

# Over plantengemeenschappen en plantendemografie. Een demografisch profiel analyse gebaseerd op de LMF opnamen in Overijssel

P. Bremer

## INLEIDING

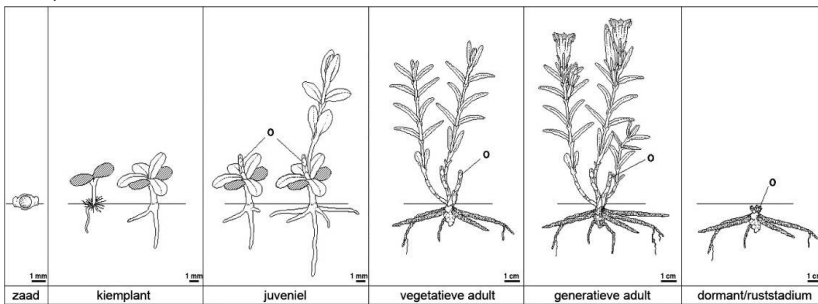
Het was gedurende een PKN excursie in de omgeving van Zwolle dat tijdens het maken van twee vegetatieopnamen, respectievelijk in een *Fritillario-Alopecuretum* (Afbeelding 1) en een *Fago-Quercetum*, ook geoefend werd met het vastleggen van een Demografisch Profiel (verder afgekort als DP). Een vegetatieopname is bij elke lezer bekend. De opnamenschalen dwingen om naar aantallen te kijken; denk aan de code binnen de schaal van Londo van r, p, a en m, en aan de r, +, 1 en 2m binnen de schaal van Braun-Blanquet (Schaminée et al. 1995). Bij het DP gaat het er om tijdens de opname bij elke soort na te gaan welke levensstadia voorkomen. Op het moment van een opname domineren vooral de bloeiende of sporulerende adulte planten, maar andere stadia zijn dan vaak ook aanwezig. Het DP profiel is bedoeld om een indruk te krijgen van hoe de populaties van de aanwezige soorten zijn opgebouwd. Het DP vervangt daarbij niet het demografisch onderzoek waarbij individuen over meerdere jaren worden gevolgd. Oostermeijer (1996) heeft voor de *Gentiana pneumonanthe* (Afbeelding 2) laten zien dat de resultaten van een (meerjarige) demografische studie en het DP elkaar versterken als het gaat om het in beeld brengen van de populatieopbouw in een begroeiing. Het voorliggende artikel voegt aan het voorgaande nog een dimensie toe: laten plantengemeenschappen zich op grond van het DP karakteriseren, en in welke mate verschillen deze en waaraan zijn deze verschillen toe te schrijven?



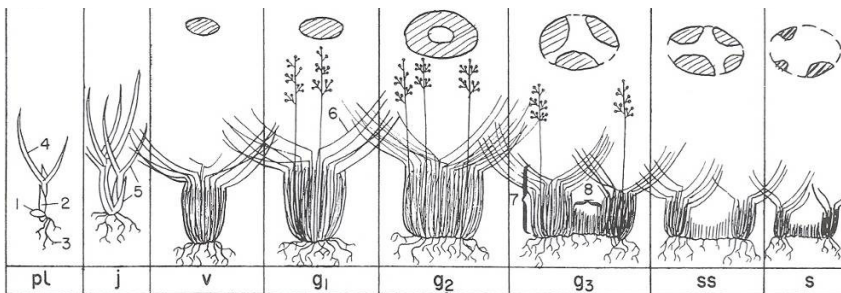
Afbeelding 1. *Fritillario-Alopecuretum* in juni (Zwolle, langs Overijsselse Vecht). Het is de locatie waar in 2013 tijdens een PKN excursie een gecombineerde vegetatie- en demografisch profiel opname werd gemaakt.

## WAT ZIJN DE LEVENSTADIA OF LEVENSFASEN?

In de literatuur bestaan diverse indelingen van de levensstadia of levensfasen van plantensoorten (zie Bremer et al. 2012 voor een overzicht). Tabel 1 vat een groot aantal van deze indelingen samen, zonder de intentie te hebben om volledig te zijn. Hier volgt een korte toelichting. Kiemplanten van vaatplanten zijn herkenbaar aan hun kiembladen, maar bij varens zijn deze herkenbaar als prothallia met een eerste bladvorming. Met het verdwijnen van de kiembladen ontstaan juveniele planten. Het onderscheid met subadulte planten is per soort verschillend en deels een kwestie van definitie (zie ook Tabel 6). Adulte planten zijn in staat zich generatief voort te planten. Een nadere indeling is mogelijk op grond van het aantal bloemen of het aantal bladeren met sori bij varens. Wanneer een adulte plant in het daaropvolgende jaar niet fertiel is, dan spreken we van een vegetatieve adult. Bij bol- en knolgewassen gaat het dan veelal om een hersteljaar; elk jaar fertiel zijn vraagt te veel van de plant en een rustjaar is nodig voor de opbouw van voldoende reserve. Als een plant verouderd is en niet meer fertiel, spreken we van een postadulte plant. Dergelijke planten zijn aan hun vorm en uiterlijk te herkennen als ze op leeftijd zijn (zie Afbeelding 3 voor *Deschampsia cespitosa*). Bij vegetatieve vermenigvuldiging kunnen nieuwe individuen ontstaan die verbonden blijven met de ouderplant en zich als adulte plant gedragen. We spreken dan van een complex adult. Binnen het demografisch onderzoek kunnen adulten die vegetatief ontstaan zijn en die uiteindelijk zelfstandig doorleven, als aparte individuen worden aangeduid (bijvoorbeeld bij *Cirsium dissectum* en *Succisa pratensis*; zie Jongejans 2004).



Afbeelding 2. Levensstadia van *Gentiana pneumonanthe* (naar Oostermeijer 1996).



Afbeelding 3. Levensstadia van *Deschampsia cespitosa* (naar Gatsuk et al. 1980). pl = kiemplant, j = juveniele plant, v = subadulte plant, g = adulten, g1, g2 en g3, verschillende fasen van de adulte fase, ss = postadult in subseniele fase, s = idem, in seniele eindfase.

Tabel 1. Levensstadia binnen de Nederlandse flora (afgeleid uit uiteenlopende studies aan Nederlandse soorten).

Levensstadium	code	omschrijving
prothallium kiemplant	<b>pr</b> <b>k</b>	Bij varens, veelal kleiner dan 0,5 cm. Fase ontstaan na kieming van zaden met kiembladen of na bevruchting van prothallium met de eerste bladeren
juveniel	<b>j1</b> <b>j2</b>	Fase waarbij naast kiembladeren ook andere bladeren worden gevormd Fase waarin kiembladeren niet meer aanwezig zijn.
subadult	<b>sa</b>	Oudere plant, in stadium tussen j en ad, per soort anders te definiëren op grond van aantal stengels, planthoogte en/of het aantal bladeren. Een latere fase van sa kan ook erg lijken op het vegetatief adult stadium.
adult	<b>ad</b>	Plant vormt bloemen dan wel sporenaren (wolfsklauwen, paardenstaarten, sommige varens) en/of bladeren met sporenhoopjes (varens).
adult n	<b>ad n</b>	Op grond van aantal bloemen of bloemwijzen kan een nader indeling worden gemaakt tussen bijvoorbeeld kleine, middelgrote en grote adulten. Bij Pilzegge is deze grens bijv. te leggen bij 10 (ad1), 50 (ad2) en meer dan 100 bloeistengels (ad3). Bij varens kan een nadere indeling gebaseerd zijn op het aantal bladeren dat sori dragend is.
complex adult	<b>adc</b>	Adult met vegetatieve vermenigvuldiging waarbij nieuwe adulte planten verbonden blijven met oude plant, maar ook als aparte individuen herkenbaar zijn.
vegetatieve adult	<b>va</b>	Plant is adult geweest en slaat generatieve reproductie voor één of meerdere jaren over.
postadult	<b>pa</b>	Adult is niet meer in staat om zich voor te planten. Het is het voorstadium voor het afsterven.
rust	<b>r</b>	Plant blijft als knol, bol (wortelstok) één of meerdere jaren onder de grond. Er is sprake van een dormant - of ruststadium.

## WAT IS EEN DEMOGRAFISCH PROFIEL?

Met het DP wordt de verdeling van de individuen in de verschillende levensstadia bedoeld: zijn er bijvoorbeeld relatief veel kiemplanten of juist veel bloeiende planten in een populatie? Bij een DP kan per levensstadium het aantal planten worden geteld (Tabel 2) of zoals, in de voorliggende studie, alleen de aanwezigheid van de verschillende stadia bijgehouden. De DP kan een goede indicatie zijn voor de geschiktheid van een standplaats, zoals kan worden afgelezen aan de vestiging van kiemplanten. Wat goede omstandigheden zijn voor adulten, hoeft niet per se optimaal te zijn voor de vestiging van kiemplanten. Kiemplanten hebben vaak open plekjes nodig om te kunnen overleven na de kieming, vooropgesteld dat de zaden tot kieming kunnen komen. Dergelijke open plekjes komen meer voor op locaties met veel storing, bijvoorbeeld door inundatie of door gegrave van dieren. Naarmate de vegetatie zich sluit, wordt de vestiging moeilijker, maar reeds gevestigde planten kunnen vaak nog een hele tijd overleven. Het kan zelfs zijn dat deze door een verhoogde beschikbaarheid van mineralen groter worden en daardoor eerder, vaker of rijkelijker bloeien. Zonder verjonging in een leefgebied is elke populatie op den duur ten dode opgeschreven, tenzij klonen steeds groter worden en een hoge leeftijd bereiken. Het gaat daarbij om overblijvende soorten waarbij nauwelijks sprake is van afsterven, zoals bij *Pteridium aquilinum* (Harper 1973; Bremer 2015). Op deze wijze kan het tellen van het aantal exemplaren per levensstadium per soort een beeld geven van hoe een populatie verschilt van andere populaties. Deze methode kan gebruikt worden om een indicatie te krijgen van wat de effecten zijn van een bepaald beheer of verschillen in standplaatsfactoren. Het voordeel

is dat in korte tijd veel populaties in beeld gebracht kunnen worden. Oostermeijer (1996) heeft bij zijn studie naar *Gentiana pneumonanthe* zowel het DP profiel bepaald als door jarenlang demografisch onderzoek aan gevolgde individuen allerlei parameters kunnen berekenen. Hieruit bleek dat met een demografisch profiel onderzoek relatief snel belangrijke informatie te verkrijgen is. Zeker geldt dit ook op het niveau van de plantengemeenschap, waarbij een DP snel een beeld geeft, al zijn slechts zelden alle soorten afdoende onderzocht (Laurenroth & Adler 2008; Garnier et al. 2018).

## HET LANDELIJK MEETNET FLORA

Voor de analyse in de voorliggende studie is gebruik gemaakt van het Landelijk Meetnet Flora (LMF). Het LMF omvat landelijk een kleine 10.000 permanente quadraten (PQ), waarvan jaarlijks een kwart<sup>1</sup> wordt opgenomen. In het LMF werken alle provincies samen (Van Duuren et al. 2007). Het Centraal Bureau voor de Statistiek zorgt voor de verwerking van de data en het berekenen van de indicatoren. Het LMF is in 1999 gestart met het doel het landelijk milieubeleid te evalueren en was vooral gekoppeld aan de thema's vermessing en verzuring. Sinds 2017 is voor een bredere opzet gekozen, waarbij het meetnet gebruikt wordt voor landelijke en provinciale beleidsindicatoren gericht op zogeheten beheertypen (CBS/IAWM 2019). Door het grote aantal PQ's is het meetnet ook bruikbaar voor andere doeleinden, zoals de beoordeling van trends binnen Natura 2000 habitattypen (Van der Veen et al. 2015; Van der Veen & Bremer 2020) en monitoring van de effecten van extreem droge zomers (Witte 2021). In Overijssel omvat het LMF 830 proefvakken. De auteur heeft hiervan de afgelopen 24 jaar 40% opgenomen, waarbij aanvullende data zijn verzameld als basis is voor het demografisch onderzoek.

## METHODE VAN ONDERZOEK

Het aanvullende veldwerk bestond uit het noteren van de levensstadia van de aanwezige soorten tijdens het opnemen van de LMF-proefvakken. Tabel 2 geeft hiervan een voorbeeld, opgenomen tijdens een PKN-excursie. Per levensstadium kunnen in principe de aantallen worden genoteerd, maar dit is alleen gedaan als het aantal exemplaren per soort en per levensstadium gering was. In de regel is uitsluitend het levensstadium genoteerd. De tabel laat ook het aantal parameters zien dat per opname is bepaald: het aantal soorten ( $nS$ ), de som van alle levensstadia van alle soorten ( $nD$ ), de ratio van beide (DP ratio:  $nD/nS$ ),<sup>2</sup> het aantal soorten met verjonging ( $k$  en/of  $j$  stadium is aanwezig), het aantal soorten dat als vegetatief adult voorkomt en het aantal soorten met 3 of 4 levensstadia. Tabel 2 laat een voorbeeld van het *Fritillario-Alopecuretum* zien met weinig variatie aan levensstadia. Dat is op zich al een duidelijk resultaat. Een hooiland is op haar top in juni en gericht op de voortplanting van *alle* soorten. Alle soorten bloeien, zijn adult, en de andere stadia zijn op dat moment minder belangrijk.

1 Een aantal provincies is overgegaan van een vierjaarlijkse naar een driejaarlijkse cyclus.

2 Minimaal 1 omdat als soort aanwezig is daarmee ook minimaal 1 levensstadium aanwezig is. Als elke soort een opname met 2 levensstadia voorkomt is de ratio 2. In praktijk ligt de DP ratio vaak tussen de 1 en 2.

Tabel 2. Gecombineerde vegetatie- en demografisch profiel-opname van het *Fritillario-Alopecuretum pratensis* bij de Agnietenberg (Zwolle) tijdens een PKNexcursie op 22 juli 2013. Bedekking kruidlaag 100%, oppervlak: 5 x 5 m. Bedekking % = bedekking in percentage, Dec Code = code volgens decimale schaal van Londo. Levensvorm (LV): Ob = Overblijvend met bollen, Och = overblijvend, chamaefyt, met overwinteringsknoppen, Ohe = overblijvend, hemicyptofyt, Opol = overblijvend, soort met pollen, Or = overblijvend, soort met rhizoom, Ost = overblijvend, soort met stolonen, Ow = overblijvend, met wortelrozet. Levensstadia: k = kiemplant, j = juveniel, sa = subadult, va = vegetatieve adult, ad = adult. Het aantal individuen is hier steeds vermeld.

Soort	Vegetatieopname		Demografisch profiel				Opmerking
	Bedekking	Dec Code	LV	Levensstadia			
				K	j	sa/va	ad
<i>Achillea ptarmica</i>	4	p4	Or				1
<i>Agrostis stolonifera</i>	20	2	Ost				≥ 1
<i>Alopecurus pratensis</i>	20	2	Or				≥ 1
<i>Anthoxanthum odoratum</i>	4	a4	Opol				>100
<i>Carex acuta</i>	6	1	Or				1
<i>Carex disticha</i>	1	r1	Orh				>1
<i>Centaurea jacea</i>	10	1	Or				>5
<i>Cerastium fontanum</i>	1	p1	Och				≥ 1
<i>Deschampsia cespitosa</i>	1	p1	Opol				2
<i>Equisetum arvense</i>	1	r1	Or				1
<i>Festuca pratensis</i>	1	p1	Or				≥ 1
<i>Festuca rubra</i>	1	p1	Opol				≥ 1
<i>Filipendula ulmaria</i>	1	r1	Or				1
<i>Fritillaria meleagris</i>	3	a4	Ob	?	?		>1
							grotendeels niet te beoordelen vanwege bollendynamiek (Luijten 2019).
<i>Holcus lanatus</i>	10	1	Or				?
<i>Juncus effusus</i>	1	r1	Opol				1
<i>Lathyrus pratensis</i>	4	p4	Ohe			1 - 5	>1
<i>Leontodon autumnalis</i>	1	p1	Ow				>10
<i>Lotus pedunculatus</i>	4	r4	O				>1
<i>Lychnis flos-cuculi</i>	1	p1	O				20-Oct
<i>Lysimachia nummularia</i>	1	p1	Ost				≥ 1
<i>Persicaria amphibia</i>	1	p1	Or			1	
							op land niet bloeiend, dus altijd sa of va
<i>Plantago lanceolata</i>	10	1	Ow				275
							Op basis van 5 steekproeven van 1 x 1 m
<i>Potentilla anserina</i>	4	p4	Ost				>1
<i>Ranunculus acris</i>	4	a4	Opol				100 - 150
<i>Ranunculus repens</i>	1	p1	Or				>1
<i>Sanguisorba officinalis</i>	1	p1	Or			1	3
<i>Stellaria graminea</i>	2	p2	O				>1
<i>Taraxacum officinale</i>	2	a2	Ow				>40
<i>Trifolium pratense</i>	1	p1	O				5-Jan
<i>Vicia cracca</i>	1	p1	O				1
	aantal soorten (nS)						31
	Aantal soorten x levensstadia (nD)						33
	Demografisch Profiel ratio nD/nS						33/31=1,06
	Aantal soorten met verjonging (k/j stadium)						0
	Aantal soorten met Vegetatief Adult stadium						1
	aantal soorten met 3 levensstadia						0

Zowel voor een vegetatieopname als een demografisch profielopname geldt dat deze vastgelegd wordt op het moment dat de vegetatie het best ontwikkeld is (hooilanden voor de eerste maaibeurt, dus voor eind juni, heiden bijv. in de tweede helft van de zomer etc.). De veranderingen in het DP profiel gedurende het seizoen was geen onderdeel van de studie.

### FENOLOGISCHE TOESTAND EN DEMOGRAFISCH PROFIEL

In Deel 1 van *De vegetatie van Nederland* beschrijven Schaminée et al. (1995) de methodiek van het vegetatieonderzoek, waarbij naast de basale beoordelingen van abundantie en bedekking ook aandacht wordt besteed aan sociabiliteit, fenologie en vitaliteit. Binnen het LMF worden alleen de abundantie en bedekking genoteerd. Hoewel de mogelijkheid bestaat extra informatie toe te voegen wordt dat niet of nauwelijks gedaan. Juist de invulling van de fenologie biedt een brughoofd naar het Demografisch Profiel, hoewel in de praktijk vooral de meest voorkomende fasen worden genoteerd (Tabel 3). Met het noteren van de fenologische toestand is wel meteen duidelijk of er kiemplanten en/of adulten aanwezig zijn, maar het geeft demografisch gezien geen volledig beeld.

*Tabel 3. Fenologische toestand (naar Schaminée et al. 1995) en het demografisch profiel.*

Fenologische toestand		Demografisch profiel	
Code	Omschrijving	Code	Omschrijving
k	Kiemplant	k	Kiemplant
v	Vegetatief	j	Juveniel
		sa	Subadult
		va	Vegetatief adult
		pa	Postadult
		ad	Adult
kn	Met bloemknoppen		
fl	Bloeiend		
fr	Vruchtvormend		
dis	Uitgezaaid, oude bloemstengels nog aanwezig		
sp	Sporenvormend		
†	Bovengronds afgestorven	n.v.t.	
r	Ondergronds aanwezig; fenologisch niet waarneembaar	rust	Dormant

### HET DEMOGRAFISCH PROFIEL VAN PLANTENGEMEENSCHAPPEN

Naast het beschrijven van een Demografisch Profiel van een afzonderlijke vegetatieopname is het ook mogelijk verschillende plantengemeenschappen met elkaar te vergelijken, waarbij zowel naar associaties als naar rompgemeenschappen kan worden gekeken, terwijl ook een aggregatie naar structuurgroepen mogelijk is. Tabel 4 geeft hiervan een aantal voorbeelden, gebaseerd op het gemiddeld aantal soorten per categorie van het Demografisch Profiel. Bij een vergelijking van de opnamen die aan associaties dan wel rompgemeenschappen zijn toegekend blijkt er tussen beide groepen maar weinig verschil te bestaan. Associaties zijn wel

iets soortenrijker dan rompgemeenschappen. Bij een vergelijking van hooilanden, bossen, moeras of heide zijn wel grote verschillen te zien. Wat opvalt is het relatief hoge aantal verjongende soorten in de bossen en heiden, het grote aantal soorten met de adulte fase in de hooilanden en het relatief hoge aantal vegetatief adulten in moerasvegetatie.

Tabel 4. Demografisch Profiel van plantengemeenschappen ingedeeld naar verzadigde (associaties) dan wel onverzadigde gemeenschappen (rompgemeenschappen), in het bovenste deel van de tabel, dan wel naar structuurtypen of structuurgroepen, in het onderste deel van de tabel. *n* = aantal opnamen, *nS* = gemiddeld aantal soorten per opname, *k/j* = gemiddeld aantal kiemplanten/juvenielen (als één categorie), *sa/va* = gemiddeld aantal subadulten (mogelijk soms vegetatief adult), *ad* = gemiddeld aantal adulten, *va/pa* = gemiddeld aantal planten die zondermeer tot categorie vegetatief adult behoren en soms postadult zijn, *ratio* = de gemiddelde ratio van de som van alle levensstadia van alle soorten (*nD*) gedeeld door het aantal soorten (*nS*) berekend per opname en daarna gemiddeld.

	<i>n</i>	<i>nS</i>	<i>k/j</i>	<i>sa/va</i>	<i>ad</i>	<i>va/pa</i>	<i>ratio</i>
<b>alle opnamen</b>	220	14.3	2.5	2.4	10.7	1.0	1.2
<b>Syntaxonomische deling</b>							
Associaties	162	14.5	2.6	2.4	11.0	1.0	1.2
Rompgemeenschappen	58	13.7	2.1	2.5	9.9	1.0	1.1
<b>Structuurgroepen</b>							
hooilanden	100	17.9	2.2	2.7	14.7	1.1	1.2
bossen	51	11.5	3.0	2.5	7.0	1.1	1.2
moeras	31	13.4	1.9	2.0	9.2	1.8	1.1
heide	28	8.4	2.7	1.8	5.5	0.2	1.3

Tabel 5 geeft een nadere uitwerking voor de afzonderlijke plantengemeenschappen. In totaal zijn in deze analyse 16 associaties en 2 rompgemeenschappen onderzocht. Het aantal opnamen per associatie varieert van 3 tot 21. Het *Fago-Quercetum* is het best onderzocht. Het gemiddeld aantal vaatplanten per associatie varieert sterk. Het is het laagst in de opgaande rietlanden en het hoogst in graslanden van het *Ranunculo-Senecionetum*. Het soortenrijkst is het trilveen (*Scorpidio-Caricetum diandrae*) met 41 soorten (slechts één proefvak met een DP analyse). Wat verjonging betreft (stadia *k* en *j* samengenomen) scoort het *Typho-Phragmitetum* het laagst. Het gaat steeds om productief, hoog opgaand rietland, waar het onderin de kruidlaag of te donker, te nat is voor verjonging of sprake van enige strooiselophoping. Aan het andere eind van het spectrum scoort het *Lycopodio-Rhynchosporietum* hoog. Het is een pioniergemeenschap waarvan veel soorten tegelijk in meerdere stadia voorkomen; *Molinia caerulea*, *Erica tetralix*, maar ook *Drosera intermedia* komen vaak in drie stadia voor (*j*, *sa*, *ad*). Dat geldt niet voor *Rhynchospora fusca* die na het plaggen kiemt, vervolgens adulte klonen vormt, waarbij verjonging geen rol meer speelt. Opmerkelijk is dat de verjonging in graslanden zo sterk kan verschillen. In het *Cirsio dissecti-Molinietum* is het laag (4%), evenals in het *Arrhenatheretum elatioris* (7%). De eerste gemeenschap is een open vegetatie, de ander vormt een dichte grasmat in de voorzomer. In het

*Cirsio-Molinietum* zou droogte een rol kunnen spelen ten nadele van verjonging. In het *Arrhenatheretum elatioris* zal de dichtheid van de grasmat een rol spelen: onderin staan de overwegend adulte planten dicht op elkaar met weinig ruimte voor kiemplanten en juveniele planten, tenminste ten tijde van het opnemen (bij deze gemeenschap steeds in juni). Wat graslanden betreft is het opvallend dat het *Ranunculo-Alopecuretum* met 21% van de soorten in een proefvak met verjonging het best scoort. Binnen de bossen scoort het *Fraxino-Ulmetum* relatief slecht, maar de steekproef is aan de kleine kant. Het *Betulo-Quercetum* en *Fago-Quercetum* staan aan het andere eind van het spectrum. Zowel absoluut als procentueel scoren ze beter, met in laatstgenoemde plantengemeenschap tot gemiddeld 35%. Het gaat hier om gemeenschappen waarin de verjonging van bomen en struiken een belangrijke rol speelt (met soorten als *Sorbus aucuparia*, *Frangula alnus* en *Prunus serotina*), maar ook een aantal vaatplanten, zoals *Polygonatum multiflorum* en *Dryopteris dilatata*.

Tabel 5. Vergelijking van het Demografisch Profiel van aantal syntaxa op basis van LMF opnamen.  $n$  = aantal opnamen,  $nS$  = gemiddelde aantal soorten  $k/j$  = gemiddelde aantal kiemplanten/juvenielen (deze stadia zijn samengenomen),  $sa/(va)$  = gemiddelde aantal subadulte planten, mogelijk soms vegetatief stadium,  $ad$  = gemiddeld aantal adulte planten,  $va/pa$  = gemiddeld aantal planten met vegetatief/postadulte stadium.  $ratio$  = de gemiddelde ratio van de som van alle levensstadia van alle soorten ( $nD$ ) gedeeld door het aantal soorten ( $nS$ ) berekend per opname en daarna gemiddeld.

rVvNcode	Syntaxon	n	nS	k/j	sa/va	ad	va/pa	ra
<b>hooilanden</b>								
09AA03	<i>Carici-Agrostietum caninae</i>	8	13.3	2.5	2.0	10.0	1.5	1.
12Ba01	<i>Ranunculo-Alopecuretum</i>	8	16.6	3.5	1.8	13.8	0.5	1.
14BB01	<i>Festuco-Thymetum</i>	7	19.4	2.0	2.6	17.4	0.6	1.
16AA01	<i>Cirsio-Molinietum</i>	6	15.3	0.7	1.3	12.5	1.5	1.
16AB04	<i>Ranunculo-Sencionetum aquatici</i>	14	22.8	3.0	3.2	18.7	2.1	1.
16Ba01	<i>Fritillario-Alopecuretum</i>	7	18.3	3.0	3.0	15.4	0.6	1.
16BB01	<i>Arrhenatheretum elatioris</i>	12	20.8	1.5	3.4	18.9	0.3	1.
16RG02	<i>RG Holcus lanatus - Lychnis flos-cuculi</i>	8	16.9	3.0	2.4	14.0	0.6	1.
16RG05	<i>RG Carex panicea - Succisa pratensis</i>	5	21.6	3.4	3.8	15.0	3.0	1.
<b>Bossen</b>								
42AA01	<i>Betulo-Quercetum</i>	6	9.5	2.5	1.8	6.5	0.8	1.
42AA02	<i>Fago-Quercetum</i>	22	10.0	3.5	2.7	5.9	0.8	1.
43AA02	<i>Fraxino-Ulmetum</i>	3	16.0	1.7	2.7	10.7	3.3	1.
<b>Moeras</b>								
08BB04	<i>Typho-Pragmitetum</i>	5	6.8	0.0	1.2	4.4	1.2	1.
09AA02	<i>Pallavacinio-Sphagnetum</i>	7	13.1	3.3	2.1	9.0	1.4	1.
32AA01	<i>Valeriano-Filipenduletum</i>	4	14.0	0.5	1.3	10.5	2.5	1.
<b>Heide</b>								
11AA01	<i>Lycopodio-Rhynchosporietum</i>	3	9.0	5.7	3.0	5.7	0.0	1.
11AA02	<i>Ericetum tetralicis</i>	8	8.4	3.1	1.0	5.1	0.3	1.
20AA01	<i>Genisto-Callunetum</i>	18	8.22	2.17	1.83	5.61	0.22	1.

Subadulte soorten komen in absolute zin het minst voor in het *Ericetum tetralicis* en het *Cirsio-Molinietum*. De RG *Carex panicea-Succisa pratensis* en het *Lycopodio-Rhynchosporietum* hebben gemiddeld het hoogste aantal subadulte soorten. Hier speelt een verlaat pioniereffect, waarbij kiemplanten en juveniele planten door ontwikkelen naar het subadulte stadium en als zodanig in de zomer ook herkenbaar zijn in de proefvakken. Adulten maken in bijna alle plantengemeen-



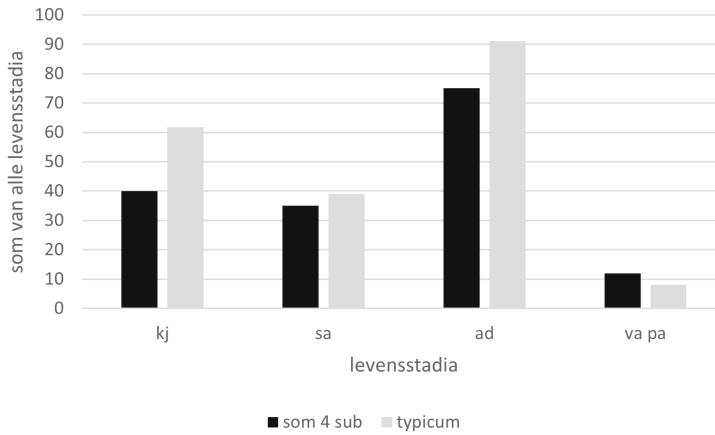
schappen de dienst uit. De gemiddelde aantallen variëren evenwel sterk en zijn sterk gecorreleerd aan de soortenrijkdom per proefvak. Er komen gemiddeld veel adulten voor in het *Arrhenatheretum elatioris* en het *Ranunculo-Senecionetum*. Het *Fago-Quercetum* en alle heidegemeenschappen scoren gemiddeld lager dan 6 soorten adulten per proefvak. Van de bossen valt de relatief lage score van het *Fago-Quercetum* op. Het aantal vegetatief adulten varieert gemiddeld per vegetatietype van 0 (*Lycopodio-Rhynchosporium*) en is relatief hoog in het *Fraxino-Ulmetum* (20,8%), maar de steekproeven zijn klein.

De DP-ratio kan in principe variëren tussen 1 en 4, zoals geaggregeerd in tabel 4 en 5. Immers alle soorten in een proefvak komen met minstens één levensstadium voor. De ratio is dan 1. En als in een proefvak alle soorten met alle vier onderscheiden (geclusterde) levensstadia voorkomen (j/k, sa(va), ad, va(pa), dan is de ratio 4 (bijv. je hebt 10 soorten en alle 10 komen alle stadia voor = 40: 40/10 = 4). We zien dat de DP-ratio varieert tussen de 1 (*Typho-Phragmitetum*) en 1,69 (*Lycopodio-Rhynchosporium*). Voor alle opnamen samen is het gemiddeld 1,18. Wat betreft rietland was per opname steeds één fase aanwezig. Ofwel in alle onderzochte vegetatie is de demografische variatie beperkt. De bossen scoren iets hoger dan de graslanden. In bossen zijn van de aanwezige bomen en struiken vaak kiemplanten, juveniele of subadulten te vinden.

#### **HET DEMOGRAFISCH PROFIEL UITGEWERKT VOOR HET FAGO-QUERCETUM**

Zoals eerder gezegd is het nodig bij een DP alle levensstadia te herkennen en dat kan niet zonder definitie per soort. Tabel 6 geeft aan welke definitie gebruikt zijn voor het *Fago-Quercetum*, een associatie waarop we wat verder zullen ingaan. Tabel 7 geeft de opnamen die toegekend zijn aan het *Fago-Quercetum*, met aanduiding van de levensstadia per soort voor elke opname. Bedekkingen zijn voor de leesbaarheid van de tabel weggelaten (en trouwens voor een demografische interpretatie minder relevant). De proefvakken zijn toe te kennen aan vier subassociaties en een rest groep die hier als *Fago-Quercetum typicum* is aangeduid. Afbeelding 4 geeft de som van alle soorten-levensstadium combinaties voor de groep van vier subassociaties in vergelijking met de armere begroeiingen (*Fago-Quercetum typicum*). Tussen beide bestaat geen verschil in verdeling ( $\chi^2 = 2,42$  NS). Het aantal opnamen per subassociatie is te gering om een onderlinge vergelijking te maken.

Bij een nadere analyse van het DP per soort is van belang rekening te houden met een steekproef effect. Hoe vaker een soort is waargenomen des te groter de kans dat bij de desbetreffende soort meerdere levensstadia zijn vastgesteld ( $r = 0,5$   $p < 0,01$   $n = 22$  soorten). *Rubus fruticosus* en *Rhamnus frangula* zijn de enige soorten waarvan alle (vier) levensstadia zijn waargenomen (Tabel 7). Het vegetatief adult stadium was hier in veld goed herkenbaar. Van een groep soorten zijn drie stadia waargenomen, zoals bij *Sorbus aucuparia* en *Ilex aquifolium*. Een aantal soorten bereikt niet zo snel een adult stadium in het *Fago-Quercetum*. Hierbij gaat het bijvoorbeeld om *Hedera helix* en *Lonicera periclymenum*, die beide na kieming zich eerst tot een vegetatievlek (patch) op de bodem ontwikkelen en waarbij in een



Afbeelding 4. Som van het aantal levensstadia voor alle soorten in de proefvakken waarbij de vier subassociaties vergeleken zijn met het Fago-Quercetum typicum.

later stadium, als het gelukt is in een struik of boom te klimmen, ook bloei kan optreden. Beide hebben die houtige soorten nodig om hun levenscyclus te volbrengen. Van sommige soorten komt enkel het adulte stadium voor. Dit is heel duidelijk – ook bevestigd met losse waarnemingen buiten PQ's van het LMF – bij *Maianthemum bifolium*. De soort komt bijna altijd als adult voor. Grote klonen die een jaar bloei overslaan komen niet of slechts zelden voor. Verjonging en het optreden van het juveniele en het subadulte stadium zijn eveneens zeldzaam. *Pteridium aquil-*

Tabel 6. Definitie per aangetroffen levensstadium per kenmerkende soort (kensoorten, constante soorten en enkele frequente soorten) van het Fago-Quercetum. Kiemplant. Kbl = kiemblad. Juveniel en subadult. H = hoogte, D = doorsnede. Adult. Fl = bloeiend, sp = sporulerend.

	kiemplant	juveniel	subadult	adult	va
<i>Acer pseudoplatanus</i>	kbl	H < 1 m	H > 1 m	fl	ad afgezet
<i>Alnus glutinosa</i>	kbl	H < 1 m	H > 1 m	fl	ad afgezet
<i>Amerlanchier lamarckii</i>	kbl	H < 1 m	H > 1 m	fl	ad afgezet
<i>Convallaria majalis</i>	kbl	D < 1 m	D > 1 m	fl	
<i>Corylus avellana</i>	kbl	H < 1 m	H > 1 m	fl	ad afgezet
<i>Deschampsia caespitosa</i>	kbl	nog geen pol	kleine pol zonder fl	fl	grote pol, niet fl
<i>Deschampsia flexuosa</i>	kbl	nog geen pol	kleine pol zonder fl	fl	grote pol, niet fl
<i>Dryopteris dilatata</i>	kbl	H < 0,1 m	H > 0,1 m	sp	
<i>Fagus sylvatica</i>	kbl	H < 1 m	H > 1 m	fl	
<i>Fraxinus excelsior</i>	kbl	H < 1 m	H > 1 m	fl	
<i>Hedera helix</i>	kbl	D < 1, 1 st < 2 m	D > 1 m	fl	
<i>Ilex aquifolium</i>	kbl	H < 1 m	H > 1 m	fl	ad afgezet
<i>Lonicera periclymeum</i>	kbl	D < 1	D > 1 m	fl	
<i>Maianthemum bifolium</i>	kbl	D < 1	D > 1 m	fl	
<i>Molinia caerulea</i>	kbl	nog geen pol	kleine pol zonder fl	fl	grote pol, niet fl
<i>Oxalis acetosella</i>	kbl	1 plant	uitloper vestiging	fl	
<i>Polygonatum multiflorum</i>	kbl	H < 0,1 m	H > 0,1 m	fl	
<i>Prunus serotina</i>	kbl	H < 1 m	H > 1 m	fl	ad afgezet
<i>Pteridium aquilinum</i>				sp	meeste klonen geen sporen
<i>Quercus robur</i>	kbl	H < 1 m	H > 1 m	fl	ad afgezet
<i>Rhamnus frangula</i>	kbl	H < 1 m	H > 1 m	fl	ad afgezet
<i>Rubus fruticosus</i>	kbl	H < 0,5 m	H > 0,5 m	fl	
<i>Sorbus aucuparia</i>	kbl	H < 1 m	H > 1 m	fl	ad afgezet
<i>Stellaria holostea</i>	kbl	D < 1 m	D > 1 m	fl	

Tabel 7. Tabel met opnamen die toegekend zijn aan het Fago-Quercetum, met aanduiding van levensstadia per soort per opname. Bedekkingen zijn voor de leesbaarheid van de tabel weggelaten. In de tabel zijn de opnamen geordend naar de diverse subassociaties. FQpte = Fago-Quercetum pteridetosum, FQcon = Fago-Quercetum convallieretosum, FQmol = Fago-Quercetum molinietosum, FQhol = Fago-Quercetum holcetosum, FQtyp = Fago-Quercetum typicum. De tabel geeft ook de LMF stamnummers, jaar van opname en gebiedsaanduiding. In de laatste kolommen (kj, sa, ad, vapa) is het aantal meldingen per levensstadium opgeteld.

Plantsoort	FQpte				FQcon				FQmol				FQhol				FQtyp				kj	sa	ad	vapa								
	va	va	va	va	ad	ad	ad	ad	ad	ad	ad	ad	ad	ad	ad	ad	ad	ad	ad													
<i>Fraxinus excelsior</i>																																
<i>Quercus robur</i>																																
<i>Deschampsia flexuosa</i>																																
<i>Quercus robur</i>																																
<i>Sorbus aucuparia</i>																																
<i>Dryopteris dilatata</i>																																
<i>Rubus fruticosus</i>																																
<i>Prunus serotina</i>																																
<i>Amerlanthier formoskii</i>																																
<i>Fagus sylvatica</i>																																
<i>Betula pendula</i>																																
<i>Carex pilulifera</i>																																
<i>Dryopteris caespitosa</i>																																
<i>Pinus sylvestris</i>																																
<i>Fraxinus excelsior</i>																																
<i>Galeopsis tetrahit</i>																																
<i>Crataegus laevigata</i>																																
<i>Deschampsia caespitosa</i>																																
<i>Sambucus nigra</i>																																
<i>Quercus robur</i>																																
<i>Juncus effusus</i>																																
<i>Picea sitchensis</i>																																
<i>Pseudotsuga menziesii</i>																																
<i>Impatiens parviflora</i>																																
<i>Calluna vulgaris</i>																																
<i>Rubus idaeus</i>																																
aantal soorten per opname	6	7	11	10	9	10	10	10	14	13	10	6	13	14	10	9	10	9	10	10	13	8	9	8	9	9	12	78	59	131	17	285

*linum* vormt grote klonen, waarbij bladeren jarenlang steriel kunnen blijven en de kloon een vegetatief adult is (Page 1982). De overgang naar adult is trouwens niet zo makkelijk waar te nemen; alle bladeren moeten worden gecheckt om hier zeker van te zijn. Klonen zijn vaak heel oud waarbij het moment van vestiging (bijv. na brand) al eeuwen geleden kan hebben plaatsgevonden. De soort geldt in het oude cultuurlandschap dan ook als een indicator van oude bossen (Bremer 2015).

### SOORTEN MET MINIMAAL DRIE LEVENSTADIA PER OPNAME

In de meeste opnamen is het aantal soorten met meerdere stadia (3 of 4) steeds beperkt. Dat verklaart ook dat de DP-ratio vaak tussen de 1 en 1,5 ligt. Een uitzondering hierop vormde een gechopperde droge heide, waar een ratio van 3 werd gemeten. Binnen de groep van hooilanden valt op dat *Cardamine pratensis*, *Plan-*

Tabel 8. Soorten die in proefvakken met drie of vier stadia voorkomen. De tabel geeft het absolute aantal waarnemingen per soort per structuurtype.

aantal proefvakken	hooilanden		bos		heide		moeras		totaal
	3	4	3	4	3	4	3	4	
	100		51		28		32		211
<i>Cardamine pratensis</i>	7	2	.	.	.	.	3	.	12
<i>Plantago lanceolata</i>	6	2	.	.	.	.	.	.	8
<i>Rumex acetosa</i>	5	2	.	.	.	.	.	.	7
<i>Lychnis flos-cuculi</i>	3	.	.	.	.	.	.	.	3
<i>Ranunculus acris</i>	3	1	.	.	.	.	.	.	4
<i>Cirsium palustre</i>	2	.	.	.	.	.	.	.	2
<i>Hypochaeris radicata</i>	2	1	.	.	1	.	.	.	4
<i>Leontodon autumnalis</i>	2	1	.	.	.	.	.	.	3
<i>Potentilla erecta</i>	1	.	.	.	.	.	.	.	1
<i>Ranunculus flammula</i>	1	.	.	.	.	.	1	.	2
<i>Taraxacum sectie Vulgaria</i>	1	1	.	.	.	.	.	.	2
<i>Thalictrum flavum</i>	1	.	.	.	.	.	.	.	1
<i>Viola palustris</i>	1	.	.	.	.	.	.	.	1
<i>Jacobaea vulgaris</i>	.	3	.	.	.	.	.	.	3
<i>Phleum bertelonii</i>	.	1	.	.	.	.	.	.	1
<i>Plantago major</i>	.	1	.	.	.	.	.	.	1
<i>Sorbus aucuparia</i>	.	.	6	.	.	.	.	.	6
<i>Dryopteris dilatata</i>	.	.	4	.	.	.	.	.	4
<i>Quercus robur</i>	.	.	4	.	.	.	.	.	4
<i>Ilex aquifolium</i>	.	.	3	.	.	.	.	.	3
<i>Corylus avellana</i>	.	.	1	.	.	.	.	.	1
<i>Prunus serotina</i>	.	.	1	.	.	.	.	.	1
<i>Calluna vulgaris</i>	.	.	2	1	.	.	.	.	3
<i>Rumex acetosella</i>	.	.	1	1	.	.	.	.	2
<i>Carex pilulifera</i>	.	.	1	.	.	.	.	.	1
<i>Drosera intermedia</i>	.	.	1	.	.	.	.	.	1
<i>Erica tetralix</i>	.	.	1	.	.	.	.	.	1
<i>Molinia caerulea</i>	.	.	1	.	.	.	.	.	1
<i>Rhamnus frangula</i>	.	.	1	.	.	.	.	.	1
<i>Peucedanum palustre</i>	.	.	.	.	.	.	1	.	1
<i>Anthriscus sylvestris</i>	.	.	.	.	.	.	1	.	1
<i>Dryopteris carthusiana</i>	.	.	.	.	.	.	1	.	1
<i>Rubus fruticosus</i>	.	.	.	.	.	.	1	.	1
<i>Symphytum officinale</i>	.	.	.	.	.	.	1	.	1
<i>Urtica dioica</i>	.	.	.	.	.	.	1	.	1

*tago lanceolata* en *Rumex acetosa* het vaakst met meerdere stadia voorkomen, in de bossen geldt dat voor *Sorbus aucuparia* (Tabel 8). Voor de meeste soorten is de kans klein om met drie of meer levensstadia in een proefvak voor te komen.

## DISCUSSIE

Het onderzoek laat zien dat onderscheid op grond van het Demografisch Profiel mogelijk is, zowel voor de structuurtypen als voor de vegetatietypen. Dus de vraag of plantengemeenschappen verschillende Demografische Profielen laten zien kan positief worden beantwoord. Wat de tweede vraag betreft, naar het mechanisme achter de verschillen, lijken in ieder geval de biomassa en de dichtheid van vegetatie een rol te spelen. Hoe hoger die is des te geringer het aantal zich verjongende soorten. Adulte planten nemen dan een meer prominente rol in. Op zich is dat te begrijpen, omdat hoe dichter de vegetatie is, des te geringer de ruimte is om te verjongen. Dit geldt voor het *Arrhenatheretum elatioris* maar ook voor het *Typho-Phragmitetum*. Dat wil niet zeggen dat er geen verjonging optreedt. Hooilanden van het *Fritillario-Alopecuretum* en *Arrhenatheretum elatioris* hebben zich door de eeuwen heen zo ontwikkeld (selectie door maaibeheer) om voor het maaien alles te zetten op bloei en zaadzetting, zodat bijna alle soorten in juni adult zijn. Die andere fasen doen er dan niet zo toe. Bakker et al. (1980) laten zien dat juist voor en vooral na het maaien pieken van verjonging optreden. Grassen komen maar weinig als kiemplant of juveniel in dicht hooiland voor, maar kieming vindt wel voor of na het maaien plaats op kale plekken.

Er zijn nauwelijks studies waarbij alle soorten binnen een vegetatietype tegelijkertijd onderzocht zijn. Falinska (1991) geeft data van een aantal soorten in een temporele gradiënt tijdens de verruiging van een hooiland, maar aan de meeste soorten wordt geen aandacht besteed. Marcante et al. (2009) hebben vier soorten synchroon onderzocht in pioniergemeenschappen met een verschillende leeftijd na het terugtrekken van gletsjers. De belangrijkste overeenkomst bleek de overleving van adulte planten. Ook hier ging het om een selectie van soorten. Het meest uitgebreid is een studie naar 40 soorten in een gradiënt van *short grass communities* naar hellinggraslanden (Kansas, VS). Laurenroth & Adler (2008) onderscheiden vier vegetatietypen, waarvan alle soorten onderdeel waren van het onderzoek. Dat leverde data op over levensverwachting, overleving en de maximale levensduur per plant. Dat zijn demografische parameters die juist met een demografisch profiel niet gegenereerd worden. Van het *Gentiano-Koelerietum* zijn relatief wel veel soorten in ons land en andere Europese landen onderzocht, maar veelal op verschillende locaties gedurende verschillende perioden, dus niet synchroon (o.a. Schenkeveld & Verkaar 1984; Willems 2006). Moeilijk te onderzoeken soorten als grassen en zeggen ontbreken in deze studies. Het blijft een uitdaging om de korte klap van een demografisch profiel te vergelijken met het totaalbeeld van minstens een aantal jaren demografisch onderzochte soorten. Van het *Gentiano-Koelerietum* is onderhand bekend dat bol- en knolgewassen een veel complexer levenscyclus hebben dan voorheen werd gedacht. Enkele jaren is dan eigenlijk nog veel te kort om achter het echte verhaal te komen (Willems 2002, Willems 2006).

De voorliggende studie laat, ondanks de beperkte omvang ervan, zien dat Demografische Profielen een nieuwe kijk op vegetatie kunnen leveren. Het onderzoek is tamelijk onbevangen gestart, geïnspireerd op de resultaten van Oostermeijer (1996), verder uitgewerkt door Bremer et al. (2012). Een opname is een momentopname en is niet hetzelfde als het gehele jaar demografisch volgen van een proefvak of het jarenlang volgen van alle individuen van één of meer soorten. Sarukhan & Harper (1973) deden om de 14 dagen (of langere tussenpozen) hun metingen aan populaties van drie *Ranunculus*-soorten, maar veel onderzoek beperkt zich tot één meting per jaar, in de regel op het demografisch gezien meest gunstige moment en is vooral gericht op de jaar op jaar veranderingen te meten (Franco & Silvertown 2004, Jongejans 2004). Net als bij het maken van een vegetatieopname kunnen soorten bij het maken van Demografisch Profiel gemist worden. Vooral in hooilanden is het zicht beperkt. En zelfs bij goed zoeken in een dichte vegetatie worden vermoedelijk stadia gemist, vooral kiemplanten of juveniele planten.

Tenslotte: demografisch naar vegetatie kijken is iets wat je moet leren. Ik heb de afgelopen 40 jaar aan 30 soorten soms heel uitgebreid (en vaak heel beperkt) onderzoek gedaan (Van enkele soorten zijn data gepubliceerd, vooral van de groep varens (Bremer et al. 2012)) om een goed gevoel te krijgen met het verschijnsel DP en het leren zien van de verschillende levensstadia. Het hier nu uitgewerkte voorbeeld voor het *Fago-Quercetum* met definities voor alle soorten zou voor meer plantengemeenschappen navolging mogen krijgen. Meer onderzoek is wenselijk omdat in mijn studie het aantal steekproeven per vegetatietype beperkt is. Er valt nog veel te ontdekken! Juist binnen het LMF zijn er kansen, omdat het om een groot aantal PQ's gaat. LMF-onderzoekers zouden het onderzoek gemakkelijk kunnen oppakken. Het kost weinig meer tijd dan het opnemen van een proefvak, waarbij toch al goed gekeken moet worden welke soorten met welk bedekking/aantallen voorkomen.

## VEGETATION AND DEMOGRAPHY

The paper is about the recording of life stages in plant communities. So-called Demographic Profiles are analysed from 220 permanent plots, comprising marshes, hay fields, heather fields, and woodland. Recruitment (seedling + juvenile phase combined) was frequent in various woodlands, whereas in dense reedland recruitment is rare. The adult phase dominated in all vegetation types, indicating no continuous recruitment. Non-flowering adults (vegetative adults) are mostly found in marshes. Demographic profile analysis can't replace long term demographic studies, but gives a first insight in demography of the vegetation and – in this study – showed clear differences between plant communities.

## LITERATUUR

Bakker, J.P., M. Dekker & Y. de Vries (1980). The effect of different management practices on a grassland community and the resulting fate of seedlings. *Acta Botanica Neerlandica* 29(5/6): 469 – 482.

- Bremer, P. ( 2015). Adelaarsvaren als indicator voor eeuwenoud cultuurlandschap in Overijssel? *Varenvaria* 28: 24 – 31.
- Bremer, P., E. Jongejans, G. Oostermeijer & J. Willems (2012). *Planten tellen. Over demografisch onderzoek*. KNNV uitgeverij.
- CBS/IAWM (eindred. T. van der Meij)(2019). *Handleiding voor het Landelijk Meetnet Flora – Milieu- en Natuurkwaliteit*. Den Haag
- Duuren, L. van., T. van der Meij, M. van Veen, P. Bremer & A. van Strien (2007). Monitoring vegetation change in the Netherlands. *Annali de Botanica nuova serie* vol. VII: 175 – 182.
- Falinska, K. (1991). Plant demography in plant succession. *Tasks for Vegetation Science* 26.
- Franco, M. & J. Silvertown (2004). Comparative demography of plants based upon elasticities of vital rates. *Ecology* 85: 531 – 538.
- Garnier, E., A. Fayolle, M-L Navas, C. Damgaard, P. Cruz, D. Hubert, J. Richarte, P. Autran, C. Leurent & C. Violle (2018). Plant demographic and functional responses to management intensification: A long-term study in a Mediterranean rangeland. *Journal of Ecology* 106: 1363 – 1376.
- Gatsuk, L.E., O.V. Smirnova, L.I. Vorontzova, L.B. Zaugolnova & L.A. Zhukova, 1980. Age states of plants of various growth forms: a review. *Journal of Ecology* 68: 675 – 696.
- Harper, J.L. (1973). *Population biology of plants*. Academic Press.
- Jongejans, E. ( 2004). *Life history strategies and biomass allocation. The population dynamics of perennial plants in a regional perspective*. Dissertatie. Wageningen Universiteit.
- Laurenroth, W.K. & P.B. Adler (2008). Demography of perennial grassland plants: survival, life expectancy and life span. *Journal of Ecology* 96: 1023 – 1032.
- Luijten, S., 2019. *Demografische monitoring Kievitsbloem langs de IJssel en het Zwarte water (2016 – 2019)*. Eindrapportage. Stichting Science4Nature.
- Marcante, S., E. Winkler & B. Erschbamer (2009). Population dynamics along a primary succession gradient: do alpine species fit into demographic succession theory? *Annals of Botany* 103: 1129 – 1143.
- Oostermeijer, G. ( 1996). *Population viability of the rare *Gentiana pneumonanthe*: the relative importance of demography, genetics and reproductive biology*. Dissertatie. Universiteit van Amsterdam.
- Page, C.N., 1982. *The Ferns of Britain and Ireland*. Cambridge University Press.
- Sarukhan, J. & J.L. Harper (1973). Studies on plant demography: *Ranunculus repens* L., *Ranunculus bulbosus* L. and *Ranunculus acris* L. I. Population flux and survivorship. *Journal of Ecology* 61: 675 – 716.
- Schaminée, J.H.J., A.H.F. Stortelder & V. Westhoff ( 1995). *De Vegetatie van Nederland 1. Grondslagen, methoden, toepassingen*. Opulus Press, Uppsala/Leiden.
- Schenkeveld, A.J.M. & H.J.P.A.D. Verkaar (1984). *On the ecology of short-lived forbs in chalk grasslands*. Proefschrift Rijksuniversiteit Utrecht.

- Veen, K. van der, P. Bremer & T. van der Meij (2015). Veranderingen in het landelijk gebied. Resultaten van het landelijk vegetatiemetnet (LMFm). Rapport.
- Veen, K. van der & P. Bremer (2020). Veranderingen in de mosvegetatie in de Wieden en Weerribben. De resultaten van twintig jaar onderzoek aan proefvakken in het kader van het landelijk vegetatiemetnet (LMF). Buxbaumiella 119: 1 – 15.
- Willems, J.H. (2002). A founder population of *Orchis simia* in the Netherlands: a 30 year struggle for survival. In: Kindlmann, P., J.H. Willems & D.F. Whigham (eds.). Trends and fluctuations and underlying mechanisms in terrestrial orchid populations. Backhuys, Leiden.
- Willems, J.H.(2006). Herfstschroeforchis. Portret van een laatbloeier. Natuurhistorisch Genootschap Limburg.
- Witte, F. (2021). Gevolgen van de droogte van 2018 voor de vegetatie in natuurgebieden op de Hogere Zandgebieden van Nederland, afgeleid van het Landelijk Meetnet Flora. FWE

Contact gegevens:

Piet Bremer

E-mail: [p.bremer@overijssel.nl](mailto:p.bremer@overijssel.nl)