

Zaadvoorraad en herintroductie: achtergronden, spectra van plantengemeenschappen en voorbeelden uit de praktijk

R.M. Bekker, R.J. Strykstra, J.H.J. Schaminée & S.M. Hennekens

Zijn leven lang werd Victor Westhoff geconfronteerd met de gestage achteruitgang van de natuur in ons land. Om zich hiertegen te verzetten heeft hij zich, soms wanhopig, vaak cynisch, maar altijd gedreven, in dienst gesteld van het natuurbehoud met in gedachten de aan Maarten Luther toegeschreven uitspraak “als morgen de wereld vergaat, zal ik vandaag een boom planten”. Begrippen als herstelbeheer en herintroductie lagen hem na aan het hart en werden dikwijls door hem uitgesproken, anders dan termen als ‘natuurbouw’, ‘effectgerichte maatregelen’ en ‘zaadbank’, waartegen de taalpurist Westhoff heftig en fervent ten strijde trok. “Hoe kunnen we spreken over natuurbouw, als we zelfs niet in staat zijn de vleugel van een vlieg na te bouwen”, was een van zijn uitspraken, en hij hanteerde dan ook liever het begrip ‘natuurtechnische milieubouw’ (Westhoff 1988). De bekende afkorting EGM (effectgerichte maatregelen) was natuurlijk helemaal uit den boze. Deze uitdrukking was niet alleen een tautologie – iedere maatregel is op effect gericht – maar ook taalkundig onjuist; het zou ‘op effect gericht’ moeten zijn (Westhoff 1993). Het woord zaadbank roept onmiddellijk associaties op met geldbank en spermabank, terwijl het goed Nederlandse woord ‘zaadvoorraad’ een uitstekend alternatief is (mond. med. Westhoff 1998).

De klaarheid die Westhoff in zijn taalgebruik nastreefde, beoogde hij ook in zijn opvattingen over het kunstmatig aanbrengen van soorten tijdens herstelbeheer. Er diende bijvoorbeeld een strikt onderscheid gemaakt te worden tussen introductie en herintroductie (Strykstra et al. 1992). Dit onderscheid markeerde tevens de grens tussen wat volgens zijn opvatting toelaatbaar was en wat niet. Het besef dat door introducties de authenticiteit van terreinen en processen werd aangetast, was diep bij hem aanwezig. Bovendien was hij ervan overtuigd dat de kans op succes bij het introduceren en herintroduceren van soorten zo niet onmogelijk, dan toch zeer moeilijk voorspelbaar was. Deze onvoorspelbaarheid versterkte zijn aversie tegen het kunstmatig inbrengen van soorten in welke vorm dan ook. In de jaren veertig en vijftig sloeg bij Westhoff de weegschaal duidelijk door naar de negatieve kant: niet doen, zelfs geen herintroductie (Westhoff 1949). Toen in de jaren tachtig en negentig de discussie rond herintroductie opnieuw losbarstte, in het kader van grote herstelbeheersplannen, werkte hij de nuancering in zijn mening hieromtrent, die overigens altijd wel aanwezig is geweest (Westhoff 1994), verder uit. Toen er behoefte bleek aan de invulling van een voortrekkersrol bij de meningsvorming rond herintroductie, heeft Westhoff verschillende malen getracht deze

mede op zich te nemen door middel van het geven van lezingen en het schrijven van stukken die de gedachten rondom richtlijnen voor herintroductie ordenden. Hij trad daarbij aanzienlijk minder polariserend op dan van tevoren door een aantal gevreesd werd. De laatste jaren kan zijn oordeel over herintroductie samengevat worden als: bij voorkeur niet, maar er zijn gevallen te bedenken dat het noodzakelijk is.

In de loop van de jaren is zijn oordeel over herintroductie (niet die over introductie) milder geworden, wat voornamelijk werd ingegeven door de sterke achteruitgang van vele plantensoorten, en de veranderingen die optraden in de samenstelling van plantengemeenschappen. De toenevende kennis op het gebied van zaadvoorraad en zaadverspreiding, die steeds meer aangaf dat plantensoorten beperkt zijn in hun mogelijkheden tot hervestiging, heeft zeker tot het bijstellen van zijn mening bijgedragen. Zijn waardering voor dit werk heeft Westhoff ook nooit onder stoelen of banken gestoken. De verbetering van de mogelijkheden tot diagnostiek wat betreft de abiotiek van terreinen, kortom het uitvinden of plekken geschikt zouden zijn voor herintroductie, heeft ongetwijfeld ook bijgedragen aan een mildere opstelling van Westhoff, die zo min mogelijk "voor Onze-Lieve-Heer wilde spelen".

De beoordeling van de noodzaak en de mogelijkheden tot herintroductie willen wij belichten in onze bijdrage aan de bundel van artikelen in *Stratiotes* om Westhoff te gedenken. Wij zullen ingaan op de gegevens die bij herintroductie van belang kunnen zijn en hebben daarbij gekozen voor een opzet, waarbij we de diepte en de breedte in gaan. Als voorbeeld van een relatief snel groeiend en belangrijk kennisgebied beschrijven we het zaadvoorraadonderzoek: we presenteren voor de Nederlandse plantengemeenschappen op verbondsniveau spectra van de levensduur van

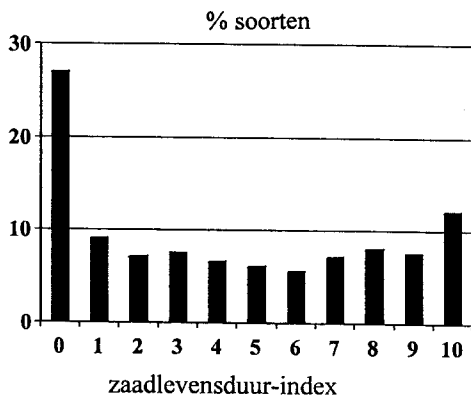
zaden van de soorten die in de verbonden voorkomen. Daarna gaan we de breedte in door wat summierder enkele andere onderwerpen die van belang zijn bij herintroducties te belichten. Hierbij richten we ons op praktisch onderzoek aan één van de favoriete plantengemeenschappen van Victor Westhoff, de blauwgraslanden. We presenteren in twee casestudies de mogelijkheden voor herstel van het blauwgrasland na verregaande degradatie in twee terreinen, de Wydlannen in Friesland en het Labbegat in Noord-Brabant. We willen met deze opzet, in de geest van Victor Westhoff, de nadruk leggen op de integratie van kennis en de kennisverbreding die nodig is voor het optreden van adequaat abiotisch en biotisch herstel in de onderzochte terreinen.

Zaadvoorraad nader bekeken

Met het gereed komen van de delen van *De Vegetatie van Nederland* (Schaminée et al. 1995-1998; Stortelder et al. 1999) kwam ook het referentiebestand van vegetatieopnamen voor de beschreven vegetatiekundige eenheden gereed. Hiermee ontstond de mogelijkheid om dit bestand te koppelen aan het databestand van Thompson et al. (1997) over de levensduur van zaden. Het doel was om te komen tot een geïntegreerd beeld van de levensduur van zaden van de soorten binnen een syntaxonomische eenheid. Hiertoe werden de geselecteerde referentieopnamen, die gebruikt zijn voor de nieuwe syntaxonomische classificatie, allereerst ontdaan van soorten die geen zaden maken (varens, paardestaarten en mossen) of die zaden maken die technisch niet te detecteren zijn omdat ze heel klein zijn of omdat ze zeer moeilijk ontkiemen (orchideeën). Van deze soorten zijn geen zaadvoorraadgegevens bekend en daarom doen ze niet mee in de analyse. Tevens is een drempelwaarde ingesteld om erg toevallige soorten uit te sluiten. Elke soort moet tenminste voorkomen in 2,5 % van de opna-

men die aan het verbond zijn toegewezen. Van elke soort met voldoende waarnemingen van de levensduur van zaden is vervolgens via een rekenkundige formule een getal voor de levensduur geconstrueerd. Dit getal (de zaadlevensduur-index zie Bekker et al. 1998) classificeert alle soorten op een schaal van 0 (transiënte zaden, overleving 1 jaar) tot 10 (zeer langlevende, persistente zaden, overleving ≥ 5 jaar). De gelijkmatige verdeling van soorten over de verschillende klassen van levensduur in het totale gegevensbestand is te zien in Figuur 1, waarbij moet worden opgemerkt dat de klasse 0 door de conservatieve manier van levensduurbepaling (Thompson et al. 1997) aanzienlijk groter is dan alle overige klassen.

Door alle aanwezige soorten van het verbond in iedere levensduurklasse te tellen en het totaal te standaardiseren naar 100 %



Figuur 1: De levensduur van zaden van alle soorten in het gegevensbestand van Thompson et al. (1997) in 11 verschillende klassen (0-10) op basis van de zaadlevensduurindex berekend naar Bekker et al. 1998. Levensduurklasse 0-3: transiente zaden, leven korter dan 1 jaar, klasse 4-6: zaden short-term persistent, overleving 1-5 jaar, klasse 7-10: long-term persistent, zaden langlevend (= 5 jaar).

kunnen we een spectrum van de levensduur van zaden weergeven op basis van alle aanwezige soorten in een verbond, die alle even zwaar gewogen worden. Dit spectrum is steeds het linker deel van de weergave voor elk verbond in Figuur 5.

Wanneer per soort de presentie in de opnamen behorend tot het verbond wordt meegewogen, waarna vervolgens weer het totaal van de scores over de levensduurklassen wordt gestandaardiseerd naar 100%, levert dit een beeld op van de verdeling van de levensduur van zaden naar verhouding van de bijdragen van de afzonderlijke soorten aan het verbond. Altijd voorkomende soorten krijgen dus meer gewicht dan af en toe voorkomende soorten binnen het verbond. Dit wordt weergegeven door het rechter plaatje voor elk verbond in Figuur 5.

Tevens is een analyse uitgevoerd waarbij de diagnostische soorten voor het verbond zijn aangewezen. Onze definitie voor een diagnostische soort binnen een verbond hebben we als volgt gehanteerd. Diagnostische soorten zijn soorten die:

- * òf in 50 % of meer van de opnamen toegewezen aan dit verbond voorkomen
- * òf binnen het verbond of in minstens één van de daarin ondergebrachte associaties voorkomen met een trouwgraad van tenminste 40 %
- * òf in de klasse waarin het betreffende verbond valt, voorkomen met een trouwgraad van tenminste 40 %.

De trouwgraad is hier bepaald aan de hand van de gewogen bedekking (= presentie x karakteristieke bedekking) van een soort over alle opnamen in het referentiebestand van de *Vegetatie van Nederland*. Het begrip trouwgraad betekent dat wanneer een soort met een trouwgraad 40 % voor een bepaald verbond in een opname wordt aangetroffen de kans zeer groot is dat deze opname be-

hoort tot het verbond waar deze soort een hoge trouwgraad voor heeft. Het is een numerieke manier voor het aanduiden van kensoorten van een gemeenschap.

Een verbond wordt alleen getoond als voor tenminste 50 % van de mogelijke soorten in het verbond een getal bekend is voor de levensduur van zaden. Dit resulteert erin dat er 14 verbonden ontbreken, waarvan 13 thuishoren in de eerste 6 klassen uit het classificatiesysteem (plantengemeenschappen van open wateren). De hoeveelheid informatie die voor elk verbond voorhanden is, wordt in de grafieken weergegeven. Zo staat bijvoorbeeld bij het *Charion canescens* (verbond 4Ca) vermeld: $N = 5$ (10). Dit betekent dat er van 10 soorten die mee zouden kunnen doen (dus exclusief orchideeën, paardestaarten, varens) er van slechts 5 soorten gegevens zijn.

Van het verbond wordt tevens de verdeling van de levensduur van zaden van de diagnostische soorten gegeven, wanneer van tenminste 50 % van alle diagnostische soorten binnen het verbond een levensduurindex bekend is. Voor het *Charion canescens* geldt $N_k = 3$ (3), wat betekent dat er van 3 van de 3 diagnostische soorten voldoende zaadoverlevingsgegevens bekend zijn. De informatie van levensduurspectra op het niveau van formaties is geaggregeerd door optelling van de informatie van alle soorten van alle verbonden van de relevante klassen (figuren 2, 3 en 4).

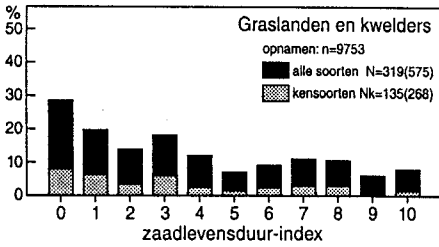
Zaadvoorraadspectra

Om de grote lijnen te schetsen tonen we de informatie van de levensduur van zaden eerst op formatieniveau. Het is duidelijk dat ertussen formaties grote verschillen bestaan in de levensduur van zaden van de bijbehorende soorten. Kijkend naar de graslanden en kwelders (Figuur 2) zien we dat veel soorten zeer kort leven (levensduurklasse

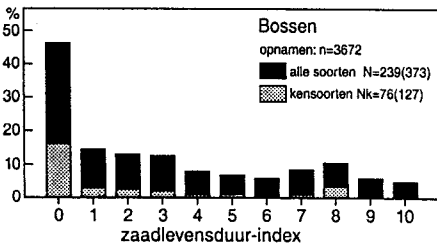
0-3 (transiënt)), enige soorten maximaal 5 jaar in de bodem kunnen overleven (levensduurklasse 4-6 (short-term persistent)), en weinig soorten langlevende (langer dan 5 jaar (longterm persistent)) zaden produceren (levensduurklasse 7-10). De mogelijkheden voor struwelen om te regenereren vanuit zaden in de bodem zijn klein: vrijwel alle soorten zijn zeer kortlevend (Figuur 3). De bossen hebben echter de laagste regeneratiepotentie vanuit zaden in de bodem met 46 % van de soorten in categorie 0 en meer dan 80 % in de categorieën 0-3. Bossoorten produceren vrijwel allemaal zeer kortlevende zaden. Figuur 4 toont het spectrum voor de pioniervegetaties, nat en droog samen. Hier valt meer dan 50 % van de soorten in de categorie 7-10 en produceert zaden die tenminste vijf jaar maar soms veel langer kunnen overleven in de grond. De verdeling van levensduur van zaden binnen de formaties 'moeras en open water' en 'heide' (nat en droog) lijkt sterk op die van de graslanden en de formatie 'zomen en ruigten' is vrijwel identiek aan die van de 'struwelen'. Beide worden hier daarom niet getoond.

Figuur 5 geeft de levensduur weer van zaden van de soorten behorend tot 75 verbonden in 11 klassen. De verbonden onder de Eendekroosklasse en de Kranswierklasse hebben voornamelijk kortlevende zaden en een klein aandeel langlevende zaden. Het *Charion canescens* heeft echter ook een groot aandeel langlevende diasporen in de gemeenschap, waarbij opvalt dat de diagnostische soorten zelfs langlevender diasporen blijken te vormen dan de overige soorten in dit verbond.

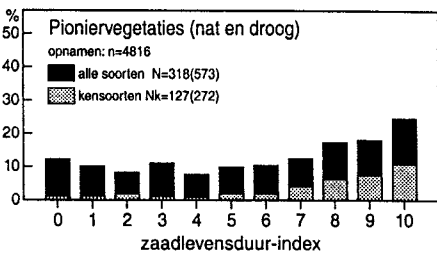
Het *Cardamino-Montion* en het *Sparganio-Glycerion* hebben een evenwichtige verdeling van soorten over de langlevendheidsklassen, terwijl de overige verbonden van de Rietklasse, de kleine zeggengemeenschappen en de hoogvenen over-



Figuur 2: Verdeling van de soorten de formatie van Graslanden en Kwelders. Opnamen: het totaal aantal opnamen toegevoegd aan dit verbond binnen het referentiebestand van de Vegetatie van Nederland. N: aantal soorten met een levensduurindex behorend tot het verbond, N_k: aantal kenmerkende soorten behorend tot het verbond.



Figuur 3: Verdeling van de soorten over de verschillende levensduurklassen van zaden binnen de formatie van Bossen.

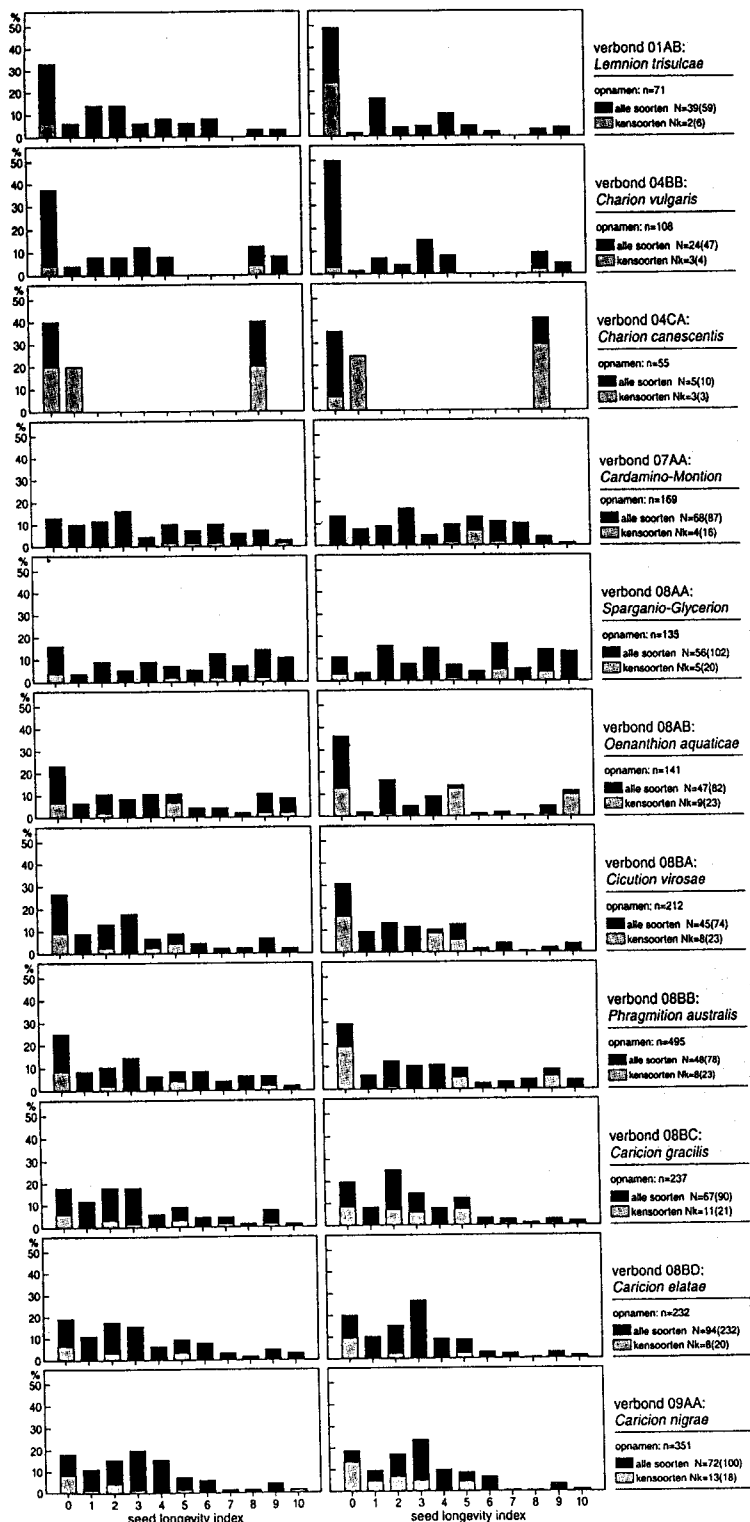


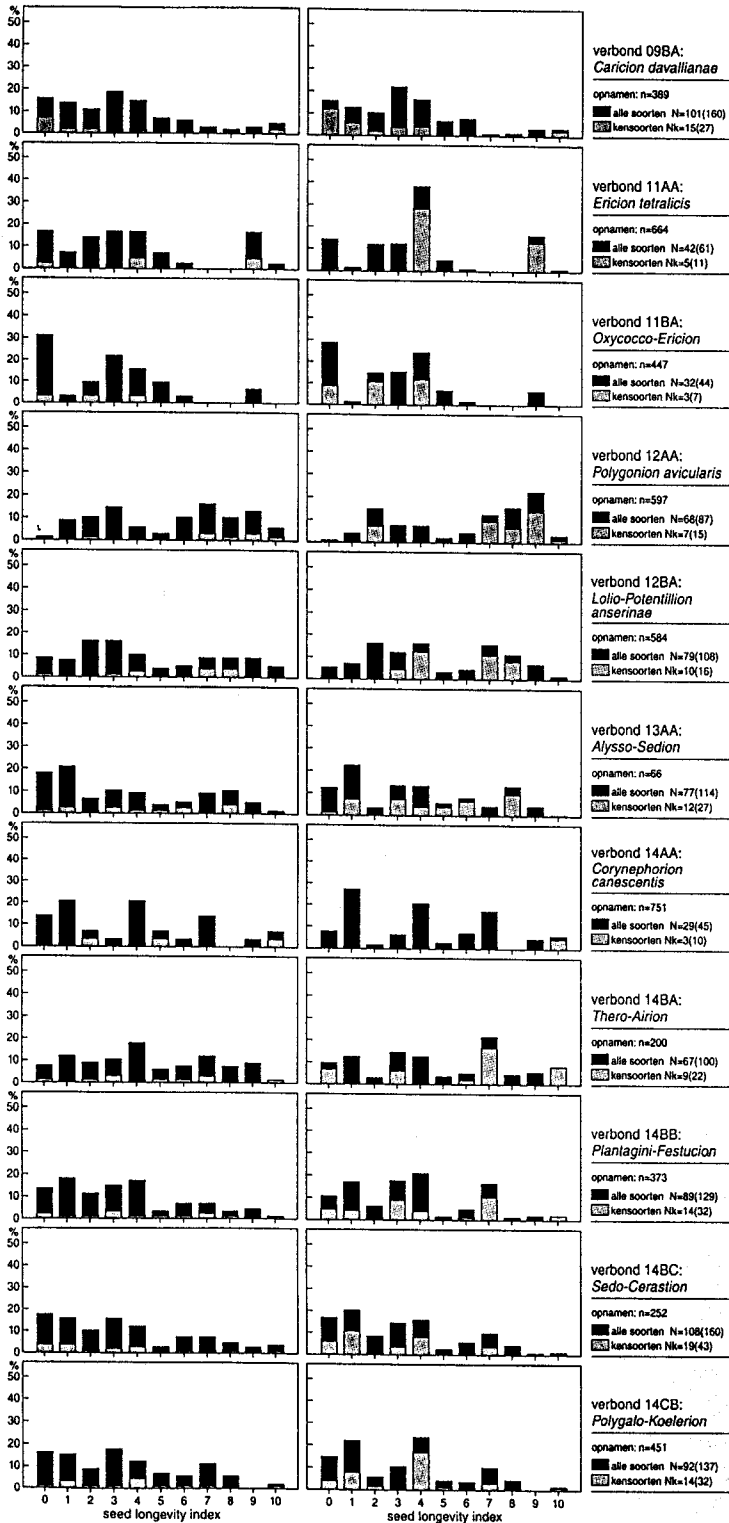
Figuur 4: Verdeling van de soorten over de verschillende levensduurklassen van zaden binnen de formatie van Pioniervegetaties (nat en droog).

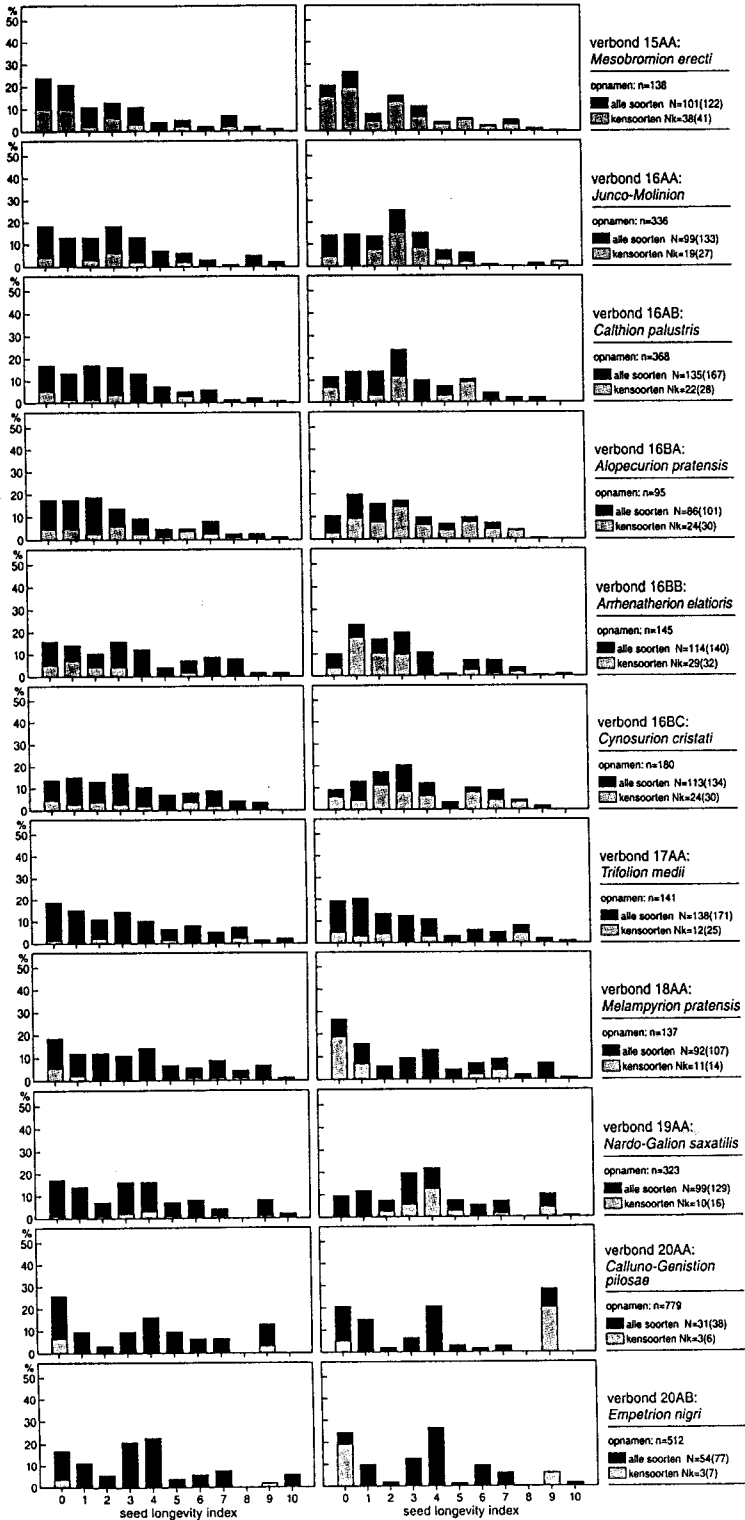
wegend kortlevende zaden hebben. Deze laatste groep (8Bc, 8Bd, 9Aa, 9Ab, 10Aa en 10Ab) laat echter een duidelijk verschuiving zien van zeer kortlevende (transiënte) zaden naar kortlevende zaden, wanneer de karakteristieke bedekking van de soorten meegenomen wordt in de analyse. Dit wil zeggen dat de beeldbepalende soorten van deze gemeenschappen duidelijk iets meer potentie hebben om zich te hervestigen na herstelmaatregelen als plaggen. De verbonden onder de klasse der Hoogveenbulten en natte heiden laat zelfs een nog iets gunstiger beeld zien. Dit wordt vooral veroorzaakt door de langlevende zaden van *Erica tetralix*.

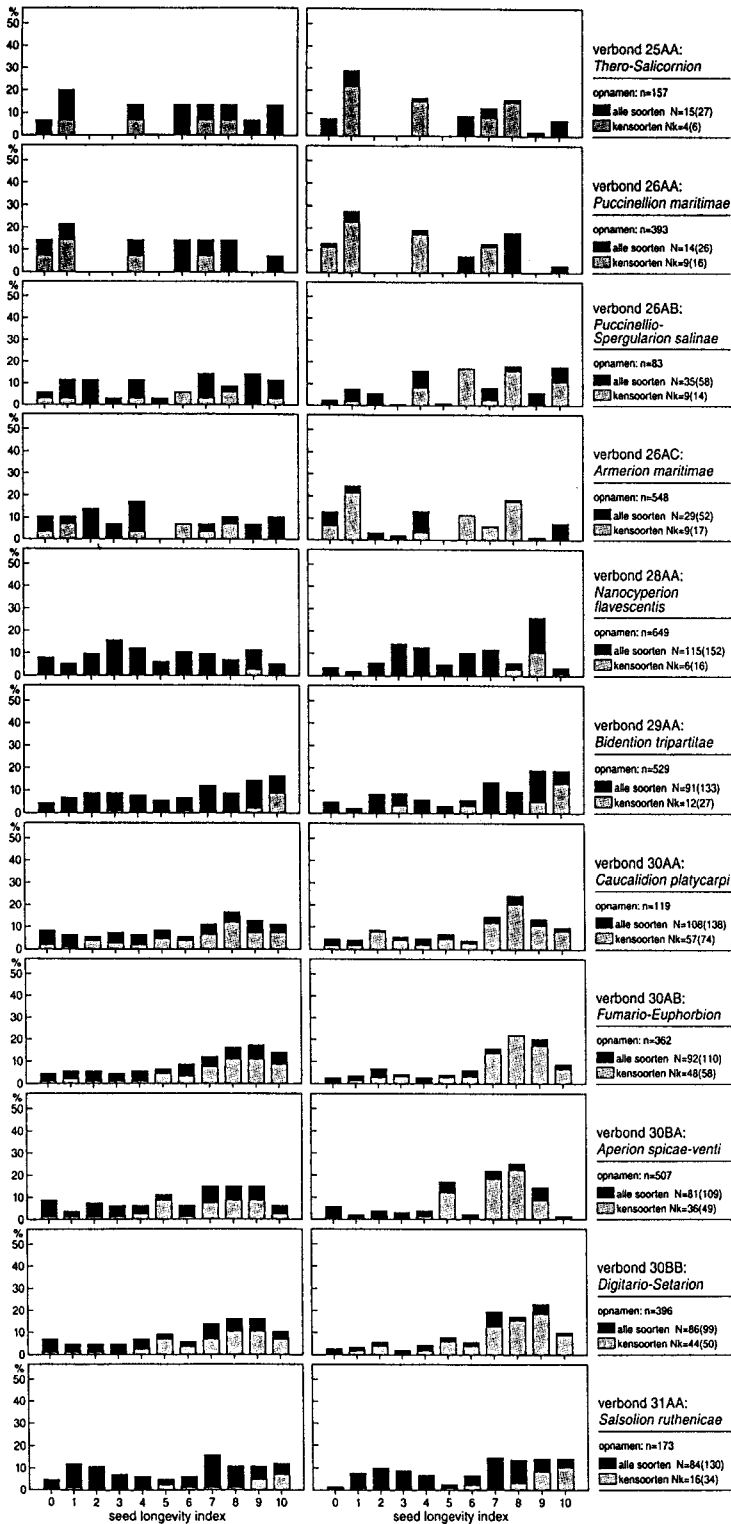
De soorten binnen de verbonden van de Weegbreekklasse zijn in twee groepen te verdelen: soorten met kortlevende en langlevende zaden. Vooral bij het *Lolio-Potentillion* geeft het meerekenen van de karakteristieke bedekking eveneens een verschuiving naar een gemiddeld langere levensduur van de zaden van de soorten in dit verbond. Bij de gemeenschap van pioniergraslanden op steengruis is dit niet het geval.

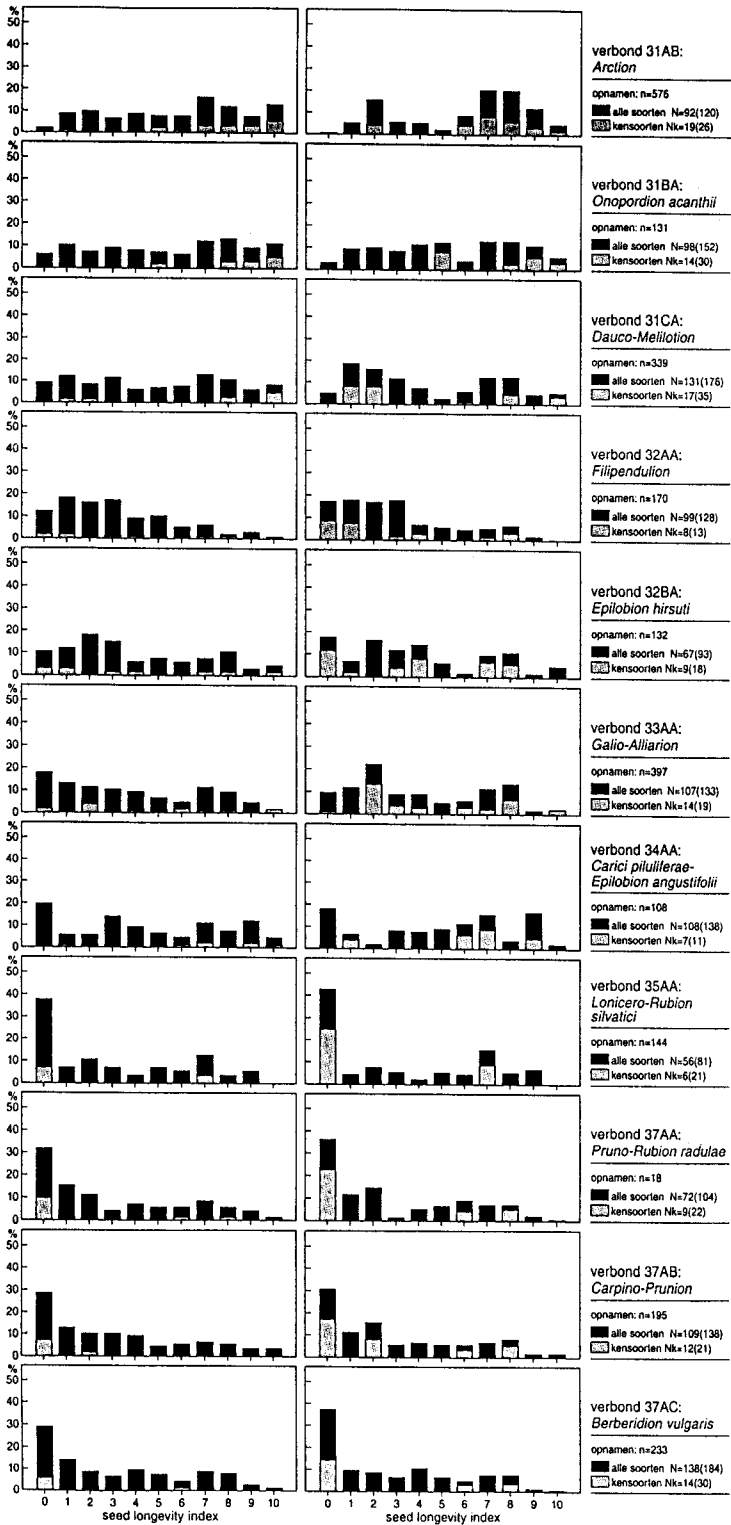
Binnen de formatie van de graslanden zijn toch nog duidelijke verschillen aanwezig. De verbonden binnen de klasse van de droge graslanden op zandgrond en de kalkgraslanden hebben het grootste aandeel soorten met transiënte zaden. In de klasse der matig voedselrijke graslanden ligt het accent vooral op soorten met kortlevende zaden. Hierbinnen is het nog opvallend dat, wanneer we kijken naar de diagnostische soorten en hun karakteristieke bedekking, de verbonden 16Aa, 16Ab en 16Ba duidelijk meer langer levende zaden maken dan de overige verbonden uit deze klasse. Het *Junco-Molinion*, dat de blauwgraslanden herbergt, heeft zelfs nog een klein percentage soorten in categorie 10 door de langlevende zaden van enkele zeggen en russen. Dezelfde verdeling, met overwegend

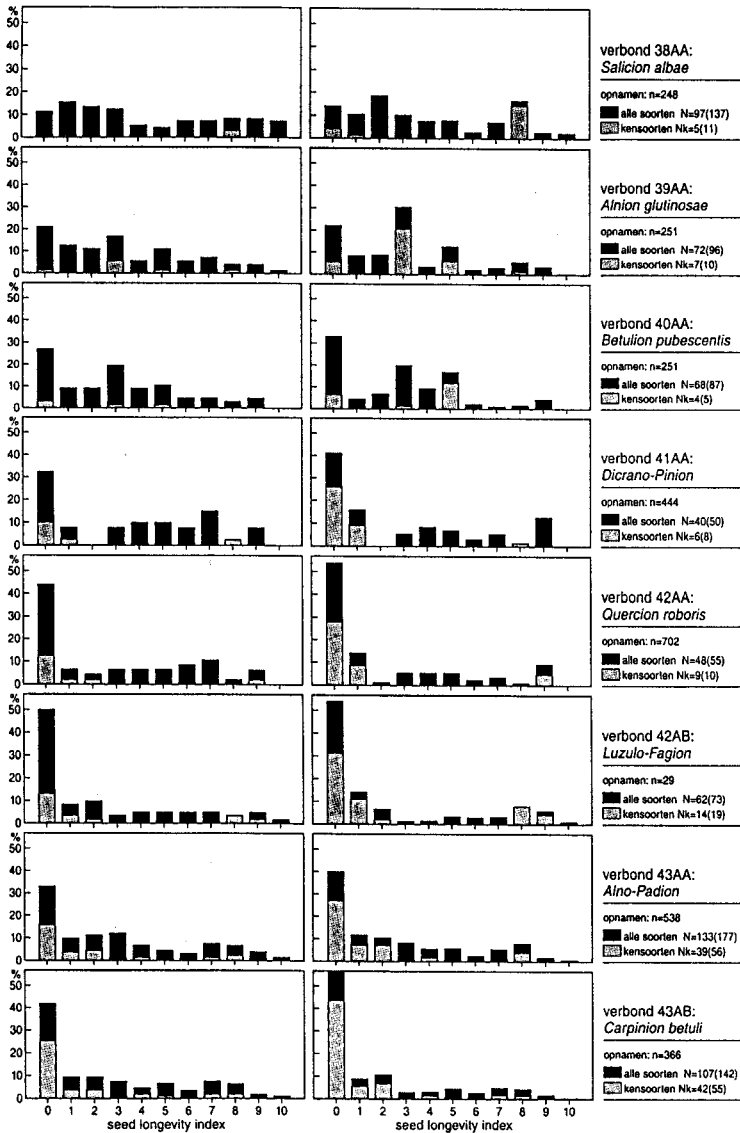












Figuur 5: De levensduur van zaden van de soorten behorend tot 75 verbonden. Op de X-as wordt de zaadlevensduurklasse gegeven dmv de zaadlevensduurindex variërend van 0 (zeer kort levend) tot 10 (alle waarnemingen van een soort langlevend) op basis van de gegevens uit Thompson et al 1997. De Y-as geeft het relatieve aandeel per levensduurklasse van de soorten binnen het verbond weer. Het linker spectrum geeft de verdeling van zaadoverlevingsduur binnen het verbond weer door alle soorten even zwaar te wegen, het rechter plaatje geeft deze verdeling na meeweging van de presentie van soorten in de referentieopnamen van het bestand van de Vegetatie van Nederland.

soorten met kortlevende zaden, zien we terug bij het *Nardo-Galion*, de heischrale graslanden, gemeenschappen die in veel herstelbeheersplannen tot doel gesteld wordt. Bij de droge-heidegemeenschappen verschijnt een piek door de langlevende zaden van Struikheide (*Calluna vulgaris*). Hier is goed te zien dat bij het meewegen van de karakteristieke bedekking van de aanwezige soorten het beeld verschuift van kortlevend naar langlevend (30 %), wat gerelateerd is aan de dominantie van *Calluna*. Dit geldt in veel mindere mate voor het *Empetrium nigri*.

De verbonden van de Muurvaren-klasse (21Aa en 21Ab) bevatten overwegend soorten met langlevende zaden. Hierbij moet worden opgemerkt dat van veel kensoorten van deze verbonden geen gegevens over de levensduur van zaden beschikbaar zijn en dat de kenmerkende varensoorten, als sporeplanten, zijn uitgesloten van deze analyse.

Alle kustgemeenschappen, van kwelders, vloedmerk en zeereep (22Aa t/m 27Aa), laten met een zekere nuance hetzelfde patroon zien, namelijk een tweedeling. De soorten in deze gemeenschappen produceren ofwel transiënte, zeer kortlevende zaden of langlevende zaden. Dit illustreert de bijzondere dynamiek in deze systemen, waarbij de kortlevende zaden de verwachting inhouden van een stabiele groeiplek en de regeneratie uit zaad niet erg noodzakelijk lijkt dan wel dat de soorten door middel van dispersie een andere plek kunnen bereiken, terwijl de langlevende zaden zijn aangepast aan de mogelijkheid dat de groeiplek langere tijd ongeschikt is voor deze soorten door de vele veranderingen die zich hier voor kunnen doen. Deze dualiteit vinden we zowel terug in de set van karakteristieke soorten en als in de overige soorten. Een eervolle vermelding verdient hier ook nog het Dwergbiezenverbond. Deze gemeenschap herbergt het hele spectrum aan

soorten met zeer kortlevende tot langlevende zaden, maar helt na het meewegen van de karakteristieke bedekking van de soorten duidelijk over naar de kant van de langlevende zaden. Dit komt overeen met de praktijkervaring van het natuurbeheer: vaak hervestigen deze soorten zich na plaggen.

De pioniergemeenschappen van de Tandzaadklasse, de akkergemeenschappen en de ruderaal gemeenschappen hebben alle overwegend soorten met langlevende zaden, zowel bij de beschouwing van de gehele groep als bij beperking tot de groep karakteristieke soorten. Voor deze gemeenschappen zijn verreweg de meeste gegevens beschikbaar, omdat hiernaar van oudsher veel onderzoek is gedaan vanuit de landbouwkundige hoek.

De natte strooiselruigten bestaan uit soorten die zeer kortlevende zaden produceren. De verspreiding van deze soorten blijkt voornamelijk plaats te vinden door middel van drijvende vegetatieve delen (Boedeltje 2001).

In nitrofiële zomen lijken soorten van verschillende signatuur voor te komen: de soorten vertegenwoordigen de gehele range van levensduur met een zwaartepunt aan de kortlevende kant. Dit geldt ook voor de soorten van kapvlakten, maar hier ligt het zwaartepunt van de verdeling aan langlevende kant. Dit laatste kan worden verklaard uit de lage frequentie in de tijd waarmee er gaten in het kronendak van bossen vallen danwel waarmee hele bospercelen gekapt worden. Het Brummelverbond bevat vrijwel uitsluitend soorten met kortlevende zaden; het zijn voornamelijk besdragende soorten, die transiënte zaden maken en daarmee zich effectief door vogels kunnen laten verspreiden. De afhankelijkheid van de dynamiek van mogelijke regeneratieplekken dichtbij de moederplant wordt hiermee geminimaliseerd.

De wilgen- en doornstruwelen (36Aa-

37Ac) vertonen alle een piek bij de soorten met zeer kortlevende zaden en hebben een nog lagere vertegenwoordiging in de langlevende categorieën dan de Wilgen-, Elzen- en Berkenbroekbossen (39Aa-40Aa) die ook voornamelijk soorten hebben met kortlevende zaden.

In de hele verzameling hebben de bossen verreweg het grootste aandeel transiënte soorten. Maar liefst 54% van de soorten van de Eiken- en Beukenbossen op voedselrijke grond behoren tot de categorie 0, zeer kortlevende zaden. Niet alleen de boomsoorten maar ook de soorten in de kruidlaag van deze bossen vormen geen zaadvoorraad die enige betekenis heeft voor herstel.

Zaadvoorraad en zaadverspreiding

Het opbouwen van een zaadvoorraad kan gezien worden als het opzoeken van een plek voor kieming in de toekomst. Zaadverspreiding dient tot het opzoeken van een plek in de ruimte. Voor hervestiging van planten is zaadverspreiding net zo belangrijk als de zaadvoorraad. Het breedteonderzoek naar zaadverspreiding is echter nog niet zover gevorderd als dat van zaadvoorraden in de bodem. Voordat we overgaan naar de casestudies, laten we voor het blauwgrasland zien, wat de eigenschappen zijn van een groot aantal soorten wat levensduur van zaden en zaadverspreiding betreft. In principe is het mogelijk voor elke gemeenschap deze eigenschappen in kaart te brengen. Een samenvatting van deze soortseigenschappen binnen een gemeenschap is een goede indicatie voor de 'herstelbaarheid' van deze gemeenschap vanuit externe en interne zaadbronnen. Hierbij is kennis over de afstand van de externe zaadbronnen tot het te ontwikkelen gebied noodzakelijk.

De achtergrond van herintroductie: de praktijk

De vraag wel of niet over gaan tot herintroductie komt pas aan het eind van een hersteltraject aan de orde. Herintroductie heeft uiteraard geen zin als het milieu niet geschikt is voor de in te brengen soort. Daarvoor zijn zowel biotische als abiotische factoren van belang. Om herstelbeheer in het algemeen te evalueren is veel kennis nodig. Kennis opgedaan in het verleden is vaak heel bruikbaar bij zo'n evaluatie. Meestal zijn metingen en soms ook experimenteel onderzoek noodzakelijk om de lokale omstandigheden goed te kunnen beoordelen. Een mogelijke aanpak van een herstelbeheersproject staat aangegeven in Figuur 6. Er is tijdens het uitvoeren van herstelbeheer veel aandacht nodig voor evaluatie, zowel om het beheer bij te kunnen stellen als om het gehele project te kunnen beoordelen.

De evaluatie van een herstelbeheersproject houdt vaak een diagnose in van de kans van slagen voor herintroductie. Historische gegevens en onderzoek naar de waarden van een aantal abiotische factoren (pH, waterstanden, nutriëntentoestand van de bodem) is vaak al voldoende om het succes van een herintroductie redelijk te kunnen inschatten. Als men ook een uitspraak wil doen over de noodzaak van herintroductie, is nog een ander type benadering noodzakelijk. De kennis over abiotische factoren moet worden aangevuld met kennis over zaadverspreiding en zaadvoorraden in de bodem in het algemeen, en onderzoek naar de aanwezigheid van zaadbronnen. Als er ook nog een uitspraak moet komen over de kansen dat een soort zich vanuit een herintroductie zal weten te handhaven of uitbreiden, is er tevens kennis nodig over de kieming, vestiging en uitbreidingsbiologie

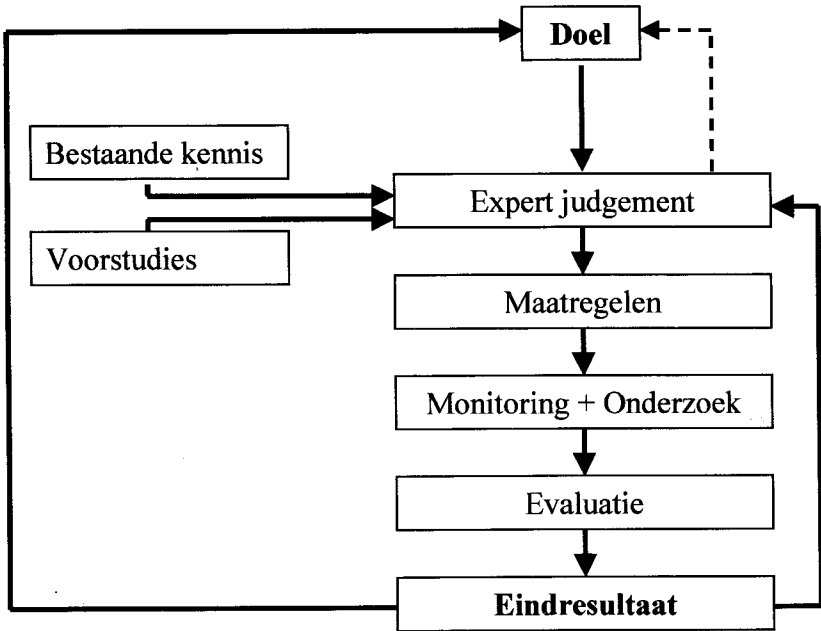
van de desbetreffende soorten.

Het is meestal onmogelijk om al het gewenste onderzoek uit te voeren, omdat dit geld en tijd kost. Er moeten dus verstandige keuzes worden gemaakt. In het nu volgende gedeelte zal van twee gebieden, waarin gestreefd wordt naar de herontwikkeling van blauwgrasland, aangegeven worden op welke manier hier de keuzes zijn gemaakt, en wat de resultaten betekenen voor de inschatting van de kansen voor herstel van het blauwgrasland en de slaagkans van herintroductie van soorten.

Wydlannen

Het terrein “De Wydlannen” ligt dicht tegen het natuurreservaat “de Alde Feanen” bij Earnewald in het oosten van Friesland. Dit gebied was van oudsher voor een groot

deel bedekt met blauwgraslanden. De polders zijn nooit ontgonnen: het grasland is niet gescheurd, zwaar bemest of ingezaaid. Maar zoals op veel plaatsen raakten deze blauwgraslanden wel verzuurd als gevolg van een verminderende invloed van schoon, op kwelwater gelijkend boezemwater, waardoor *Agrostis canina* ging domineren en kenmerkende soorten zoals *Cirsium dissectum* en *Carex hostiana* nagenoeg of geheel uit het terrein verdwenen (Jansen 2000). It Fryske Gea, de beheerder van het gebied, wilde de oude toestand herstellen. In het kader van een herstelbeheersprogramma zijn grote delen van de Wydlannen afgeplagd of afgegraven met als doel het afvoeren van verzuurde bovengrond en het verbeteren van het contact tussen de wortelzone van de vegetatie met eventueel aanwezig basenrijk kwel/boezemwater. De evaluatie van deze maatregelen is op di-



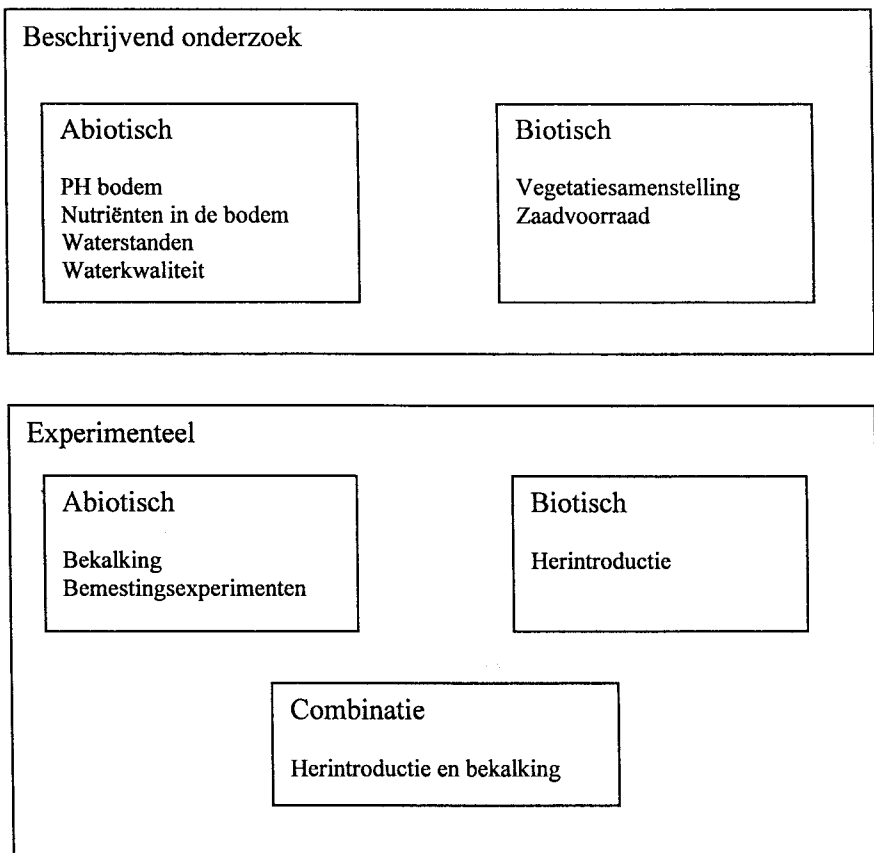
Figuur 6: Schema voor de aanpak van een herstelbeheersproject.

verse fronten aangepakt. In Figuur 7 wordt getoond welke typen onderzoek er in de Wydlannen zijn verricht om de evaluatie zo goed mogelijk te kunnen uitvoeren. Er is veel descriptief onderzoek verricht om de effecten direct te volgen, en er is enig experimenteel onderzoek verricht om eventueel negatieve resultaten gericht te kunnen bijsturen op punten, waar van tevoren een risico werd ingeschat. Bovendien is vrij veel aandacht besteed aan de inschatting van de mogelijkheid tot hervestiging binnen het terrein. Zo is er naast analyse van de zaadvoorraad een herintroductie-experi-

ment uitgevoerd met een aantal soorten die als indicator dienden voor een eventuele verbetering van het milieu (Van Duren et al. 1998).

Labbegat

Het terrein "Het Labbegat" ligt bij Waalwijk in Noordwest-Brabant. Ook in dit terrein zijn van oudsher blauwgraslanden bekend. Het Labbegat is, in tegenstelling tot de Wydlannen, wel ontgonnen, namelijk door toediening van zware bemesting. Sommige percelen in het gebied zijn

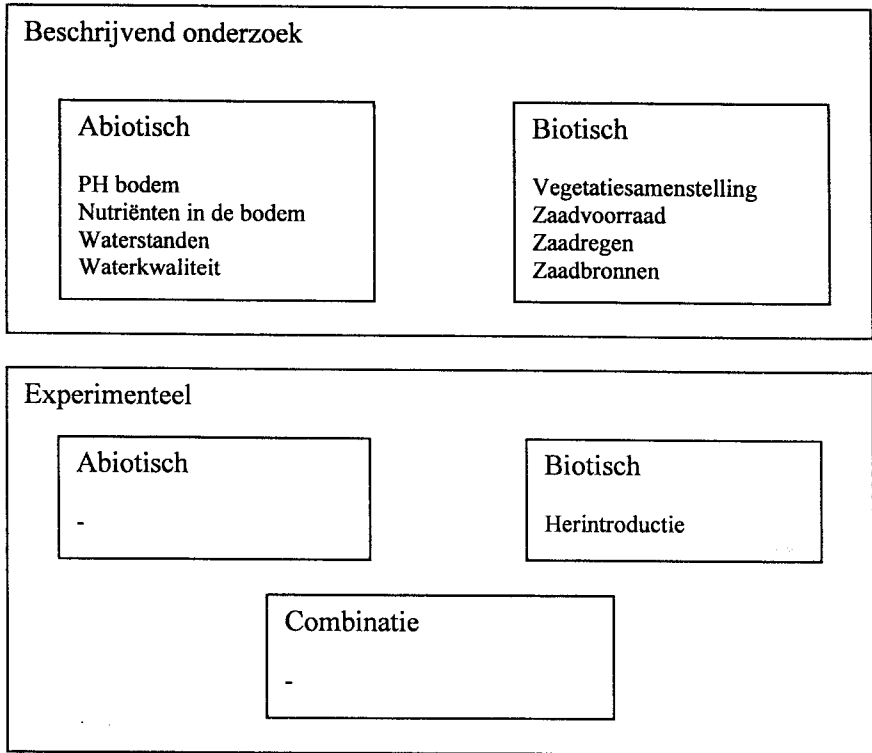


Figuur 7: Opzet van het onderzoek in de Wydlannen.

bovendien als akkerland gebruikt (maïs-
teelt). Voor het herstel van blauwgrasland
in dit terrein is dan ook gekozen voor een
spectaculaire ontgroning, waarbij de
bouwvoor tot 80 cm diep werd afgegraven.
Niet alleen om de bemeste bovengrond
kwijt te raken maar tevens om dichtbij
eventueel opkwellend grondwater te
komen. Ook in het Labbegat is gestreefd
naar de best haalbare methode van onder-
zoek om de maatregelen te evalueren.
Figuur 8 geeft aan welke typen onderzoek
hier zijn uitgevoerd. Het betreft voor-
namelijk descriptief onderzoek. Daarnaast
werd ook hier op een perceel een experi-
mentele herintroductie uitgevoerd met ken-
merkende plantensoorten uit het blauw-
grasland (Klooker et al. 1999).

**Data van zaadverspreiding en zaadvoor-
raad gecombineerd**

In Tabel 1 worden voor de meest in het
blauwgrasland voorkomende soorten geïn-
tegreerde gegevens gepresenteerd over
zaadverspreiding en zaadvoorraad. De
schatting van het verspreidingsvermogen
van de soorten is op diverse gegevens en
bronnen gebaseerd. Specialisatie van de
zaden op verspreiding door vogels en de
wind bijvoorbeeld wordt als potentieel ver-
aangemerkt, terwijl het ontbreken van spe-
cialisatie wordt aangemerkt als potentieel
dichtbij. De zaadvoorraadgegevens zijn op
dezelfde bronnen gebaseerd als de ge-
gevens uit het voorafgaande, in bepaalde
gevallen nog aangevuld met gegevens uit



Figuur 8: Opzet van het onderzoek in het Labbegat

Tabel 1: Overzicht van het relatieve verspreidingsvermogen en de zaadvoorraad-opbouw van kenmerkende en niet kenmerkende soorten die regelmatig voorkomen in blauwgrasland. Verspreiding ver: soorten met speciale aanpassing (pluis, haken etc.). Verspreiding dichtbij: soorten zonder speciale aanpassingen. Zaadvoorraad niet aanwezig: Soorten met een zeer kortlevende zaadvoorraad (index 0-3). Zaadvoorraad aanwezig: Soorten met een kortlevende en langlevende zaadvoorraad (levensduurindex 3-10).

Junco-Molinion		
	Verspreiding	Zaadvoorraad
<i>Holcus lanatus</i>	Dichtbij	Aanwezig
<i>Ranunculus acris</i>	Dichtbij	Niet aanwezig
<i>Prunella vulgaris</i>	Dichtbij	Aanwezig
<i>Cardamine pratensis</i>	Dichtbij	Aanwezig
<i>Centaurea jacea</i>	Dichtbij	Niet aanwezig
<i>Rumex acetosa</i>	Dichtbij	Niet aanwezig
<i>Trifolium pratense</i>	Dichtbij	Aanwezig
<i>Vicia cracca</i>	Dichtbij	Niet aanwezig
<i>Cerastium fontanum</i>	Dichtbij	Aanwezig
<i>Plantago lanceolata</i>	Dichtbij	Aanwezig
<i>Festuca rubra</i>	Dichtbij	Niet aanwezig
<i>Anthoxanthum odoratum</i>	Dichtbij	Niet aanwezig
<i>Agrostis stolonifera</i>	Dichtbij	Aanwezig
<i>Poa pratensis</i>	Dichtbij	Aanwezig
<i>Cirsium palustre</i>	Ver	Niet aanwezig
<i>Angelica sylvestris</i>	Ver	Niet aanwezig
<i>Juncus conglomeratus</i>	Dichtbij	Aanwezig
<i>Luzula multiflora</i>	Dichtbij	Aanwezig
<i>Galium uliginosum</i>	Dichtbij	Niet aanwezig
<i>Valeriana dioica</i>	Ver	Niet aanwezig
<i>Achillea ptarmica</i>	Dichtbij	Niet aanwezig
<i>Galium palustre</i>	Ver	Niet aanwezig
<i>Filipendula ulmaria</i>	Ver	Niet aanwezig
<i>Lythrum salicaria</i>	Ver	Niet aanwezig
<i>Carex nigra</i>	Dichtbij	Niet aanwezig
<i>Lysimachia vulgaris</i>	Ver	Aanwezig
<i>Leontodon autumnalis</i>	Ver	Niet aanwezig
<i>Succisa pratensis</i>	Dichtbij	Niet aanwezig
<i>Molinia caerulea</i>	Dichtbij	Aanwezig
<i>Potentilla erecta</i>	Dichtbij	Aanwezig
<i>Agrostis canina</i>	Dichtbij	Aanwezig
<i>Viola palustris</i>	Dichtbij	Aanwezig
<i>Gentiana pneumonanthe</i>	Dichtbij	Niet aanwezig
<i>Cirsium dissectum</i>	Ver	Niet aanwezig
<i>Carex panicea</i>	Ver	Aanwezig
<i>Carex hostiana</i>	Dichtbij	Aanwezig
<i>Danthonia decumbens</i>	Dichtbij	Niet aanwezig

	Verspreiding	Zaadvoorraad
<i>Festuca ovina</i>	Dichtbij	Niet aanwezig
<i>Nardus stricta</i>	Dichtbij	Niet aanwezig
<i>Viola canina</i>	Dichtbij	Aanwezig
<i>Galium saxatile</i>	Dichtbij	Aanwezig
<i>Agrostis capillaris</i>	Dichtbij	Aanwezig
<i>Hydrocotyle vulgaris</i>	Ver	Niet aanwezig
<i>Peucedanum palustre</i>	Ver	Niet aanwezig
<i>Phragmites australis</i>	Ver	Niet aanwezig
<i>Calamagrostis canescens</i>	Dichtbij	Niet aanwezig
<i>Lotus uliginosus</i>	Dichtbij	Aanwezig
<i>Rhinanthus angustifolius</i>	Dichtbij	Niet aanwezig
<i>Taraxacum sp.</i>	Ver	Niet aanwezig
<i>Lychnis flos-cuculi</i>	Dichtbij	Aanwezig
<i>Caltha palustris</i>	Ver	Niet aanwezig
<i>Senecio aquaticus</i>	Ver	Niet aanwezig
<i>Carex disticha</i>	Dichtbij	Niet aanwezig
<i>Hypericum tetrapterum</i>	Dichtbij	Aanwezig
<i>Ranunculus flammula</i>	Ver	Aanwezig
<i>Carex oederi</i>	Ver	Aanwezig
<i>Potentilla palustris</i>	Dichtbij	Niet aanwezig
<i>Carex echinata</i>	Ver	Niet aanwezig
<i>Juncus articulatus</i>	Dichtbij	Aanwezig
<i>Menyanthes trifoliata</i>	Ver	Niet aanwezig
<i>Epilobium palustre</i>	Ver	Aanwezig
<i>Stellaria palustris</i>	Dichtbij	Niet aanwezig
<i>Pedicularis palustris</i>	Dichtbij	Aanwezig
<i>Lycopus europaeus</i>	Ver	Niet aanwezig
<i>Iris pseudacorus</i>	Ver	Niet aanwezig
<i>Senecio paludosus</i>	Ver	Niet aanwezig
<i>Erica tetralix</i>	Dichtbij	Aanwezig
<i>Eriophorum angustifolium</i>	Ver	Niet aanwezig
<i>Eupatorium cannabinum</i>	Ver	Aanwezig
<i>Juncus acutiflorus</i>	Dichtbij	Aanwezig
<i>Juncus effusus</i>	Dichtbij	Aanwezig
<i>Lathyrus palustris</i>	Dichtbij	Niet aanwezig
<i>Leontodon saxatilis</i>	Ver	Aanwezig
<i>Mentha aquatica</i>	Ver	Aanwezig
<i>Scutellaria galericulata</i>	Ver	Aanwezig
<i>Thalictrum flavum</i>	Dichtbij	Niet aanwezig
<i>Valeriana officinalis</i>	Ver	Niet aanwezig

andere literatuur (Strykstra 2000). Uit de gepresenteerde gegevens blijkt dat veel van de bijzondere of kenmerkende soorten van het blauwgrasland een beperkte zaadverspreiding vertonen. Op deze grond kan worden geconcludeerd dat de herstelbaarheid van blauwgraslanden vanuit externe zaadbronnen niet erg hoog moet worden ingeschat, eveneens als vanuit de zaadvoorraad. Dit wordt versterkt doordat de afstand tussen overgebleven vlekjes blauwgrasland en doelgebieden vaak aanzienlijk is.

Tabel 2: Waarden van een aantal abiotische grootheden in de terreinen Labbegat en Wyldlannen na herstelbeheersmaatregelen (ontgronding).

Gebied	Jaar	Hoogste grondwater stand (cm)	Laagste grondwater stand (cm)	pH(KCl) gemiddeld	P-totaal gemiddeld (%)	N-totaal gemiddeld (%)
Labbegat	1995	+7 tot -10	-15 tot -49	4.87	0.005	0.03
	2001			4.69	0.005	0.06
Wyldlannen	1992	+10 tot +5	-45 tot -60	4.13	0.067	1.21
	1996			4.33	0.075	1.10

Evaluatie van de resultaten van de Wyldlannen en het Labbegat

De resultaten die nu getoond worden van de onderzoeken in de terreinen Wyldlannen en Labbegat, geven maar een klein deel weer van het totale spectrum aan resultaten. Ze zijn alleen bedoeld als voorbeeld langs welke weg kan worden beoordeeld of herintroductie zin heeft en/of noodzakelijk is voor een volledig herstel van een vegetatietype. Om te beginnen worden in Tabel 2 voor beide gebieden een aantal waarden getoond van abiotische parameters, die van belang worden geacht voor het herstel van blauwgraslanden. Het verschil tussen de beide gebieden valt ogenblikkelijk op. Het Labbegat vertoont een wat hogere waterstand en minder uit elkaar liggende extremen in de waterstand dan de Wyldlannen. In de Wyldlannen is de pH van de bodem lager en de gehalten aan fosfaat en stikstof zijn hoger. Gezien het feit dat de Wyldlannen een organische bodem met een kleiondergrond hebben, is vooral de zuurgraad van de bodem verontrustend met het oog op herstel van blauwgrasland. De condities lijken in het Labbegat in dit opzicht beter. De inschatting van de kans van slagen van een herintroductie met soorten uit het blauwgrasland is dan ook hoger in het Labbegat.

In Tabel 3 staat de gemeten aanwezigheid van zaden in de Wyldlannen. Tussen de gevonden soorten staat eigenlijk niet één interessante soort. Uiteraard hoeft dit niet te betekenen dat zich in de zaadvoorraad of in de zaaddepositie geen interessante soorten bevinden (Strykstra en Bekker 1996), maar de hoeveelheid is bijzonder klein. Ditzelfde geldt voor het Labbegat, waarvan de beschikbare gegevens in Tabel 4 zijn te vinden. Massale vestiging van een aantal kenmerkende soorten van het blauwgrasland in bevredigende hoeveelheid (vegetatievormend) is zeer onwaarschijnlijk. In beide terreinen zijn soortinventarisaties gedaan. Na verloop van tijd is in de Wyldlannen een aantal incidentele bijzondere vondsten gerapporteerd, vooral van pioniersoorten: *Echinodorus repens*, *Scirpus fluitans*, *Pilularia globulifera* en zelfs *Viola persicifolia*. Blauwgraslandsoorten zijn echter nauwelijks teruggekeerd in de ontgronde terreinen, waar de vegetatie steeds meer door *Agrostis canina* wordt gedomineerd. De enige soorten uit het blauwgrasland, die regelmatig optreden, zijn *Carex oederi* en in veel mindere mate *Carex panicea*. In het Labbegat ontwikkelt zich op de ontgronde terreinen weliswaar een uiterst intrigerende vegetatie, met hoge bedekkingen van *Lycopodiella inundata* en *Drosera rotundifolia*, maar weinig wijst op het herstel van

Tabel 3: Gemeten aanwezigheid van zaden in de percelen in de Wyldlannen (+: tot 10/m², ++: tot 100/m², +++: tot 1000/m², ++++: tot 10000/m²). Zaadvoorraad is gemeten door middel van bodem-bemonstering.

Wyldlannen Soort	Zaadvoorraad
<i>Agrostis canina</i>	++++
<i>Alopecurus geniculatus</i>	+
<i>Carex echinata</i>	+
<i>Carex nigra</i>	+
<i>Carex oederi</i>	++
<i>Carex panicea</i>	++
<i>Danthonia decumbens</i>	+
<i>Galium palustre</i>	+
<i>Hydrocotyle vulgaris</i>	++
<i>Juncus articulatus</i>	++
<i>Juncus bulbosus</i>	+++
<i>Juncus conglomeratus</i>	+++
<i>Lychnis flos-cuculi</i>	+
<i>Lysimachia vulgaris</i>	++
<i>Lythrum salicaria</i>	++
<i>Molinia caerulea</i>	++
<i>Phalaris arundinacea</i>	++
<i>Ranunculus flammula</i>	++
<i>Rorippa palustris</i>	+
<i>Thalictrum flavum</i>	+
<i>Typha sp.</i>	+
<i>Viola palustris</i>	+

blauwgrasland, alhoewel hier ook wel regelmatig soorten als *Carex echinata* en *C. panicea* gesignaleerd worden. Kenmerken de soorten als *Cirsium dissectum* en *Carex hostiana* zijn in de ontgronde delen nog niet gesignaleerd, laat staan dat ze vegetatievormend optreden. In beide terreinen komen ze op enkele honderden meters van de ontgronde stukken voor.

In Tabel 5 zijn de resultaten van een aantal herintroducties met zeer jonge planten in beide terreinen weergegeven. Zoals te verwachten was, op grond van de waarde van de abiotische grootheden, vooral de bodempH en de waterstanden, heeft de herintroductie van de meest kenmerkende soorten voor blauwgrasland, *Cirsium dissectum* en *Carex hostiana*, het minst succes gehad in

Tabel 4: Gemeten aanwezigheid van zaden in de percelen in het Labbeget (+: tot 10/m², ++: tot 100/m², +++: tot 1000/m², ++++: tot 10000/m²). Zaaddepositie is gemeten met zaadvallen, zaadvoorraad met bemonstering.

Labbeget Soort	Zaaddepositie	Zaadvoorraad
<i>Agrostis sp.</i>		+
<i>Alopecurus geniculatus</i>	+	
<i>Alopecurus pratensis</i>		+
<i>Betula sp.</i>	+++	
<i>Capsella bursa-pastoris</i>	+	+
<i>Carex sp.</i>		+
<i>Chamerion angustifolium</i>	+	+
<i>Chenopodium sp.</i>	++	+++
<i>Epilobium sp.</i>	+	++
<i>Galinsoga parviflora</i>		+
<i>Gnaphalium uliginosum</i>	+++	++
<i>Holcus lanatus</i>	+	++
<i>Juncus articulatus</i>	+	+++
<i>Juncus bufonius/effusus</i>	++++	++++
<i>Juncus bulbosus</i>		
<i>Matricaria sp.</i>	++	++
<i>Phalaris arundinacea</i>		
<i>Phleum pratense</i>		+
<i>Pinus sylvestris</i>	+	
<i>Poa annua</i>	++	+++
<i>Polygonum aviculare</i>	+	
<i>Polygonum sp.</i>	+	++
<i>Rorippa palustris</i>	+	+
<i>Rumex acetosella</i>	+	
<i>Rumex obtusifolius</i>		+
<i>Spergula arvensis</i>	+	
<i>Stellaria media</i>	+	+
<i>Typha latifolia</i>		+
<i>Urtica dioica</i>		+

de Wyldlannen. Na twee jaar waren ze al weer verdwenen. In het Labbeget zijn echter de meeste geherintroduceerde soorten na vijf jaar nog steeds terug te vinden, waarbij sommige soorten zich zelfs hebben uitgebreid. Het mag worden aangenomen dat in de Wyldlannen het milieu een sterker beperkende rol speelt dan in het Labbeget. Alhoewel enigszins speculatief, kunnen we stellen dat de vestiging van de zeldzame soorten in het Labbeget beperkt wordt door gebrek aan zaden. De herintroductie bewijst

immers dat de soorten zich langere tijd kunnen handhaven en zelfs uitbreiden. Dit bevestigt de conclusie uit het zaadvoorraad en zaaddepositieonderzoek.

Slotopmerkingen

Het bovenstaande is een illustratie van hoe kennis zich uitbreidt en hoe deze kennis in de praktijk van het natuurbeheer kan worden gebruikt c.q. ingepast in toegepast ecologisch onderzoek. Het zou een enorme steun in de rug van elk natuurontwikkelingsproject zijn als vooraf de verwachte ontwikkeling na uitvoering van een maatregel kon worden aangegeven. Een voorspelling over de vegetatieontwikkeling bijvoorbeeld zou meestal zeer welkom zijn.

Er kan zo langzamerhand redelijk worden aangegeven welke kennis aanwezig moet zijn voor een dergelijke voorspelling, maar er is ook nog veel kennis nodig. Vooral het belang van breed ecologisch onderzoek, zoals het vergroten van kennis over zaadvoorraden en dispersiemogelijkheden van de meer zeldzame en bedreigde soorten binnen verschillende vegetatietypen, kan niet genoeg onderstreept worden. Gelukkig wordt steeds vaker deze in-

formatie gebundeld, zoals in enkele OBN-projecten (Bobbink et al. 1996, Bekker & Lammerts 2002).

Het belang van andere kennisgebieden, zoals ecohydrologie, bodemkunde, synecologie en autecologie, is hier groot. Hoewel diagnostisch onderzoek noodzakelijk zal blijven om van tevoren een bepaald verloop van de vegetatieontwikkeling te kunnen voorspellen, zal verbreding van kennis de beslissingen van tevoren vergemakkelijken. Het kunnen bepalen van de wenselijkheid van een herintroductie of de geschiktheid van een terrein daarvoor is na vergroting van de kennis over de betreffende soorten beter en sneller te bepalen.

Veel kennis ontbreekt nog, maar veel is ook nog niet gebundeld of nog niet voor de juiste groep mensen ontsloten. Zo zijn beleidsmakers en beheerders vaak niet op de hoogte van het bestaan van relevant zaadvoorraad- of dispersieonderzoek. Tevens kan onduidelijkheid bestaan over hoe dat onderzoek het best geïnterpreteerd kan worden in een nieuwe situatie. Hier ligt nog steeds een grote verantwoordelijkheid voor de onderzoekers die zich met dit type onderzoek bezighouden (Strykstra & Bekker 1996).

Tabel 5: Resultaat van herintroducties van een aantal karakteristieke soorten voor het blauwgrasland en enkele anders indicerende soorten. Wyldlannen: resultaten na twee jaar. Labbe gat: resultaat na vijf jaar.

+ : sterke uitbreiding van individuele planten gevonden, +/- : gelijk

Soort	Labbe gat	Wyldlannen
<i>Carex hostiana</i>	+/-	-
<i>Carex panicea</i>	+	+
<i>Carex oederi</i>	+	
<i>Cirsium dissectum</i>	+	+/-
<i>Eriophorum angustifolium</i>		+/-
<i>Gentiana pneumonanthe</i>	+	
<i>Molinia caerulea</i>	+	
<i>Pedicularis palustris</i>		-

In dit kader kunnen we verwijzen naar wat Victor Westhoff als doel zag van zijn activiteiten. Heel zijn leven lang is hij zich bewust gebleven om zijn verantwoordelijkheid ten aanzien van natuurbeheer, die voortkwam uit de enorme kennis van de ecologie die hij bezat. Het lukte hem zeker niet altijd de mensen duidelijk te maken hoe volgens hem de vork in de steel zat. Vaak wist hij dat wat hij aan kennis had niet voldoende was om waterdichte adviezen te verstrekken. Desondanks is hij tot op hoge leeftijd gedreven geweest zijn kennis ten behoeve van het natuurbeheer uit te dragen naar de praktijk en verantwoordelijkheid te nemen. Hij stopte niet bij het aanleveren van kennis alleen. Noblesse oblige.

Dankwoord

De auteurs bedanken René Verhagen voor het beschikbaar stellen van monitoringsgegevens van het Labbe gat en Dick Visser voor het maken van de figuren.

Seed banks and reintroduction: background, spectra of plant communities and practical examples

Throughout his life Victor Westhoff was concerned with Dutch nature and the practical consequences of its dramatic decrease in quality. As to (re-)introduction, he experienced a remarkable development in attitude. At first he did not approve of any form of (re-)introduction as a suitable measure for restoration management but, parallel with the increase of knowledge on soil seed bank and dispersal ecology of plant species in The Netherlands, his disapproval changed into a careful conditional acceptance of re-introduction under specific circumstances. This paper shows the present knowledge in the field of soil seed banks aggregated onto the level of plant communities as well as dispersal ecology of plants

and the research practice in these themes. The authors present spectra of the distribution of seed longevity within communities, vital for expert judgements on restoration success. Moreover, the whole route of how to use this knowledge in practical restoration management is illustrated by examples of recent research carried out in The Netherlands. A major concern within this field of research is the fact that proper predictions of the success of restoration measures still can only be made where enough background knowledge is available. And although still a lot of autecological and synecological information needs to be gathered, much more information is available but only to a small set of people instead of a large group of policy makers and nature conservationists. Therefore it is also the responsibility of the researchers to make this necessary information available and applicable to the practice of nature management.

Literatuur

- Bekker, R.M. & E.J. Lammerts (2002). Groene Stippen voor Rode Lijstsoorten: een methode voor de evaluatie van herstelmaatregelen. *De Levende Natuur* 103: 48-52.
- Bekker, R.M., J.H.J. Schaminée, J.P. Bakker & K. Thompson (1998). Seed bank characteristics of Dutch Plant communities. *Acta Botanica Neerlandica* 47: 15-26.
- Boedeltje, G. (2001). Dispersie van planten door het Twentekanaal, voorlopige resultaten 2001. Bureau Daslook, in opdracht van Rijkswaterstaat, Dienst Weg- en Waterbouwkunde, Delft.
- Bobbink, R., J.G.M. Roelofs & H.B.M. Tomassen (red. 1996). *Effectgerichte maatregelen en behoud biodiversiteit in Nederland*. Verslag van een symposium georganiseerd door de afdeling aquati-

- sche oecologie en milieubiologie van de Katholieke Universiteit Nijmegen, het IKC Natuurbeheer en de directie Natuurbeheer van het Ministerie van Landbouw, Natuurbeheer en Visserij, op 14 november 1996. Nijmegen, 194 pp.
- Duren, van I.C., R.J. Strykstra, A.P. Grootjans, G.N.J. Ter Heerdt en D.M. Pegtel (1998). A multidisciplinary evaluation of restoration measures in a degraded *Cirsio-Molinietum* fen meadow. *Applied Vegetation Science* 1: 115-130.
- Jansen, A.J.M. (2000). *Hydrology and restoration of wet heathland and fen meadow communities*. Proefschrift, Universiteit van Groningen. Groningen, 190 pp.
- Klooker, J., R. van Diggelen & J.P. Bakker (1999). *Natuurontwikkeling op minerale gronden*. Rijksuniversiteit Groningen, 150 pp.
- Schaminée, J.H.J., E.J. Weeda & V. Westhoff (1995). *De Vegetatie van Nederland 2. Plantengemeenschappen van wateren, moerassen en natte heiden*. Opulus Press Uppsala, 360 pp.
- Schaminée, J.H.J., A.H.F. Stortelder & E.J. Weeda (1996). *De Vegetatie van Nederland 3. Plantengemeenschappen van graslanden, zomen en droge heiden*. Opulus Press Uppsala, 356 pp.
- Schaminée, J.H.J., E.J. Weeda & V. Westhoff (1998). *De Vegetatie van Nederland 4. Plantengemeenschappen van de kust en van binnenlandse pioniermilieus*. Opulus Press Uppsala, 346 pp.
- Stortelder, A.H.F., J.H.J. Schaminée & P.W.F.M. Hommel (1999). *De Vegetatie van Nederland 5. Plantengemeenschappen van ruigten, struwelen en bossen*. Opulus Press Uppsala, 376 pp.
- Strykstra, R.J. (2000). Reintroduction of plant species: s(h)ifting settings. Proefschrift, Universiteit van Groningen. Groningen, 175 pp.
- Strykstra, R.J. & R.M. Bekker, (1996). De beschikbaarheid van zaden, een probleem met een staart. *De Levende Natuur* 98: 90-96.
- Thompson, K., J.P. Bakker & R.M. Bekker (1997) *Soil seed banks of NW Europe: methodology, density and longevity*. Cambridge University Press, Cambridge, 276 pp.
- Westhoff, V. (1988). Natuur als bouwmeester of als bouwpakket. 2e Jan Nijkamp-lezing, gehouden op 13 februari 1988. *Natuur- en Landschapsbehoud* 2, Koninklijke Nederlandse Natuurhistorische Vereniging, Utrecht, pp. 5-29.
- Westhoff, V. (1949). Schaakspel met de natuur. *Natuur en Landschap* 3: 54-62.
- Westhoff, V. (1993). Oecologische grondslagen van natuurbehoud en natuurbeheer. In: M. Cals, M. de Graaf & J. Roelofs (red.), *Effectgerichte maatregelen tegen verzuring en eutrofiëring in natuurterreinen*. Vakgroep Oecologie Katholieke Universiteit Nijmegen en Directie NBLF. Nijmegen, pp. 171-188.