

Sigma-sociologie: onderzoek aan vegetatie-complexen

R. Haveman

Sinds ongeveer 30 jaar wordt in Europa op een systematische wijze onderzoek verricht naar vegetatiecomplexen. Met name in Duitsland en Frankrijk is dit uitgegroeid tot een belangrijke tak van de plantensociologie, die ook in diverse handboeken behandeld wordt (Dierschke 1994; Ellenberg 1996). Door onduidelijke oorzaken is het onderzoek van vegetatiecomplexen in Nederland tot dusver niet goed van de grond gekomen, ondanks een paar aanzetten in de eerste fase van zijn geschiedenis. Toch kunnen we het geheel van recente literatuur over dit onderwerp overziende constateren dat dit onderzoek heel wat toepassingen heeft in wetenschap en praktijk. Deze mogelijkheden, en de geconstateerde onbekendheid met het onderwerp in Nederland, zijn de aanleiding geweest tot het schrijven van dit artikel. Een grote hulp hierbij vormde een overzichtsartikel over dit onderwerp van Schwabe (1990). In het volgende artikel zal niet ingegaan worden op de aard en het wezen van vegetatiecomplexen als verschijnsel, maar op de achtergronden en de methoden van het onderzoek en zijn toepassingsgebieden. Gezien het voorgaande was het niet te vermijden dat de bronnen voornamelijk gevonden werden in buitenlandse literatuur.

Ontwikkeling van het vegetatiecomplex-onderzoek

Al voor het begin van het feitelijke plantensociologische onderzoek herkennen vege-

tatiekundigen en plantengeografen het fenomeen vegetatiecomplex; voorbeelden hiervan zijn te vinden bij Gradman (1898), Warming & Graebner (1918), Du Rietz (1921), Braun-Blanquet (1928) en Rübél (1930). Later wordt in diverse vegetatiekundige handboeken en overzichten melding gemaakt van vegetatiecomplexen. In Nederland is de studie van Meltzer & Westhoff (1944) een voorbeeld; minder bekendheid geniet de studie van Dijk (1940) over de plantengroei van de Slufter op Texel. Deze vroege auteurs spreken over vegetatiecomplexen in algemene termen en hun beschrijvingen zijn uitsluitend kwalitatief van aard; nadeel hiervan is dat de beschrijvingen niet toetsbaar zijn en dat veranderingen niet geregistreerd kunnen worden. Het is de verdienste geweest van Reinhold Tüxen (1973) als eerste een kwantitatieve methode te hebben ontwikkeld, waarbij kleiner, homogene landschapsdelen onderzocht kunnen worden. Deze door Tüxen ontwikkelde methode is bekend geworden onder de naam 'sigma-sociologie', naar de Griekse letter Σ . Hiermee wordt uitgedrukt dat het onderzoek gericht is op de som van plantengemeenschappen.

In de loop van de tijd hebben zich uit de eerste aanzetten van Tüxen verschillende methodische concepten ontwikkeld, wat niet verwonderlijk is voor een zo jonge tak van wetenschap (Schwabe 1990; vgl. ook Dierschke 1994). Schwabe deelt deze methodische concepten in haar overzichts-

artikel in vier scholen in, die echter niet altijd even duidelijk van elkaar te scheiden zijn. In grote lijnen kunnen deze vier scholen in twee onderzoeksrichtingen samengevat worden, die zich onderscheiden door een formele, respectievelijk een pragmatische aanpak.

Formele sigma-sociologie

Binnen de formele sigma-sociologie vallen het 'hiërarchisch concept' en een deel van de 'Zwitserse school' die Schwabe onderscheidt. Deze onderzoeksrichting stelt zich ten doel op inductieve wijze een hiërarchisch systeem van vegetatiecomplexen (sigma-syntaxa) op te stellen, analoog aan het systeem van plantengemeenschappen. Hiertoe worden zo homogeen mogelijke landschapsdelen opgenomen in sigma-opnamen, die met elkaar vergeleken worden. Op basis van kengemeenschappen en differentiërende gemeenschappen zijn vervolgens sigma-syntaxa te onderscheiden, die ingevoegd worden in een complex-systeem. De basiseenheid in dit systeem is binnen het al eerder genoemde 'hiërarchisch concept' het sigmetum; de hogere eenheden worden aangeduidt als sigmion, sigmetalia en sigmetea. Binnen de 'Zwitserse school' is de basiseenheid het geosigmetum. De onderzoekers van deze school richten zich op de karakterisering van landschappen. De opnamen omvatten daarbij veelal standplaatscomplexen, doordat vooraf (achter het bureau) de opnamen zijn afgegrensd. Te denken valt hierbij bijvoorbeeld aan de homogene vlakken op de topografische kaart of de cellen van een over de kaart geprojecteerd raster.

Belangrijke vertegenwoordigers van de formele sigma-sociologie zijn Tüxen (1973, 1978), Béguin et al. (1975, 1977), Béguin & Thuillat (1982, 1984), Rivas-Martínez (1976), Géhu (1977, 1978), Hegg & Schneider (1978) en Solon (1983).

Pragmatische sigma-sociologie

De pragmatische sigma-sociologie omvat de door Schwabe (1990) beschreven 'landchapsecologische school' en het deel van de Zwitserse school dat niet gericht is op het beschrijven van sigma-syntaxa. In deze tak van de sigma-sociologie worden complextypen onderscheiden, die echter niet in een formeel classificatiesysteem ingevoegd worden; soms worden echter wel complexgroepen onderscheiden. De grootte en omgrenzing van de proefvlakken, de opname-methodiek en de methode van verwerking van de gegevens zijn sterk afhankelijk van de vraagstelling van het onderzoek. Hierdoor zijn de resultaten onderling vaak moeilijk vergelijkbaar, maar de landchapsecologische school heeft voor veel praktische problemen de oplossing geleverd. De belangrijkste vertegenwoordiger is Schwabe (Schwabe 1979, 1987, 1989, 1991; Schwabe-Braun 1980; Schwabe & Kratochwil 1994, 1994b); daarnaast hebben bijvoorbeeld ook Pignatti (1978), Dierssen (1979), Asmus (1987) en Thannheiser (1988) volgens deze methode gewerkt.

Buiten de genoemde twee onderzoeksrichtingen zijn er nog andere richtingen die (zijdelings) te maken hebben met het onderzoek aan vegetatiecomplexen. Binnen de Nederlandse context moet het werk van Doing over de duinen (o.a. 1974, 1988) genoemd worden. Doing zelf rekt zijn werk niet tot het gebied van de sigma-sociologie, al heeft het er zeker raakvlakken mee (Doing 1988, pag. 5). Een wezenlijk verschil is dat hij niet slechts de vegetatiecomplexen in zijn typologie verwerkt, maar ook geomorfologische, pedologische en historische aspecten. Deze methode is buiten de duinen toegepast door Everts & De Vries (1991).

Voor een definitief oordeel over de betekenis voor wetenschap en praktijk van

beide onderzoeksrichtingen is het nog te vroeg, beide hebben hun voor- en nadelen. Wel lijkt het erop dat de pragmatische richting voor de oplossing van veel praktische problemen en vraagstellingen de beste papieren heeft. Voor de kartering van grotere gebieden is de formele onderzoeksrichting vermoedelijk het meest geëigend. Een sigma-syntonisch systeem volgens de formele aanpak is echter naar veler mening niet gewenst en zou in de praktijk bovendien nauwelijks van waarde zijn (vgl. Schwabe 1990).

De opname van vegetatiecomplexen

Het sigma-onderzoek begint gewoonlijk met het maken van een opname van het vegetatiecomplex. Een dergelijke opname van vegetatiecomplexen is te vergelijken met de opname van de vegetatie in het fyto-sociologisch onderzoek. De schaal waarop de opname plaatsvindt is echter groter: het betreft een hoger integratieniveau. Om de vergelijkbaarheid van de opnamen te vergroten is het noodzakelijk een min of meer gestandaardiseerde methode te gebruiken (vgl. Tüxen 1973). Bij het maken van de sigma-opname zijn verschillende elementen te onderscheiden: de keuze van het proefvlak, het opnemen van de kopgegevens, de inventarisatie en de kwantitatieve beoordeling van de aanwezige gemeenschappen (figuur 1).

Keuze van het proefvlak

De keuze en begrenzing van het proefvlak is één van de meest controversiële en daarom meest besproken onderwerpen in de sigma-sociologie. De onderzoekers zijn het er over eens dat een complex-opname relatief homogeen moet zijn. De beoordeling van de homogeniteit van een vegetatie-opname is vaak al niet gemakkelijk, en op een hogere integratieniveau is dit oor-

deel nog moeilijker te geven (Dierschke 1994). Bovendien is de keuze van het proefvlak sterk afhankelijk van de vraagstelling. Veelal wordt in dit verband de tessela genoemd als basis van een sigma-opname (Ellenberg 1996). Hiermee wordt het standplaatscomplex aangeduid van één climax-gemeenschap met zijn vervangingsgemeenschappen. Wordt gestreefd naar een systeem van sigmeta, dan zal het opnamevlak binnen één tessela liggen. In de pragmatische sigma-sociologie wordt het proefvlak echter gekozen afhankelijk van de vraagstelling. Richt deze zich bijvoorbeeld op een typologie van beek- en rivierdalen, dan zal de opname een doorsnede van het dal zijn (Schwabe 1991). Vormt de kwaliteit van het biotoop van een diersoort het onderwerp, dan zal het proefvlak de 'homerange' van de desbetreffende soort proberen te omvatten (Schwabe 1994). Figuur 2 geeft de verschillen weer; getoond wordt de situatie in een heidelandschap met de afwisseling van lage pionierbegroeiingen, heidebegroeiingen, jeneverbesstruwelen en vennen. In deze situatie zal binnen de formele sigma-sociologie gekozen worden voor een aantal proefvlakken, terwijl bij de pragmatische aanpak het heideterrein in zijn gehele breedte opgenomen kan worden in één sigma-opname.

Kopgegevens

Bij een sigma-opname worden gedeeltelijk andere kopgegevens genoteerd dan bij een gewone vegetatie-opname. Het gaat hier om zaken die eigen zijn aan het landschapsniveau, zoals de geomorfologie, de ordening van de verschillende structuren, natuurlijke en antropogene bijzonderheden (rotsen, mesthopen, wegen etc.) en de geschatte oppervlakte van de verschillende formaties. Veelal zal de verzameling van kopgegevens afhankelijk zijn van de vraagstelling van de onderzoeker.

nummer Sigma-opname: RHΣ99001
 opervlakte complex: > 5 ha
 locatie: Oudebr. Heide, N v. Looweg
 beschrijving: Heide - Stuijzandcomplex

datum: 2/9/99 aantal gemeenschappen: 14
 opp. opname: 50x100m
 coördinaten: 194.493

geomorfologie: Lage duinen, stuijzand

reliëf, expositie, inclinatie: heuvelig, 4-5m hoog
 20-45°, overwegend Z

gebruik, beheer: 5-6 jaerlijks branden

natuurlijke & anthropogene bijzonderheden:
 zangplaats 1 ♂ Gampsoeieis
 storingen:

bovengrenzen standaardvlakken	
mos- en licheengemeenschappen	1 m ²
lage fanerogamengemeenschappen	10 m ²
hoge fanerogamengemeenschappen	100 m ²
bosgemeenschappen	1000 m ²

vlakvorm- & grootte	klein	groot
vlakvormig (l < 10b)	f	F
lijnvormig (l > 10b)	l	L

graslanden en verwante structuren

Violion m. Agrost. vinealis dom t.F
 Holinia - Deschampsia-romp t.F
 Verarmd Galio - Festucetum t.f
 RH99226 Festuca fil - Polytr. jun-gem r.f
 RH99225 Viola canina - Carex pil.-gem r.f

ruigtes, zomen

struwelen

bossen

water- en oevergemeenschappen

pioniergemeenschappen

Sperg-Corynep. typicum 2b.FL
 Sp-C. cladon. var Camp.intredl. t.f
 Gem. v. Rumex acetosella r.f
 Open zand t.f

overige

Genisto-Cyllunctum typ. 3.F
 Gen.-Cal. var. m. Nardus t.f
 Gen.-Cal. danthonietosum 2b.L/F
 Gen.-Cal. cladonietosum 2a.F
 Betula pendula r.F

contactgemeenschappen

Gal-Fest → Festuco-Thym. 2a.L
 Zandpad 2b.L

Figuur 1: een volledige sigma-opname

Code	Bedekking
r	: < 5%, 1 standaardvlak
+	: < 5%, 2 – 5 standaardvlakken
1	: < 5%, 6 – 50 standaardvlakken
2m	: < 5%, > 50 standaardvlakken
2a	: 5 – 15%
2b	: 16 – 25%
3	: 26 – 50%
4	: 51 – 75%
5	: 76 – 100%

Tabel I: schaal voor de gecombineerde schatting van vegetatiecomplexen

Lijst met gemeenschappen

Nadat een proefvlak is uitgezet en de kopgegevens zijn opgenomen, wordt een lijst opgesteld van de binnen het proefvlak voorkomende plantengemeenschappen. Daarbij is een vlakdekkende kennis van de (in het onderzoeksgebied) voorkomende vegetatietypen van groot belang. Behalve de goed ontwikkelde associaties zullen bij een complex-opname ook alle subassociaties, varianten, faciës, fragmenten en dominante- en rompgemeenschappen in ogen-schouw genomen moeten worden. Vaak zal dus voorafgaand aan een onderzoek naar vegetatiecomplexen een uitputtend onderzoek naar de vegetatietypen van een gebied moeten plaatsvinden. Strikt genomen behoren ook de afhankelijke plantengemeenschappen (van bijv. epifytische en epilithische cryptogamen) tot het vegetatiecomplex. Veel onderzoekers laten deze mossen en lichenengemeenschappen echter buiten beschouwing, vanwege hun veelal ontoereikende kennis van de hierin optredende soorten (Schwabe-Braun 1980).

Behalve de vegetatietypen worden in voorkomende gevallen ook losstaande soorten (bomen en struiken!), groeivormen (bijv. wind- of vraatvormen), abiotische structuren (open zand, gesteente) en antropogene structuren (bijv. huizen en schuurtjes) opgenomen. Als laatste worden ook de

contactgemeenschappen en -structuren genoteerd om de lijst compleet te maken.

Kwantitatieve beoordeling

Als laatste stap in het maken van een sigma-opname moet een schatting worden gemaakt van het voorkomen van de in het proefvlak aangetroffen gemeenschappen. Dit gebeurt volgens de gecombineerde schatting van Braun-Blanquet in een licht gewijzigde vorm (Tüxen 1973; Dierschke 1994, zie tabel I). Omdat 'exemplaar' enigszins moeilijk vertaalbaar is in het geval van gemeenschappen, wordt bij de schattingen van 'r' tot '2m' gebruik gemaakt van zogenaamde standaardvlakken. Deze standaardvlakken worden gedefinieerd volgens tabel II. Als laatste wordt een aanduiding gegeven van de vlakvorm en -grootte van de gemeenschappen, ongeveer vergelijkbaar met de sociabiliteit bij een normale vegetatie-opname (Schwabe Braun 1980; tabel III).

De verwerking van complex-opnamen

Zoals de opname van vegetatiecomplexen vergelijkbaar is met de opname van een plantengemeenschap, is ook de verwerking van complex-opnamen te vergelijken met de verwerking van vegetatie-opnamen. De opnamen worden bijeengebracht in een ta-

type gemeenschap	max. opp.
mos- en licheengemeenschappen	1 m ²
lagere fanerogamengemeenschappen	10 m ²
hogere fanerogamengemeenschappen	100 m ²
Bosgemeenschappen	1000 m ²

Tabel II: grootte van de standaardvlakken bij vegetatiecomplex-opnamen

bel, waarna gezocht wordt naar het gemeenschappelijk voorkomen van gemeenschappen (vgl. Schaminée et al. 1995, hoofdstuk 6). Op basis van het voorkomen of juist het afwezig zijn van gemeenschappen kunnen abstracte typen onderscheiden worden, die neutraal geduid worden als complextypen. Het gebruik van de woorden 'complex' of 'vegetatiecomplex' is in dit verband af te raden, aangezien dit zowel aanduidingen zijn van het concrete vegetatiecomplex als van het abstracte complextype. De complextypen kunnen met elkaar vergeleken worden; te denken valt hierbij aan de diversiteit aan gemeenschappen per complextype (Schwabe & Kratochwil 1994b), aandelen van verschillende formaties (Schwabe & Mann 1990), maar ook aan verschillen in bijvoorbeeld (micro-)klimaat of beheer. Veelal is deze analyse afhankelijk van de vraagstelling van het onderzoek.

Toepassingsgebieden van de sigma-sociologie

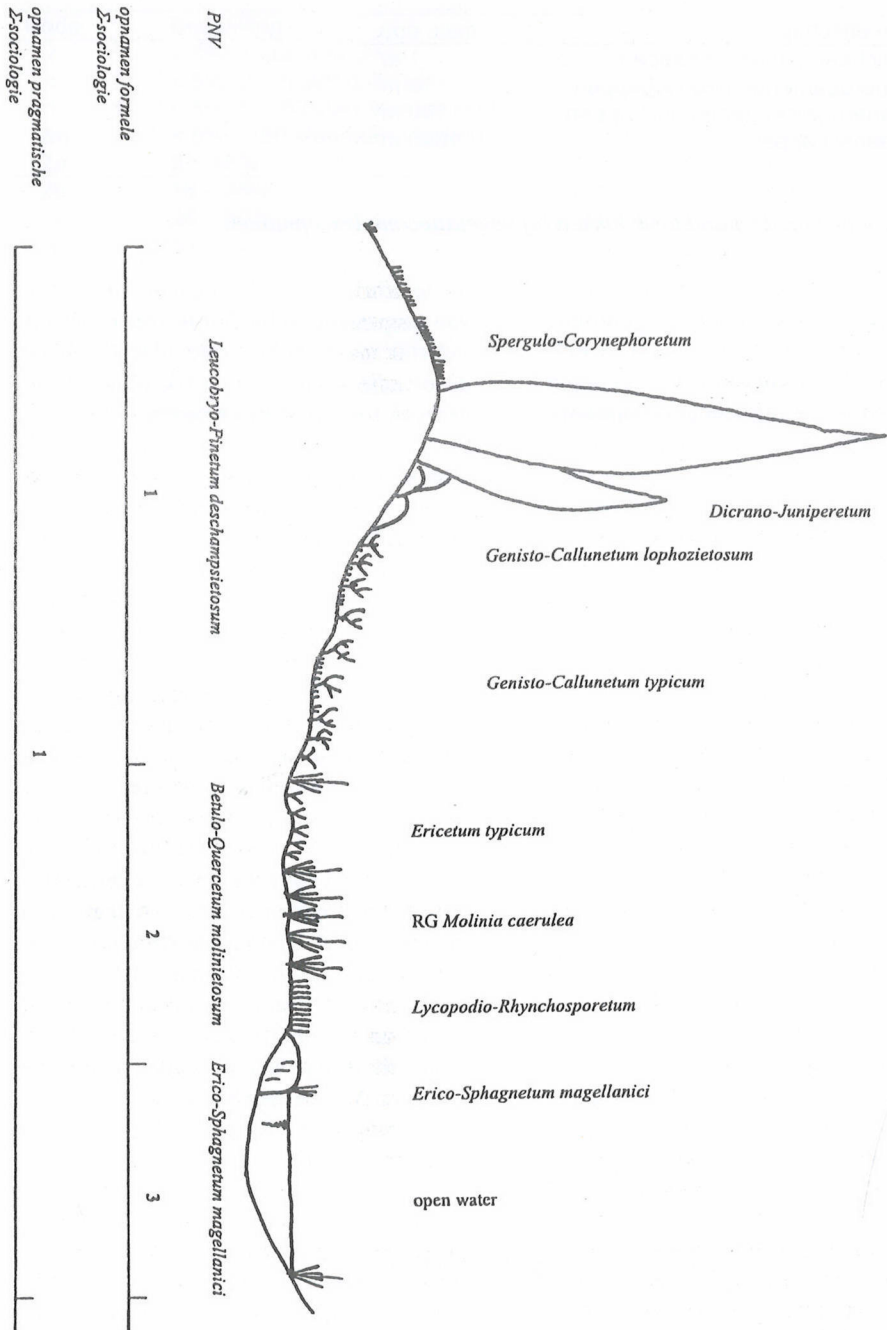
De sigma-sociologie kent nu, bijna 30 jaar na haar geboorte, verschillende toepassingen. Veel van deze toepassingen zijn op het conto van de pragmatische sigma-sociolo-

gie te schrijven. Onderstaande opsomming van toepassingsgebieden is zeker niet uitputtend, maar tracht een beeld te geven van de breedte waarin sigma-sociologisch onderzoek toegepast kan worden.

Eén van de belangrijkste toepassingsgebieden van de sigma-sociologie ligt in de biosociologie en de dierecologie. In diverse studies is getracht de habitatvoorkeur van dieren weer te geven in termen van één enkele plantengemeenschap (zie bijvoorbeeld Mörzer Bruyns 1947; Clausnitzer 1994). Van de kant van dierecologen wordt hierop de kritiek geuit dat dieren meestal niet tot één vegetatietype beperkt zijn, maar zich juist tussen verschillende vegetatietypen bewegen en complexere structuren nodig hebben (Kratochwil 1987, Schreiber 1991). Voor verschillende activiteiten (bijvoorbeeld broeden, voedsel zoeken, rust, zingen) zijn de benodigde structuren vaak verschillend. Voor het onderzoek naar het gebruik van het landschap door dieren kan de sigma-sociologie een ideale basis vormen; dit is met succes nader uitgewerkt door o.a. Mattes (1988), Schwabe & Mann (1990; vogels) en Kratochwil (1984, 1987; insecten).

	kleine structuur	grote structuur
vlakvormig (I < 10b)	f	F
lijnvormig (I > 10b)	I	L

Tabel III: vlakvorm en -grootte bij vegetatiecomplex-opnamen



Figuur 2: proefvlakkeuze bij een hiërarchische aanpak (a) en bij een landschapsecologische aanpak (b)

Het onderscheiden van complex-typen is zeker van nut bij vegetatiekarteringen op een kleinere schaal, waarbij de verschillende vegetatie-eenheden niet afzonderlijk onderscheiden kunnen worden. Maar ook bij reguliere vegetatiekarteringen op een grotere schaal verschijnen op de kaart niet zelden vlakken met een complex-aanduiding. Kwantitatieve gegevens over deze complexen ontbreken echter vrijwel zonder uitzondering (een uitzondering vormen echter enkele recente karteringen waar tijdens de kartering complex-aanduidingen zijn gegeven, o.a. Everts et al. 1990; Brongers et al. 1993). Met behulp van vegetatiecomplex-karteringen kan dit manco verholpen worden.

De sigma-sociologie lijkt een adequaat instrument voor het maken van landschapsindelingen. Vegetatiecomplexen zijn immers de gezamenlijke uitdrukking van natuurlijke potentialen en menselijke werking en vormen het 'gezicht van het landschap'. Voor landschapsecologische vraagstellingen vormen vegetatiecomplexen dan ook een ideale basis. Voorbeelden die betrekking hebben op kustlandschappen zijn te vinden bij Géhu (1991) en Géhu & Géhu-Franck (1989); op hoogveenlandschappen: Dierssen & Dierssen (1984) en Grüttner (1990); op rivier- en beekdallandschappen: Weber-Oldecop (1978) en Schwabe (1989) en op stads- en dorpslandschappen: Hard (1982) en Hülbusch et al. (1979). Een Nederlands voorbeeld betreft de studie van moeraslandschappen door Zuidhoff et al. (1998). Als de verspreiding van plantengemeenschappen over een grotere gebieden uitputtend genoeg is, kunnen - analoog aan floradistricten - ook vegetatiedistricten onderscheiden worden. Hierbij kan de methode zoals door Zuidhoff et al. (1998) beproefd is als uitgangspunt dienen.

In samenhang met het vorige kan de sigma-sociologie van nut zijn voor de vraag

naar streekeigen natuur en natuurwaardering. Zo heeft Schwabe (1979; zie ook Schwabe-Braun 1980) in een onderzoek naar de zgn. Weidfelder in het Zwarte Woud kunnen aantonen dat deze oude cultuurlandschappen regionale verschillen te zien geven, waarmee bij het beheer en de planning rekening gehouden dient te worden. Zuidhoff et al. (1998) lieten voor de moeraslandschappen in Gelderland zien dat er regionale verschillen bestaan in de gemeenschapsinventaris. Een geheel andere, meer theoretische inhoud heeft het werk van Schwabe & Kratochwil (1994). Zij proberen het aantal vegetatietypen (α -diversiteit) en de exclusiviteit van de gemeenschappen in landschappen te verklaren aan de hand van de milieufactoren, waaronder de antropogene invloeden.

Als laatste hier genoemd is de toepassing van de sigma-sociologie in de natuurbescherming. Waar vroeger soorten en later gemeenschappen in de belangstelling stonden van de natuurbescherming, is tegenwoordig een tendens te bespeuren naar aandacht voor complexere structuren op het niveau van het landschap (Dierschke 1994). Ook in het 'Handboek Natuurdoeltypen' (Bal et al. 1995) omvatten veel natuurdoeltypen niet slechts één plantengemeenschap, maar meerdere, onderling vaak sterk verschillende gemeenschappen. De sigma-sociologie zou voor een adequate samenvoeging van verschillende plantengemeenschappen in één natuurdoeltype een solide basis kunnen verschaffen.

Tot slot van deze beschouwingen enkele kritische noten. Het bovenstaande maakt duidelijk dat onderzoek aan vegetatiecomplexen een omvangrijke voorkennis van de plantengemeenschappen van een gebied vereist. Daarmee is de methode vrijwel voorbehouden aan geoefende en ervaren plantensociologen (Schwabe 1990; Ellenberg 1996). Bovendien is het geen snelle

methode, in die zin dat in een korte tijd een gebied onderzocht kan worden. Toch zou het de moeite waard zijn om ook in Nederland een aantal proefprojecten op te zetten waarin deze methode toegepast wordt. Met name in het bio-sociologisch onderzoek lijkt dit goede perspectieven te hebben.

Dankwoord

Voor waardevolle commentaren op een eerdere versie van dit artikel wil ik Joop Schaminée en met name Anton Stortelder bedanken. Zij hebben bijgedragen aan het juiste gebruik van een landschapsecologische termen in dit verhaal.

Sigma-sociology

An survey is given on the history and methodology of vegetation complex research on the basis of a literature research. Vegetation complex research can be used in the following subjects: animal ecology and biosociology, vegetationmapping, landscape ecological differentiation, regional nature resources and nature planning.

Gerefereerde Literatuur

Een uitgebreider literatuuroverzicht over dit onderwerp is te vinden in Schwabe (1990, 1991a) en Dierschke (1994). Om de lengte van onderstaand overzicht enigszins te beperken is in de referenties het desbetreffende tijdschrift meestal genoemd met de gebruikelijke afkorting.

Asmus, U. (1987). Die Vegetation der Fließgewässerränder im Einzugsgebiet der Regnitz. Eine pflanzen- und gesellschaftssoziologische Untersuchung zum Zustand der Ufervegetation an ausgewählten Gewässerabschnitten. *Hoppea* 45: 23-276.

Bal, D., H.M. Beijer, Y.R. Hoogeveen,

S.R.J. Jansen & P.J. van der Reest (1995). Handboek natuurdoeltypen in Nederland. IKC natuurbeheer, Wageningen, 408 pp.

Béguin, C. & J.-P. Theurillat (1982). Analyse de végétation et du paysage de la région d'Aletsch. Fachbeit. Schweiz. Men and the Biosphere (MAB)-Inf. 11. 44 pp.

Béguin, C. & J.-P. Theurillat (1984). Landschaftsökologischen Studien in der Region Aletsch (MAB 6) nach einer modifizierten symphytosoziologischen Methode. *Verh. Ges. Ökol.* 12: 149-157.

Béguin, C., W. Matthey & C. Vaucher (1977). Faune et sigmassociation. In: R. Tüxen (ed.), *Ber. Int. Sympos. IVV* 1976, Cramer: 9-19.

Béguin, C., O. Hegg & H. Zoller (1975). Landschaftsökologisch-vegetationskundliche Bestandaufnahme der Schweiz zu Naturschutzzwecken. *Verh. Ges. Ökol.* 4: 245-251.

Braun-Blanquet, J. (1928). Pflanzensoziologie. Grundzüge der Vegetationskunde. *Biologische Studienbücher* 7. Springer, Berlin, 330 pp.

Brongers, M., W. Drenth & W. Altenburg (1993). De vegetatie van het natuurreservaat De Geelders in 1991. A&W-rapport 40, Altenburg & Wymenga, Veenwouden, 35 pp.

Clausnitzer, H.-J. 1994. Zur Ökologie der Heideschrecke *Gampsocleis glabra* (Herbst 1786) in der Heide. *Beitr. Naturk. Niedersachsens* 47: 7-21.

Dierschke, H. (1994). Pflanzensoziologie. Grundlagen und Methoden. Eugen Ulmer, Stuttgart, 683 pp.

Dierssen, B. & K. Dierssen (1984). Vegetation und Flora der Schwarzwaldmoore. *Veröff. Natursch. Landschaftspfl. Bad.-Württ. Beiheft* 39: 1-510.

Dierssen, K. (1979). A classification of community complexes in mires by phy-

- tosociological methods. Proc. Int. Symp. Class. of Peat and Peatlands, Hyytiälä, Finland: 33-41.
- Dijk, J.W. (1940). Plantengezelschappen bij de Slufter. *Kruipnieuws* 2: 5.
- Doing, H. (1974). Landschapsoecologie van de duinstreek tussen Wassenaar en IJmuiden. Med. Landbouwhogeschool Wageningen 74-12, Wageningen, 111 pp.
- Doing, H. (1988) Landschapsoecologie van de Nederlandse kust: een landschap-skartering op vegetatiekundige grondslag. Stichting Duinbehoud, Leiden, 228 pp.
- DuRietz, G.E. (1921). Zur methodischen Grundlage der modernen Pflanzensoziologie. Dissert. Univ. Uppsala. Holzhausen, Wien, 272 pp.
- Ellenberg, H. (1996). Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen. 5. Aufl. Ulmer, Stuttgart, 1095 pp.
- Everts, F.H., D.P. Pranger & N.P.J. de Vries (1990). Vegetatiekartering van het natuurreservaat De Bruuk. EV-rapportnr. 90/3, Everts & De Vries, Groningen, 54 pp.
- Everts, F.H. & N.P.J. de Vries (1991). De vegetatieontwikkeling van beekdalsystemen. Historische Uitgeverij Groningen, 222 pp.
- Géhu J.-M. (1991). L'analyse symphytosociologique et géosymphytosociologique de l'espace. *Théorie et méthodologie*. Coll. Phytosoc. 17: 11-46.
- Géhu, J.-M. & J. Géhu-Franck (1989). Phytosociologie paysagère des prairies salées des côtes atlantiques françaises. *Coll. Phytosoc.* 16: 143-156.
- Géhu, J.-M. (1977). Le concept de sigmasociation et son application à l'étude du paysage végétal des falaises atlantiques. *Vegetatio* 34 (2): 117-125.
- Géhu, J.-M. (1978). Premiers éléments pour un sigmasystème des dunes sèches holarctiques. In: R. Tüxen (red.), *Assoziationskomplexe (Sigmeten)*. Ber. Int. Symp. IVV Rinteln 1977: 267-272. Cramer, Vaduz.
- Gradmann (1898). *Das Pflanzenleben der Schwäbischen Alb*, Stuttgart, 470 pp.
- Grüttner, A. (1990). Die Pflanzengesellschaften und Vegetationskomplexe der Moore des westlichen Bodenseegebietes. *Diss. Bot.* 157: 1-323.
- Hard, G. (1982). Die spontane Vegetation der Wohn- und Gewerbequartiere von Osnabrück (I). *Osnabrück. Naturwiss. Mitt.* 9:151-203.
- Hegg, O. & R. Schneiter (1978). Vegetationskarte der Bachalp ob Grindelwald. *Mitt. Naturforsch. Ges. Bern N.F.* 35: 55-67.
- Hülbusch, K.H. (1979). Kartierung der Vegetation in Siedlungsgebieten. In: R. Tüxen (red.), *Ber. Int. Sympos. IVV 1977*, Cramer: 321-327.
- Kratochwil, A. (1984). Pflanzengesellschaften und Blütenbesuchergemeinschaften: biozöologische Untersuchungen in einem nicht mehr bewirtschafteten Halbtrockenrasen (Mesobrometum) im Kaiserstuhl (Südwestdeutschland). *Phytocoenologia* 11 (4): 455-669.
- Kratochwil, A. (1987). Zoologische Untersuchungen auf pflanzensoziologischem Raster – Methoden, Probleme und Beispiele biozöologischer Forschung. *Tüxenia* 7: 13-51.
- Mattes, H. (1988). Untersuchungen zur Ökologie und Biogeographie der Vogelgemeinschaften des Lärchen-Arvenwaldes im Engadin. *Münstersche Geogr. Arb.* 30: 1-138.
- Meltzer, J. & V. Westhoff (1944). *Inleiding tot de plantensociologie*. Nederl. Natuurh. Ver., 's-Graveland, 326 pp.
- Mörzer Bruyns, M.F. (1947). *Over levensgemeenschappen*. Dissertatie Rijksuniversiteit Utrecht, 195 pp.
- Pignatti, S. (1978). *Zur Methodik der Auf-*

- nahme von Gesellschaftskomplexen. In: R. Tüxen (red.), Assoziationskomplexe (Sigareten). Ber. Int. Sympos. IVV 1977: 27-38. Cramer, Vaduz.
- Rivas-Martínez, S. (1976). Sinfitosociología, una nueva metodología para el estudio de paisaje vegetal. An. Inst. Bot. A. J. Cavanilles 33: 179-188.
- Schaminée, J.H.J., A.H.F. Stortelder & V. Westhoff (1995). De synthetische fase van het vegetatieonderzoek. In: J.H.J. Schaminée, A.H.F. Stortelder & V. Westhoff, De vegetatie van Nederland deel 1. Inleiding tot de plantensociologie – grondslagen, methoden en toepassingen. Opulus Press, Uppsala, Leiden: 81-114.
- Schreiber, K.-F. (1991), Aktuelle Probleme der Biozönologie aus landschaftsökologischer Sicht. Naturschutzforum 5/6: 115-130.
- Schwabe, A. & A. Kratochwil (1994). Vegetationskundliche und blütenökologische Untersuchungen in Salzrasen der Nordseeinsel Borkum. Tuexenia 9: 351-370.
- Schwabe, A. & A. Kratochwil (1994b). Gelten die biozönotischen Grundprinzipien auch für die landschaftsökologischer Ebene? - Standortkomplexe inneralpiner Trockengebiete als Fallbeispiele. Phytocoenologia 24: 1-22.
- Schwabe, A. & P. Mann (1990). Eignung von Vegetationskomplex-Aufnahmen für die Beschreibung von Vogelhabitaten, gezeigt am Beispiel der Zippammer (*Emberiza cia*). Ökologie der Vögel (Ecology of birds) 12: 127-157.
- Schwabe-Braun, A. (1979). Sigma-Soziologie von Weidfeldern im Schwarzwald: Methodik, Interpretation und Bedeutung für den Naturschutz. Phytocoenologia 6: 21-31.
- Schwabe-Braun, A. (1980). Eine pflanzensoziologische Modelluntersuchung als Grundlage für Naturschutz und Planung. Weidfeld-Vegetation im Schwarzwald: Geschichte der Nutzung - Gesellschaften und ihre Komplexe -Bewertung für den Naturschutz. Urbs et Regio 18, Kassel, 212 pp.
- Schwabe, A. (1987). Fluß- und bachbegleitende Pflanzengesellschaften und Vegetationskomplexe im Schwarzwald. Diss. Bot. 102, Stuttgart, 368 pp.
- Schwabe, A. (1989). Vegetation complexes of flowing-water habitats and their importance for the differentiation of landscape units. Landscape Ecology 2: 237-253.
- Schwabe, A. (1990). Stand und Perspektiven der Vegetationskomplexforschung. Ber. Reinhold Tüxen-Ges. 2: 45-68.
- Schwabe, A. (1991). A method for the analysis of temporal changes in vegetation pattern at the landscape level. Vegetatio 95: 1-19.
- Schwabe, A. (1991a). Perspectives of vegetation complex research and bibliographic review of vegetation complexes in vegetation science and landscape ecology. Excerpta Bot. Sect. B. 28 (3): 223-243.
- Solon, J. (1983). The local complex of phytocenoses and the vegetation landscape - fundamental units of the spatial organization of the vegetation above the phytocenose level. Acta Bot. Hungarica 29 (1-4): 377-384.
- Thannheiser, D. (1988). Eine landschaftsökologische Studie bei Cambridge Bay, Victoria Island, N.W.T., Canada. Mitt. Geogr. Ges. Hamburg 78: 1-51.
- Tüxen, R. (1973). Vorschlag zur Aufnahme von Gesellschaftskomplexen in potentiell natürlichen Vegetationseinheiten. Acta Botanica Scientia Hungarica 19 (1-4): 379-384.
- Tüxen, R. (1978). Versuch zur Sigma-Syntaxonomie mitteleuropäischer Flußtal-Gesellschaften. In: R. Tüxen (red.), As-

- soziationskomplexe (Sigmeten). Ber. Int. Symp. IVV Rinteln 1977, Cramer: 273-286.
- Weber-Oldecop, D.W. (1978). Typologisch bedeutsame Wasserpflanzengesellschaften von Fließgewässern als Glieder von Gesellschaftskomplexen. In: R. Tüxen (red.), Assoziationskomplexe (Sigmeten). Ber. Int. Symp. IVV Rinteln 1977: 83-95. Cramer, Vaduz.
- Zuidhoff, A.C., A. van den Berg, J.H.J. Schaminée & A.H.F. Stortelder (1998). Moeraslandschappen van Gelderland. Giesen & Geurts/IBN-DLO, Ulft/Wageningen, 143 pp.