige chamaefyten (bron: Raunkiaer in Botanisch basisregister)
- Percentage altijdgroene planten (bron: Botanisch basisregister)
- Kwaliteit van de organische laag (bron: De Vegetatie van Nederland)
- Percentage struiken (bron: Barkman in Botanisch basisregister)
- Gemiddeld percentage bedekking in de associatie (bron: De Vegetatie van Nederland)
- Ontwikkelingstijd (bron: De Vegetatie van Nederland, aangevuld door Schaminée en Stortelder)
- Levensduur (bron: De Vegetatie van Nederland, aangevuld door Schaminée en Stortelder)
- Percentage fanerofyten (bron: Raunkiaer in Botanisch basisregister)
- Aantal families aanwezig in de synoptische tabellen (bron: De Vegetatie van Nederland)
- Aantal lagen (1, 2, 3, 4) (bron: De Vegetatie van Nederland)
- Gemiddelde hoogte van de associatie (bron: De Vegetatie van Nederland)
- Maximale aantal soorten in de associatie (bron: De Vegetatie van Nederland)
- Gemiddeld aantal soorten in de associatie (bron: De Vegetatie van Nederland)
- Geen morfologische aanpassingen (bron: Botanisch basisregister)
- Percentage lianen: lianen (bron: Raunkiaer in Botanisch basisregister)
- Percentage therofyten (bron: Raunkiaer in Botanisch basisregister)
- Percentage planten die zelfbestuiving kunnen uitvoeren (bron: Botanisch basisregister)
- Percentage kruidachtige planten (bron: Barkman in Botanisch basisregister)
- Percentage bienne hemicryptofyten (bron: Flora d'Italia)
- Percentage monocotylen (bron: De Vegetatie van Nederland)
- Percentage morfologische aanpassingen (bron: Botanisch basisregister)
- Percentage hemicryptofyten (bron: Raunkiaer in Botanisch basisregister)
- Percentage grassen (bron: Barkman in Botanisch basisregister)
- Percentage kruidachtige chamaefyten (bron: Raunkiaer in Botanisch basisregister)
- Percentage planten met Ellenberg-waarde N = 8 (Stikstofrijk (8s)) (bron: Botanisch basisregister)
- Standaard deviatie van de bedekking (bron: De Vegetatie van Nederland)
- Percentage planten met Ellenberg-waarde N = 9 (Stikstofrijk (9s)) (bron: Botanisch basisregister)
- Maximaal aantal soorten/gemiddeld aantal soorten (bron: De Vegetatie van Nederland)
- Percentage geofyten (bron: Raunkiaer in Botanisch basisregister)
- Percentage bolgeofyten (bron: Flora d'Italia)
- Percentage rhizoomgeofyten (bron: Flora d'Italia)
- Percentage reptante hemicryptofyten (bron: Flora d'Italia)
- Percentage caespitose hemicryptofyten (bron: Flora d'Italia)
- Percentage scapose hemicryptofyten (bron: Flora d'Italia)
- Percentage scandente hemicryptofyten (bron: Flora d'Italia)
- Gemiddeld aantal mossoorten (bron: De Vegetatie van Nederland)
- Maximale aantal mossoorten (bron: De Vegetatie van Nederland)
- Percentage klimmende planten (bron: Barkman in Botanisch basisregister)
- Percentage bladlozen (bron: Barkman in Botanisch basisregister)

*Tabel II: De 45 kenmerken (in de volgorde van de matrix).*

2111121	4444	34444	2333333322333322222	00000000000000000000000011	13111111110130111111110111
0100101	1102	932333	900000011921111256548	11233445555555588888666640	67444576694294442669399
ABAABA	AAAA	AAAAA	AABBBAAAAACCAAAAAA	AAAAAABBBBBAABAAAAA	BACBAABABABCBBAABAAA
EAAAAA	AAAA	AAAAA	ABAABBAABAAAAABAAA	AAAAAABAAAAAABBBBBDACB	BCBCBAACAAAAAABAAAAA
000000	0000	000000	00000000000000000000	000000000000000000000000	0000000000000000000000
2232112	2121	242251	411212123212311111324	121121212323412311121411311	12122211114222111141112
4434565	3544			43	3 7 3 5 4 4
8265056	6534			79	5 7 1 5 0 1 0
7999977	...1	1...1	3113111153111117753	7511111757797513533779	1.737333577.93571159335
rosulatae hemicryptof.	7799735	7555	555335	573553555533333535	1111111111111111111111335
houtachtige chamaef.	779999	7795	115333	1111111111333311113	1111113311111111111111333
altijdgroene planten	7577999	7977	135355	1111111111333331553	1111111111111111111153
kwal. v.d. org. laag	7999977	7797	935333	333333333333333331	3333311133333333311137
struiken (Barkman)	7777999	9999	557777	31111111333311113	1111113111111111111131333
gem. bedekking van	9999999	7977	997999	13553357355711113371	991337595333575553513333517
ontwikkelingstijd	777775	7797	799999	111111111131313131	11111111113331111137
levensduur	9753777	7797	999999	31311133533333333373	115777531333311333573375
fanerofyten	3533575	9999	779999	3111111333133331113	111111111111111133311333
aantal families	5731355	9377	999999	735555757579573117	331113511353535357559335733
aantal lagen	4444444	6669	999999	144444111441411111	111111111144414111411144
gem. hoogte	111111	7337	779999	11111111111111111	111111111111111133111111
max. aantal soorten	5311375	9357	777999	53755555737939313117	1111111111313315113351
gem. aantal soorten	5513355	5555	795799	5557795553755511315	11111111113313333333331
zonder morf. aanpas.	7511353	9759	579999	599999997777735337	111113311111313333313351
lianen	311111	3133	757777	1799779333551331111	111111111111111111311111
therofyten	111111	1111	111331	5999999777375775557	111111111111111111311111
zelfbestuiving	3333311	1111	351355	9999999979977979777	111111131111113113535113311
kruiden (Barkman)	331111	1111	371555	7799799797777733535	111111111111111133311311
bienne hemicryptof.	531111	5155	755977	11111575597799999991	1111111111111111331111
monocotylen	5777757	1331	313111	3131131151333357375	9999997997999779797797
morf. aanpassingen	3577757	3531	31111	511111333133373775	99999999999999799799977
hemicryptofyten	7553335	3333	553353	31111133533935357775	111311111111111111311355
grassen (Barkman)	5799997	3555	313111	313115115133533557575	111311131111111133115333597
kruidachtige chamaef.	3111113	3511	373355	333331333333555577975	111111111111111133111111

Table III: De matrix.

van Nederland' (Schaminée et al. 1995-1998) zijn kenmerken verzameld zoals de levensduur van de associatie, het aantal lagen in de vegetatie en de kwaliteit van de organische laag in de bodem. Helaas waren niet genoeg gegevens beschikbaar over belangrijke kenmerken zoals levensduur van het zaad, zaadproductie, metabolisme en vorm van het wortelstelsel. De selectie van de 45 kenmerken die in de classificatie zijn gebruikt, is te vinden in Tabel II.

De verzamelde gegevens zijn in een matrix geplaatst. Kenmerken waarvan gemiddeld genomen (over alle associaties) meer dan 50 % onbekend was, zijn buiten beschouwing gelaten. Associaties met gemiddeld voor elk kenmerk meer dan 30 % onbekend, zijn geselecteerd en de percentages 'onbekend' worden weergegeven in de matrix om een maat voor de onbetrouwbaarheid te geven (zie Tabel III). Daarna is het percentage 'onbekend' gewogen verdeeld over de overblijvende kenmerken zodat de verschillende kenmerken beter kunnen worden vergeleken (standaardisatie van de data). Soms zijn kenmerken gecombineerd indien juist de combinatie differentiërend is.

De uiteindelijke matrix (Tabel III) bevat 131 associaties en 45 kenmerken. Deze kenmerken van plantengemeenschappen zijn gebruikt om te bepalen met welk strategietype de gemeenschap de meeste gelijkennis vertoont. De kenmerken hebben vooral betrekking op morfologische en fysiologische aanpassingen, vegetatiestructuur en textuur, levenswijze en levensvorm. Voor elk kenmerk worden 5 klassen (1, 3, 5, 7, 9) onderscheiden om onderlinge vergelijkbaarheid van de kenmerken in classificatie mogelijk te maken. Dit is gedaan door olopemde sortering van de gegevens van één kenmerk; op grond van de vorm van de grafiek zijn de klassegrenzen bepaald. Zo zijn bijvoorbeeld de gemiddelde vegetatiehoogte van de associatie (in 5 klassen) en

het percentage monocotylen (in 5 klassen) onderling vergelijkbaar gemaakt. Daarna zijn de resultaten ook omgekeerd (10-x) toegevoegd, zodat TWINSPAN (Hill 1979) ook negatief differentiërende kenmerken kan berekenen. Op de resultaten van de eerste TWINSPAN-classificatie (klasse-indeling 1, 3, 5, 7, 9, met 3 splitsingsniveaus) is MEGATAB (Hennekens 1996) toegepast voor het aanbrengen van verdere verfijningen.

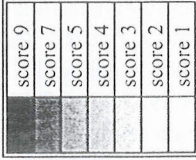
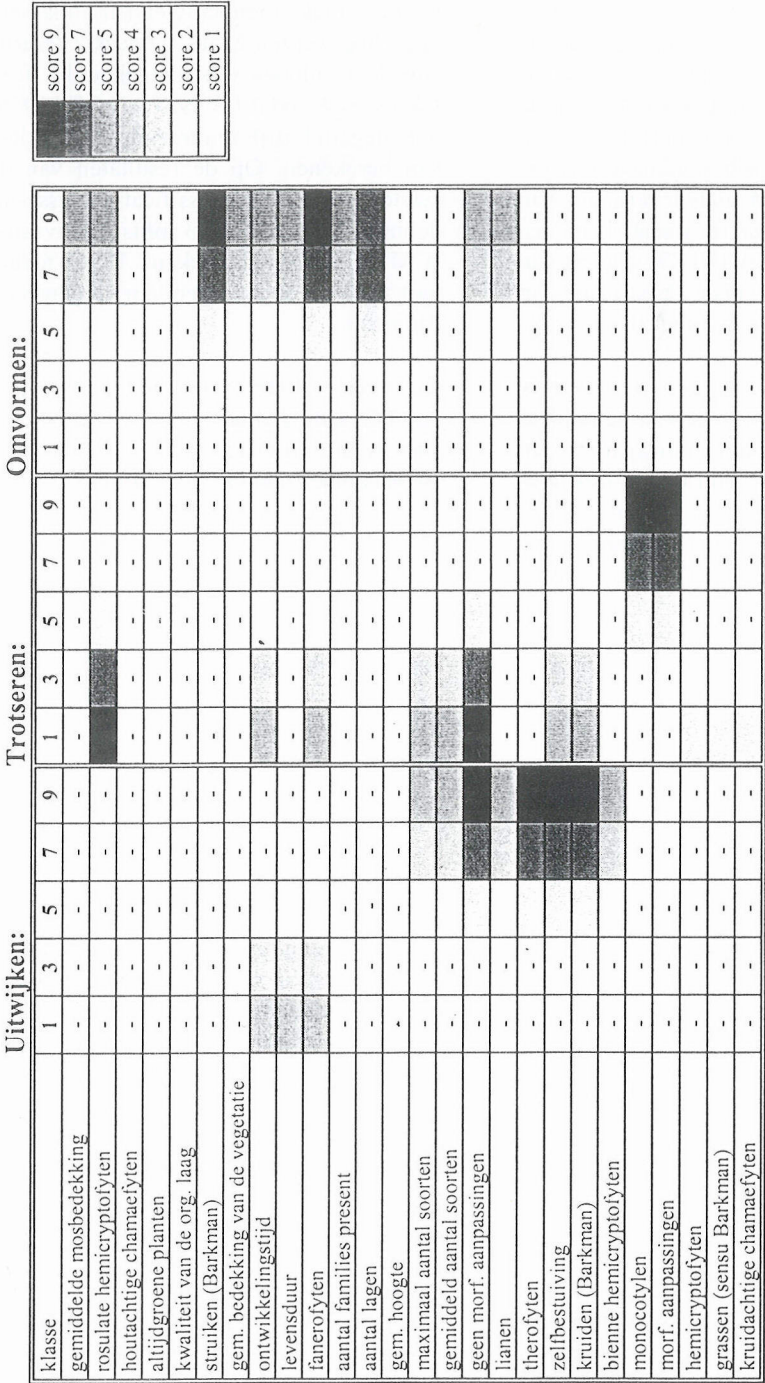
De sterkst differentiërende kenmerken definiëren de afzonderlijke strategietypen. Van de drie uitersten in strategietype zijn zogenaamde 'mallen' vervaardigd (Figuur 3), waaraan elk van de associaties kon worden getoetst. Per mal zijn aan elk differentiërend kenmerk scores toegekend (zie Tabel IV).

Daarna is elk van de associaties vergeleken met de uitersten, en op basis van de verhouding van deze (gestandaardiseerde) scores is de positie in de driehoek bepaald.

### Toetsing van het model

Met behulp van classificatie-technieken zijn groepen van kenmerken opgespoord die bij verschillende strategietypen behoren. De vergelijking van de associaties met de drie uitersten resulteerde in de matrix met scores, zoals die voor een aantal associaties in Tabel V is gepresenteerd. Op basis van de verhouding van deze scores is de uiteindelijke positie van de associaties in de driehoek bepaald (Figuur 4). Op grond van de positie in de driehoek kan aan elke associatie een bepaald strategietype worden toegekend. In het totaal zijn 10 groepen onderscheiden: de uitersten uitwijken, omvorm- en en trotseren, maar ook intermediaire typen als 'uitwijkende trotseerders' en 'omvormende uitwijkers'.





Figuur 3: De mallen.

score	klasse 1	klasse 3	klasse 5	klasse 7	klasse 9
sterk positief differentiërend	0	0	3	7	9
positief differentiërend	0	0	2	4	5
zwak positief differentiërend	0	0	0	1	3
sterk negatief differentiërend	9	7	3	0	0
negatief differentiërend	5	4	2	0	0
zwak negatief differentiërend	3	1	0	0	0

Tabel IV: Toegekende scores per type kenmerk.

De analyse van de reeks van 131 plantengemeenschappen op basis van hun kenmerken liet zien dat (1) elk van de voorgestelde vegetatiestrategieën door een aantal onderscheidende eigenschappen kan worden gedefinieerd (Tabel III), en (2) de verdeling van de plantengemeenschappen in de driehoek niet gegroepeerd, maar goed gespreid is. Derhalve kan geconcludeerd worden dat het toetsen van de hypothese van Stortelder succesvol is geweest. Het model geeft inzicht in het functioneren van plantengemeenschappen, daar het een grote variatie en een goede verspreiding over de driehoek toont. Tevens kunnen relaties met de verschillende vormen van natuurbeheer kunnen worden gelegd, zoals hieronder in het kort wordt aangegeven.

Enkele van de best differentiërende kenmerken van de *uitwijkstrategie* zijn: thero-fyten, zelfbestuiving, kruidachtigen en korte levensduur. Een goed voorbeeld van de uitwijkstrategie is het *Papaveretum argemones*: elk jaar wordt het substraat verstoord door ploegen wat resulteert in een totale verwoesting van de vegetatie. Alle soorten moeten dan 'vluchten' door zaadproductie of door reductie in de vorm van ondergrondse biomassa. De uitwijkstrategie is nomadisch: de plantengemeenschappen verdwijnen wanneer de omstandigheden ongunstig worden.

De *trotseerstrategie* impliceert een groot aandeel van monocotylen, morfologische aanpassingen en wordt voorts gekenmerkt door de afwezigheid van rosulate he-

micryptofyten. Een van de beste voorbeelden in Nederland zijn de Zeegras-gemeenschappen (*Zosteretum marinae* en *Zostetum noltii*). Het hoge zoutpercentage van het water en de grote dynamiek van het getij resulteren in extreme omgevingsfactoren waaronder slechts enkele plantengemeenschappen kunnen overleven. Bovendien kunnen de meeste plantengemeenschappen van zoetwater toegekend worden aan de trotseerstrategie. Dit strookt met het gegeven dat in een waterrijk land als Nederland slechts 6 % van de flora bestaat uit waterplanten (Segal 1965).

De best differentiërende kenmerken van de *omvormstrategie* zijn: veel lagen, veel struiken en een lange ontwikkelingstijd. Het *Sphagno palustris-Ericetum* (Moerasheide) is een voorbeeld van dit strategietype; deze associatie vormt in West-Nederland een laat stadium in de verlanding, en wordt tot de klasse der *Oxycocco-Sphagnetea* gerekend. In het verleden bepaalden hoogveengemeenschappen eeuwenlang het landschapsbeeld in Nederland. Het *Erico-Sphagnetum magellanici* is hier een voorbeeld van, maar door gebrek aan informatie over de veenmossen heeft deze associatie een hoog percentage 'onbekend'. Als een gevolg van grootschalige turfwinning, in combinatie met branden en ontwateren, zijn nog slechts verspreid voorkomende, veelal gedegradeerde hoogveenresten aanwezig. Rietlanden (*Typho-Phragmitetum*) zijn een voorbeeld van de *intermediaire strategie*. Zij zijn afhankelijk van een consequent beheer door de mens om een langdurige

Kolom a	b	c	d	e	f	g	h	i	j		k	l	
Naam	SYNTAXON	O	U	T	O/67	U/71	T/75	O+U	verh. O - U	O+T	verh. O - T		
Wolffio-Lemnetum gibbae	01Aa01	9	15	78	0.13	0.21	1.04	0.35	0.39	0.61	1.17	0.11	0.89
Zosteretum marinae	03Aa02	4	10	78	0.06	0.14	1.04	0.20	0.30	0.70	1.10	0.05	0.95
Potameto-Nymphoidetum	05Ba04	9	13	77	0.13	0.18	1.03	0.32	0.42	0.58	1.16	0.12	0.88
Stratiotetum	05Bb01	13	13	76	0.19	0.18	1.01	0.38	0.51	0.49	1.21	0.16	0.84
Cicuto-Caricetum pseudocyperii	08Ab02	2	13	70	0.03	0.18	0.93	0.21	0.14	0.86	0.96	0.03	0.97
Typho-Phragmitetum	08Bb04	12	13	50	0.18	0.18	0.67	0.36	0.49	0.51	0.85	0.21	0.79
Erico-Sphagnetum magellanicum	11Ba01	37	3	44	0.55	0.04	0.59	0.59	0.93	0.07	1.14	0.48	0.52
Sphagno palustris-Ericetum	11Ba02	41	6	32	0.61	0.08	0.43	0.70	0.88	0.12	1.04	0.59	0.41
Gentiano-Koelerietum	15Aa01	27	32	10	0.40	0.45	0.13	0.85	0.47	0.53	0.54	0.75	0.25
Cirsio dissecti-Molinietum	16Aa01	28	19	24	0.42	0.27	0.32	0.69	0.61	0.39	0.74	0.57	0.43
Angelic-Cirsietum oleracei	16Ab06	22	29	18	0.33	0.41	0.24	0.74	0.45	0.55	0.57	0.58	0.42
Arrhenatheretum elatioris	16Bb01	30	37	12	0.45	0.52	0.16	0.97	0.46	0.54	0.61	0.74	0.26
Lolio-Cynosuretum	16Bc01	26	30	21	0.39	0.42	0.28	0.81	0.48	0.52	0.67	0.58	0.42
Galio hercynici-Festucetum ovinae	19Aa01	27	13	29	0.40	0.18	0.39	0.59	0.69	0.31	0.79	0.51	0.49
Salicornietum dolichostachyae	25Aa01	4	35	50	0.06	0.49	0.67	0.55	0.11	0.89	0.73	0.08	0.92
Sagino maritimae-Cochlearietum danicae	27Aa01	11	33	31	0.16	0.46	0.41	0.63	0.26	0.74	0.58	0.28	0.72
Chenopodietum rubri	29Aa03	12	53	19	0.18	0.75	0.25	0.93	0.19	0.81	0.43	0.41	0.59
Veronico-Lamietum hybridi	30Ab01	16	57	24	0.24	0.80	0.32	1.04	0.23	0.77	0.56	0.43	0.57
Sclerantho annui-Amoseridetum	30Ba01	17	59	24	0.25	0.83	0.32	1.08	0.23	0.77	0.57	0.44	0.56
Bromo-Corispermetum	31Aa01	6	48	24	0.09	0.68	0.32	0.77	0.12	0.88	0.41	0.22	0.78
Urtico-Aegopodietum	33Aa05	29	34	20	0.43	0.48	0.27	0.91	0.47	0.53	0.70	0.62	0.38
Rubetum silvatici	36Aa01	41	15	29	0.61	0.21	0.39	0.82	0.74	0.26	1.00	0.61	0.39
Carici elongatae-Alnetum	39Aa02	46	19	20	0.69	0.27	0.27	0.95	0.72	0.28	0.95	0.72	0.28
Erico-Betuletum pubescentis	40Aa02	47	7	24	0.70	0.10	0.32	0.80	0.88	0.12	1.02	0.69	0.31
Cladonio-Pinetum sylvestris	41Aa02	51	18	16	0.76	0.25	0.21	1.01	0.75	0.25	0.97	0.78	0.22
Pruno-Fraxinetum	42Aa02	55	19	14	0.82	0.27	0.19	1.09	0.75	0.25	1.01	0.81	0.19
Fago-Quercetum	43Aa05	54	33	14	0.81	0.46	0.19	1.27	0.63	0.37	0.99	0.81	0.19
Stellario-Carpinetum	43Ab01	56	33	14	0.84	0.46	0.19	1.30	0.64	0.36	1.02	0.82	0.18

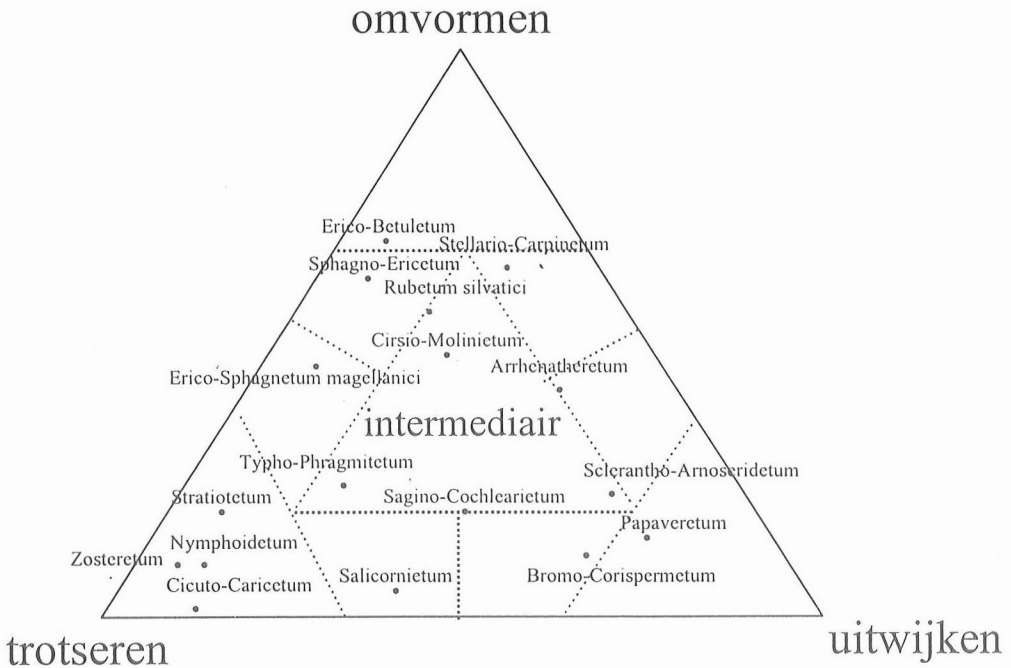
Tabel V: Scores voor de uitersten. In kolom c, d en e is de score voor elk strategietype berekend en op basis van de verhouding tussen deze gestandaardiseerde scores (f, g en h) wordt de uiteindelijke positie in de driehoek bepaald (j en l).

periode te kunnen overleven; elk jaar wordt het riet gemaaid. Ook andere half-natuurlijke gemeenschappen dragen in belangrijke mate bij aan de biodiversiteit in Nederland. Als het beheer wordt gestopt, zullen deze gemeenschappen in korte tijd veranderen in struweel en zich vervolgens naar bos ontwikkelen.

De hoeken van de driehoek komen ook overeen met verschillende vormen van menselijke invloed. De intensiteit van landgebruik neemt af van de uitwijkhoek naar

de andere hoeken. Echte uitwijk-gemeenschappen worden in Nederland meestal bepaald door de mens. Zoals gezegd speelt natuurbeheer een belangrijke rol in het midden van de driehoek, waardoor intermediaire situaties voortbestaan. Natuurbehoud (in strikte zin) speelt een belangrijke rol in de omvorm- en trotseerhoek van de driehoek. Voor het trotseertype is een adequaat beheer van de omgeving een voorwaarde; voor het omvormtype is (veel) tijd de belangrijkste factor.

Het strategie-model is getoetst voor Neder-



Figuur 4: De driehoek met de berekende posities voor een aantal associaties (zie ook tabel I)

land, waar minder extreme milieutypes voorkomen dan in veel andere landen. De uitwijkstrategie is in het gerederaliseerde Nederlandse landschap goed vertegenwoordigd. Trotseren is minder goed vertegenwoordigd: er zijn weinig extreme milieus voor de trotseerstrategie. Voor de omvormstrategie geldt dat zij bijna geheel verdwenen is, doordat hun milieu verstoord is.

#### Dankwoord

Wij willen de volgende mensen graag bedanken: Rein de Waal voor zijn hulp bij het verschaffen van gegevens over de kwaliteit van de organische laag in de matrix; Stephan Hennekens voor het berekenen van data voor de matrix; verder Mike Dale, Sandra Díaz, Philip Grime, Ladislav Mucina, Dieter Mueller-Dombois, Anton Stortelder,

Karlè Sýkora, Eddy Weeda en Victor Westhoff voor hun suggesties met betrekking tot het concept van vegetatiestrategieën en de gebruikte.

#### Vegetation strategies - testing a model of life strategies in plant communities -

A hypothetical model of vegetation strategies in plant communities - similar to Grime's idea of plant strategies - was proposed by Stortelder (in Schaminée & Stortelder 1996). He distinguished three main types, which were arranged at the corners of an equilateral triangle. This model aims at a better understanding of the functioning of plant communities. Moreover, it may provide insight into the relationship between plant communities and nature management and make it possible to compare the functioning of communities (in different parts

of the world) that have no species in common. To test this model we have analysed and quantified a number of characters of a representative set of plant communities of the Netherlands, partly related to the composing plant species (e.g. life forms, morphological adaptations), partly to the communities themselves (e.g. number of species, height, development time). A matrix was constructed with 45 characters and 131 associations. Clusters of properties could be identified by using classification techniques. The most distinguishing characters were selected to make paradigms for each of the main strategy types, and the individual associations have been compared with these paradigms. The resulting scores were standardised, and then used to determine the final position in the triangle. Dependent on the position in the triangle, each plant community can be assigned to a certain strategy type. Altogether 10 types have been distinguished: endure, escape, and transform, as well as seven intermediate types.

### Gerefereerde literatuur

- Barkman, J.J. (1988). New systems of plant growth forms and phenological plant types. In: M.J.A. Werger et al. (red.), *Plant form and vegetation structure*. SPB Academic publishing, The Hague. 356 pp.
- Barkman, J.J. (1990). *Groevormen van planten in Nederland*. Wetenschappelijke mededelingen KNNV 196. 32 pp.
- Duuren, L. van (1993). *Botanisch basisregister*. Centraal Bureau voor Statistiek, Heerlen. 82 pp.
- Grace J.B. & D. Tilman, (1990). *Perspectives on Plant Competition*. Academic Press, Inc, San Diego. 484 pp.
- Grime, J.P. (1979). *Plant Strategies and Vegetation Processes*. John Wiley & sons, Ltd. Chichester, New York, Brisbane, Toronto. 222 pp.
- Grime, J.P., Hodgson, J.G. & Hunt, R. (1988). *Comparative plant ecology. A functional approach to common British species*. Oxford University Press, London. 742 pp.
- Hennekens, S.M. (1996). MEGATAB, a visual editor for phytosociological tables. Giesen & Geurts, Ulft. 34 pp.
- Hill, M.O. (1979). TWINSPAN, a FORTRAN program for arranging multivariate data in an ordered two-way table by classification of the individuals and attributes. Cornell University Ithaca, New York, 90 pp.
- Pignatti, S. (1982). *Flora d'Italia*. Edagricole, Bologna. 790, 732, 780 pp. (drie delen).
- Raunkiaer, C. (1934). *The life forms of plants and statistical plant geography*. Clarendon Press, Oxford. 632 pp.
- Schaminée, J.H.J. & A.H.F. Stortelder (1996). Recent developments in phytosociology. *Acta Bot. Neerl.* 45: 443-459.
- Schaminée, J.H.J., A.H.F. Stortelder & V. Westhoff (1995a). *De Vegetatie van Nederland 1*. Opulus press, Uppsala/Leiden. 296 pp.
- Schaminée, J.H.J., E.J. Weeda & V. Westhoff (1995b). *De Vegetatie van Nederland 2*. Opulus press, Uppsala/Leiden. 358 pp.
- Schaminée, J.H.J., A.H.F. Stortelder & E.J. Weeda (1996). *De Vegetatie van Nederland 3*. Opulus press, Uppsala/Leiden. 356 pp.
- Schaminée, J.H.J., E.J. Weeda & V. Westhoff (1998). *De Vegetatie van Nederland 4*. Opulus press, Uppsala/Leiden. 346 pp.
- Stortelder, A.H.F. (1992). Vegetatiestrategieën? *Stratiotes* 5: 22-27.
- Stortelder, A.H.F., J.H.J. Schaminée & P.W.F.M. Hommel (1999; in druk). *De Vegetatie van Nederland 5*. Opulus

press, Uppsala/Leiden. in prep.

Segal, S. (1965). Een vegetatie-onderzoek van de hogere waterplanten in Nederland. Wetenschappelijke mededelingen KNNV 57. 80 pp.

Tilman, D. (1982). Resource Competition and Community Structure. Monographs in Population biology 17. Princeton University Press, Princeton. 296 pp.

Tilman, D. (1988). Plant Strategies and the Dynamics and Structure of Plant Communities. Monographs in Population biology 26. Princeton University Press, Princeton. 360 pp.