



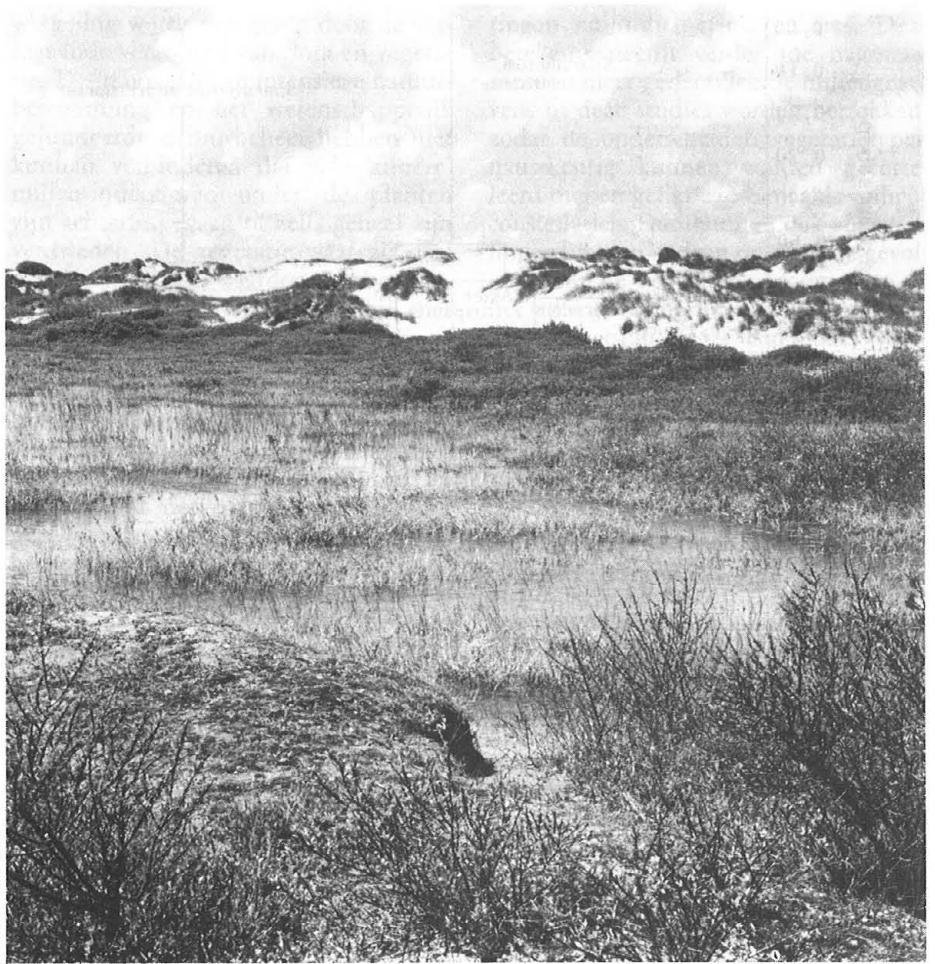
baar, trouw-ontrouw en zo maar door. Nader bekeken blijkt zo'n tweetal echter te zijn opgebouwd uit een relatieve variabele en de absolute nul-waarde van die variabele. Volgens deze zienswijze staat 'donker' voor nul hoeveelheden 'licht', 'constantie' voor 'nul-veranderlijkheid', 'afhankelijk' voor 'nul-onafhankelijk', enz.

Een dergelijke ordening is van het grootste belang wil men twee of meer van dergelijke duo's op de juiste manier aan elkaar koppelen. Hierbij geldt in het algemeen de regel dat een absolute op een absolute moet worden betrokken en een variabele op een variabele. Overeenkomstig dit beginsel horen bijvoorbeeld 'constantie', 'trouw' en 'temporele zekerheid' als drie absolute bij elkaar, evenals hun respectievelijke variabelen 'veranderlijkheid', 'ontrouw' en 'temporele onzekerheid'. Gaat het evenwel om Ruimte-Tijd betrekkingen, dan liggen deze verbanden, zoals de derde grondrelatie al aangeeft, net andersom: 'ruimtelijke gescheidenheid' en dito 'verscheidenheid' (allebei variabelen) sluiten direct aan op 'constantie' (een temporele absolute), evenals 'ruimtelijke zekerheid' (een absolute) op 'temporele onzekerheid' (een variabele).

Het hierboven gestelde kan ons ook behoeden voor een onzuiver taalgebruik door o.a. niet, zoals meestal gebeurt, te spreken van de 'mate van zekerheid', de 'mate van onvervangbaarheid' of de 'graad van trouw', maar van de 'mate van onzekerheid', enz.

Die 'graad van trouw', tenslotte, brengt mij op de volgende anecdote die Westhoff wist te vertellen naar aanleiding van dit soort kwesties. Toen aan een Italiaanse graaf eens de vraag werd gesteld hoe trouw hij aan zijn vrouw was, kon de arme man hierop slechts antwoorden met: "Heel vaak!".

Dr. Chr. G. van Leeuwen
Cor Ruyslaan 34
3584 GD Utrecht.



D. van der Laan

Voorne

E. van der Maarel

Ontwikkelingen in de geobotanie

De geobotanie, die de studie van planten en plantengemeenschappen in hun relatie tot de biosfeer (Westhoff, 1970) maakt verscheidene interessante ontwikkelingen door, die we voor deze bijzondere gelegenheid als volgt samenvatten:

- Methodische ontwikkelingen, vooral het gebruik van computers en van statistische methoden en modellen,
- Thematische ontwikkelingen, met name wat betreft diversiteit, structuur en dynamiek,
- Theoretische ontwikkelingen, vooral ten aanzien van co-existentie van plantensoorten, aanpassings-'strategieën' en het niche-begrip.

Het is uiteraard ondoenlijk al deze ontwikkelingen te behandelen. Laat ons een keuze maken in overeenstemming met het karakter van dit nummer en op grond van wat Westhoff (1979 a) zelf schreef in zijn overzichtsartikel 'Plantensociologie in Nederland: geschiedenis, huidige stand, toekomst', en wel in een hoofdstuk over toekomstige ontwikkelingen: 'Wellicht het meest belangrijke nut van de vegetatiekunde is de toepassing in het natuurbeheer.' In dit verband worden dan 11 ontwikkelingen aangegeven. Daarvan acht ik vooral de volgende van betekenis, ook gezien het natuurbeheersperspectief dat we zullen



ook biochemische) kenmerken van de planten die een bepaald vegetatietype vormen. Textuurkenmerken worden doorgaans indirect bepaald, dat wil zeggen afgeleid van de soortensamenstelling die men eerst vaststelt. Daarbij worden de soorten verdeeld over de verschillende categorieën die voor elk kenmerk worden onderscheiden (bijvoorbeeld bladgrootte) en wordt vervolgens een spectrum uitgerekend. Het meest bekende spectrum is wel het levensvormenspectrum.

Onder structuur verstaan we de rangschikking van planten en hun organen in ruimte en tijd. Gelaagdheid is een typisch structuurkenmerk. Structuurkenmerken worden eveneens meestal via de soorteninventarisatie bepaald. De betekenis van klassificatiesystemen op basis van textuur en structuur, ofwel combinaties van beide (het levensvormensysteem is in feite zo'n combinatie!) is dat zij kunnen wijzen op andere belangrijke milieufactoren dan degene die via de floristische analyse worden ingeschakeld, en voorts dat zij geldigheid hebben tot over de grenzen van de plantengeografische regio waarin men zich bevindt.

Het in Nijmegen opgezette structuuronderzoek, zowel indirect als direct, dat wil zeggen via metingen in het veld, speelt zich nu verder af in Utrecht (Werger, 1980, Fliervoet, 1984). De studie van Werger & Sprangers (1982) waarin een floristische met een structurele classificatie wordt vergeleken kan als verder uitgangspunt voor een meer geïntegreerde vegetatietypering dienen.

Interessante ontwikkelingen die eveneens bij deze integratie kunnen worden betrokken zijn afkomstig van twee andere gasten van de oude afdeling Geobotanie. E. Feoli (zie Feoli & Scimone, 1984) heeft aangegeven hoe vegetatiekenmerken in een hiërarchische samenhang kunnen worden betrokken waarbij op ieder niveau kan worden geclassificeerd. Een voor de hand liggende serie: levensvorm » groeivorm » soort wordt verder uitgewerkt, onder meer op het punt van diversiteit (zie onder). G. Bouxin (zie Bouxin & Le Boulengé, 1983) is op het idee gekomen patronen van horizontale uitbreiding te meten aan kensoorten respectievelijk begeleidende soorten van een plantengemeenschap en vond dat ken- en differentiërende soorten vaak duidelijke patronen vertoonden, dat wil zeggen dat hun individuen en uitlopers groepen vormen, terwijl de begeleidende soorten vaak 'lukraak' door de vegetatie verspreid zijn. Naast het structuuronderzoek komt een tweede aspect naar voren wat betreft een moderne vegetatietypering. Deze ont-

wikkeling wordt ingegeven door de verregaande verarming van flora en vegetatie. De in ons land zo intensieve natuurbescherming en het wetenschappelijk gefundeerde natuurbeheer hebben niet kunnen verhinderen dat vele 'fijnere' milieu-indicatoren onder de planten zijn achteruitgegaan of zelfs geheel zijn verdwenen. De vegetatie waar zij deel van uitmaakten is daardoor sterk veranderd en niet meer zo gemakkelijk met behulp van karakteristieke soorten en soortencombinaties te typeren. Dit heeft de Tsjechen Kopecky en Hejny ertoe gebracht nieuwe basiseenheden naast de associatie te onderscheiden, die voor zover mogelijk bij een hogere eenheid in het systeem der plantengemeenschappen worden ondergebracht, maar die kensoorten op het associatieniveau missen. De dissertaties van Strijbosch (1976) en Sykora (1983) geven voorbeelden van deze ontwikkeling die juist in Nederland navolging heeft gekregen.

De praktische betekenis van een objectieve en gedetailleerde vegetatieclassificatie is evident en blijkt ook uit de grote aandacht die eraan wordt besteed in provinciale en regionale milieukarte-

ringen en milieu-effekt studies. Deze betekenis neemt verder toe naarmate meer en meer gedetailleerde milieugegevens in deze studies worden betrokken, zodat de onderscheiden vegetatietypen nauwkeurig kunnen worden gecorreleerd met en geïkt aan bepaalde milieconstellaties. Dan kunnen ook voorspellingen worden gedaan omtrent de gevolgen voor de vegetatie van ingrepen in het milieu, bijvoorbeeld wijziging in de grondwaterstand. Als een enkel voorbeeld zij genoemd de studie naar de relatie grondwater-vegetatie in westelijk Brabant waar de Nijmegenaren Gremmen en Reijnen bij waren betrokken (zie Reijnen & Wiertz, 1984).

Vegetatiedynamiek

Het door Westhoff herhaaldelijk beklemtoonde en door hem al vroeg ingezette onderzoek aan permanente kwadraten waar de vegetatie van jaar tot jaar wordt gevolgd, kan worden beschouwd als de meest basale vorm van vegetatiedynamisch onderzoek. (Zie de bijdrage van Londo voor voorbeelden en literatuurverwijzingen en in het bijzonder Westhoff's inaugurale rede 'Verande-

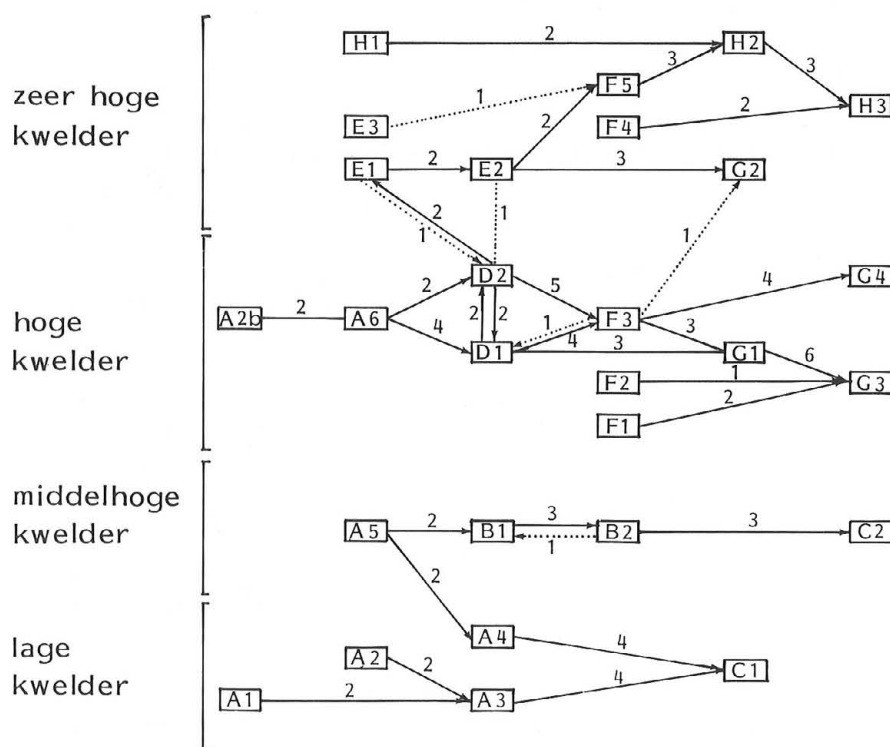


Fig. 2. Successie van kweldervegetatie op de Boschplaat, Terschelling, afgeleid van een numerieke klassifikatie van opnamen van 38 permanente kwadraten tussen 1953 en 1980. Duidelijk blijkt dat de successie in de verschillende zones op een eigen wijze verloopt en dat de zones niet of nauwelijks in elkaar overgaan. Op de lage kwelder verschuift de vegetatie van *Salicornietum* (A-1) naar een gemeenschap van *Limonium vulgare* en *Halimione portulacoides* (C-1); op de middelhoge kwelder van *Puccinellietum maritima* (A-5) naar *Portulacietum* (C-2); op de hoge kwelder van *Puccinellietum* met *Halimione pedunculata* (A-2b) naar gemeenschappen met *Triglochin maritima* (G-3) en *Juncus maritimus* (G-4); en op de zeer hoge kwelder van *Saginetum maritima* (E) naar vegetaties met *Elytrigia pungens* (H-2, 3). (Vegetatio 61 (1-3) 1985).

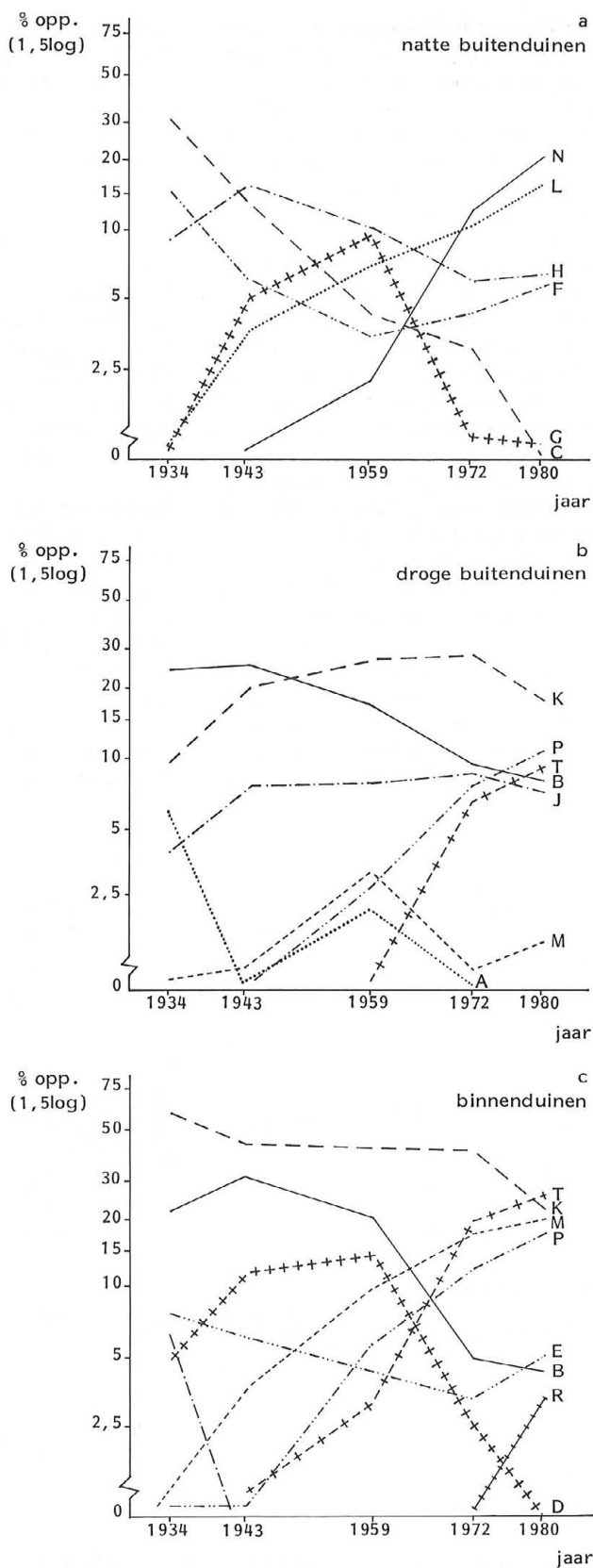


Fig. 3. Veranderingen in het oppervlakteaandeel van de vegetatieformaties in de duinen van Oostvoorne tussen 1934 en 1980. a) Natte buitenduinen; b) Droge buitenduinen; c) Binnenduinen. B. Stuifduinvegetatie; C. Pioniervegatie van de achterduinse strandvlakten; D. Duingrasland; E. Laag duinmoeras; F. Duinmoeras; G. Riet- en Biezenvegetatie; H. Kruiwilgdwergstruweel; J. Duindoorn-kruiwilgstruweel; K. Duindoornstruweel; L. Wilgenbos; M. Hoog struweel; N. Elzenbos; P. Berkenbos; R. Eikenbos; T. Aanplant. (Vegetatio 58 (3) 1985)

ring en duur', 1969 a). Vooral als zulk onderzoek zich over langere tijd uitgestrekt en er een net van permanente kwadraten bij betrokken is, dat de lokale ruimtelijke variatie goed vertegenwoordigt, kunnen de resultaten verbluffend zijn en ontwikkelingslijnen te zien geven die niet of slechts vaag werden vermoed. Het zal duidelijk zijn dat de voorstanders van het gebruik van numerieke methoden dergelijke omvangrijke ruimtetijd series van waarnemingen eveneens met classificatie en ordinatie te lijf willen gaan en Westhoff heeft die ontwikkeling gaarne gesteund, zoals blijkt uit een studie van Roozen & Westhoff (1985) waarin de vegetatieontwikkeling op een deel van de Boschplaat wordt verhelderd met numerieke methoden (fig. 2). Er blijkt onder meer uit dat successie niet altijd een opschuiving in de zonering betekent, zoals veelal wordt aangenomen.

De toepassing van computermethoden bij de bewerking van successiegegevens en de scheiding van ruimtelijke patronen en temporele processen neemt hand over hand toe en vertegenwoordigers van uiteenlopende scholen in de vegetatiekunde, en daaronder die van de Braun-Blanquet benadering, hebben elkaar gevonden in opzet en uitwerking van dergelijk onderzoek. (Men zie bijvoorbeeld de twee bundels over successie die in Junk's serie *Advances in Vegetation Science* zijn verschenen: Van der Maarel, 1980a, en Poissonet et al, 1981).

Een recent geraffineerd voorbeeld betreft primaire successie in relatie tot de isostatische stijging van de kust van delen van de Botnische Golf, bestudeerd door de oecologen W. Cramer en H. Hytteborn uit Uppsala. Met behulp van een nieuwe analysemethode van C. ter Braak konden floristische verschuivingen in de oevervegetatie worden ontleed in een fluktuatiecomponent en een successiecomponent, waarbij het tempo van de successie gelijk was aan het tempo van de niveaustijging! (Zowel deze nieuwe methode als de toepassing ervan worden beschreven in een binnenkort te verschijnen bundel over theorie en modellen in de vegetatiekunde, Prentice & Van der Maarel, 1987.)

In beide voorbeelden wordt de vegetatiedynamiek betrokken op de ruimtelijke variatie. Hier hebben we ten voeten uit wat we sinds de klassieke publicatie van A. S. Watt 'patroon en proces' noemen. Het bestuderen en begrijpen van vegetatie en milieu in termen van patroon en proces hebben we vooral te danken aan Chr. G. van Leeuwen (ik noem hier slechts zijn fundamentele artikel uit 1966). Een van de ijverigste en meest welbespraakte stimulators van deze relatie-theoretische benadering is



vanaf het begin Westhoff geweest! In dit verband is het aardig om te vermelden dat Van Leeuwen vanaf het begin bij het hier aangehaalde onderzoek op de Boschplaat betrokken was! Eén klassieke patroon- en proces-studie die onder leiding van Westhoff tot stand is gekomen, wil ik hier met name noemen, en wel de dissertatie van Londo (1971).

Een variant op de analyse van permanente kwadraten is de systematische vergelijking van vegetatiekarteringen. Een voorbeeld uit eigen kring betreft de duinen van Oostvoorne. Deze werden in 1959 gedetailleerd in kaart gebracht (Van der Maarel & Westhoff, 1964). In 1980 is deze kartering herhaald door de Nijmeegse studenten Boot, Van Dorp en Rijntjes. Bovendien zijn luchtfoto's uit de jaren 1934, 1943 en 1972 zo nauwkeurig mogelijk vegetatiekundig vertolkt, door gebruik te maken van de bij de karteringen opgedane ervaringen. Een twintigtal zogenaamde formaties, overkoepelende structuurtypen, werden onderscheiden, veelal op basis van de dominantie van struiken als Duindoorn (*Hippophae rhamnoides*) en Eenstijlige meidoorn (*Crataegus monogyna*) en bomen als Ruwe berk (*Betula pendula*) en Zomereik (*Quercus Zobur*). Fig. 3 geeft een van de resultaten weer en wel het verloop van de formaties over vijftig jaar (uit Van Dorp et al., 1985, zie ook Boot & Van Dorp, 1985). We zien hoe de formaties komen en gaan, hoe de pionierformaties een voor een een top bereiken en daarna weer afnemen, en hoe thans de hoge struwelen en straks de bossen in het duinlandschap domineren. Bij een ongestoorde ontwikkeling is de toekomst van dit duinlandschap wel duidelijk: een boslandschap. Of het beheer en de zoekers dat op prijs stellen is een andere zaak. In de publikatie van Boot en Van Dorp en ook in een binnenkort verschijnend artikel in het blad van de Stichting Het Zuid-Hollands Landschap (Van der Maarel, 1986) wordt nader ingegaan op het spanningsveld waar het duinbeheer mee wordt gekonfronteerd: enerzijds 'niets doen', hetgeen leidt tot ongestoorde successie en meer natuurlijkheid, maar stellig tevens tot minder variatie, en anderzijds 'alles regelen', hetgeen de natuurlijkheid doet afnemen maar de variatie bevordert!

Een volgende stap in het vegetatiedynamisch onderzoek is de studie van afzonderlijke populaties. Deze tak van onderzoek is vooral, ook in Nederland, tot bloei gekomen waar het kortlevende soorten betreft. In de Nijmeegse dissertaties van Blom (1979) en Van Groenendaal (1985) zijn resultaten te vinden van zulk onderzoek. Ook aan de universiteiten van Amsterdam (VU), Leiden, Gro-

ningen en Utrecht wordt zulk onderzoek bedreven. Vooral het Utrechtse onderzoek, bijvoorbeeld aan kortlevende soorten van het Limburgse kalkgrasland (Schenkeveld & Verkaar, 1984) sluit goed aan bij het klassieke geobotanische onderzoek. Maar daarover meer in de volgende paragraaf!

Onderzoek aan lang levende soorten is uiteraard veel moeilijker omdat men niet zo gemakkelijk afzonderlijke individuen gedurende tientallen of zelfs honderden jaren kan volgen! Toch zijn het juist deze soorten die ons in het kader van successieonderzoek het meest interesseren. Nu kunnen we aan bomen en struiken, althans in de gematigde streken leeftijdsonderzoek doen, vooral door het tellen van jaarringen. Leids en Nijmeegs onderzoek heeft juist in de duinen waar we al veel weten over de successie, tot aardige resultaten geleid. Om weer één voorbeeld te noemen: de Nijmegenaren De Cock en De Wildt hebben de leeftijd bepaald van 1500 bomen en struiken behorende tot 12 soorten aangetroffen in twee transekten in de duinen van Oostvoorne, fig. 4 (uit Van der Maarel et al., 1985) laat zien hoe de leeftijdsopbouw van twee verwante hoge struiken. Eenstijlige meidoorn en Wegedoorn (*Rhamnus catharticus*) verschilt in de hoge struwelen waarvan zij deel uitmaken. De uit de herkartering van de duinen voor Oostvoorne al naar voren gekomen opvolging van Meidoornstruweel door Wegedoornstruweel in bepaalde terreingedeelten kan nu worden bevestigd door de geconstateerde 'trend' dat Wegedoorn later in de

struweelsuccessie optreedt en in bepaalde gemengde struwelen waar de soorten gemengd voorkomen de Wegedoorn langzaam de dominantie van Meidoorn overneemt.

Naarmate het concrete onderzoek aan permanente kwadraten zich over langere perioden uitstrekt worden de resultaten uiteraard steeds belangrijker. Er is echter een beperking in de vorm van het wel graag willen maar niet op korte termijn kunnen voorspellen van toekomstige vegetatieontwikkelingen. Gelukkig schiet hier een wederom nieuwe tak van oecologisch onderzoek te hulp, de modelbouw. Voor ons zijn thans vooral twee typen van dynamische modellen interessant. Het eerste type voorspelt de toekomstige ontwikkeling van de vegetatie op een bepaalde plaats en is doorgaans gebaseerd op een zogenaamde transitie-matrix. Op grond van onderzoek aan permanente kwadraten of vergelijking van karteringen wordt de waarschijnlijkheid aangegeven voor elk aangetroffen vegetatietype om over te gaan in een ander (of zich zelf te blijven). Zo'n matrix berust op een bewerking zoals weergegeven in Fig. 2. Door de transitiewaarschijnlijkheden te extrapoleren kan men voorspellen hoe de vegetatiesamenstelling in de toekomst zal verlopen. Er zitten nogal wat haken en ogen aan deze benadering. Zo zijn de overgangswaarschijnlijkheden niet konstant in de tijd en ook kunnen geheel nieuwe typen ontstaan, die uiteraard niet in de transitie-matrix voorkomen.

Een tweede type van modellen voorspelt de ontwikkeling van afzonder-

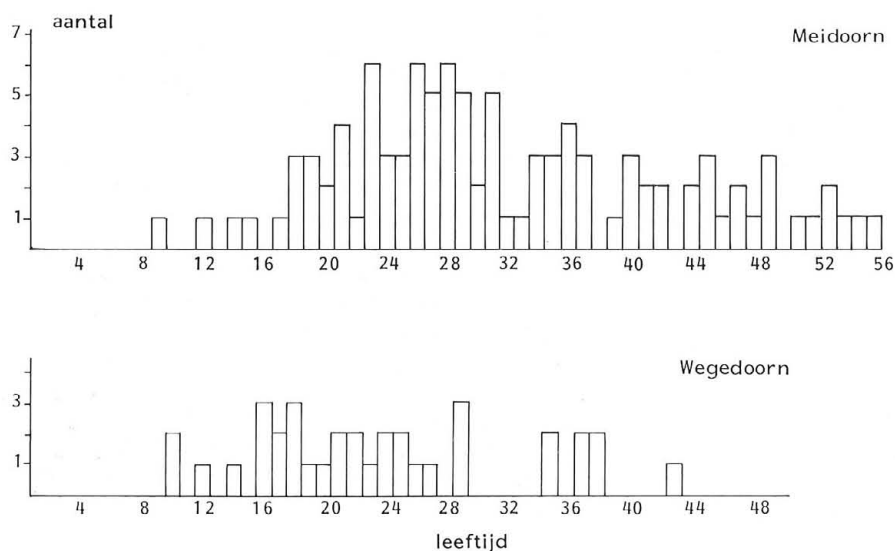


Fig. 4. Leeftijdsopbouw van Meidoorn en Wegedoorn in de Meidoornstruwelen van de middenduinen bij Oostvoorne. De oudste Meidoorns hier zijn omstreeks 50 jaar, de top ligt bij 20-30 jaar; de oudste Wegedoorns zijn 35-40 jaar, de top ligt bij 15-20 jaar. De geringe vertegenwoordiging van de periode 1970-1980 wordt geweten aan de droge zomers in het begin van de jaren zeventig. (Vegetatio 61, 1985)



J. van de Kam

Boschplaat, Terschelling

lijke plantesoorten en daarmee vooral de zogenaamde inwendige dynamiek van een plantengemeenschap, op grond van de groeikarakteristiek van elke soort, inclusief kiemings- en vestigingsvoorwaarden, en de interacties met andere soorten. Een voorbeeld van een dergelijke benadering ontleen ik aan een studie van het oerwoud Fiby bij Uppsala door Prentice en de Nijmegenaar R. Lee-mans. In een groot deel van dit bos is een regeneratiesuccessie gaande nadat in . . . 1795 een orkaan in dit bos had huisgehouden. De twee belangrijkste boomsoorten zijn Grove den (*Pinus sylvestris*) en Spar (*Picea*) en het model voorspelt hoe de beide soorten zich ontwikkelen in relatie tot de vestigingsmogelijkheden in de open plekken ('gaps') in het bos en de beschaduwing. (Deze studie zal verschijnen in de al genoemde bundel over theorie en modellen in de vegetatiekunde.)

Een voorbeeld van een 'tussenmodel' is dat van Van Tongeren & Prentice (1986), waarmee de ontwikkeling van drie heidesoorten, *Calluna*, *Erica* en *Empetrum* in een Drentse hei na een brand wordt gestimuleerd. Hier zijn de soorten tegelijk vegetatietypen, of althans onderdelen van een vegetatiemozaïek. Voor verdere voorbeelden en meer fundamentele beschouwingen over succesie modellen wordt naar genoemde bundel verwezen.

Al met al mogen we verwachten dat vegetatiedynamisch onderzoek zowel met behulp van numerieke bewerkings-

methoden als van simulatiemodellen een centrale plaats in het toekomstig geobotanisch onderzoek zal innemen.

Vegetatiediversiteit

Onder deze niet geheel bevredigende maar wel pakkende noemer wil ik enige ontwikkelingen belichten die met diversiteit, dat wil zeggen, variatie binnen de plantengemeenschap samenhangen en die met aanpassingen te maken hebben, aanpassingen van soorten aan bepaalde waarden van milieufactoren (vooral extreme waarden), aan fluktuaties van milieufactoren en aan andere soorten. Dit hele veld van onderzoek wordt bestreken door het veel geciteerde boek van Grime (1979). Daarin staat het begrip strategie centraal. Strategie is eigenlijk niets anders dan een wijze van aanpassen aan het milieu, een thema dat Westhoff al sinds zijn dissertatieonderzoek heeft beziggehouden en waarvoor hij het nu al ruim 100 jaar oude begrip epharmonie preferreert (zie Van der Maarel, 1980b). Westhoff's eigen betekenis in het onderzoek van de relatie soort-omgeving (zowel de abiotische als de biotische) ligt vooral in het nauwkeurig aangeven van de plantensociologische positie (ook wel genoemd amplitude) van een bepaalde plantensoort door het spectrum van plantengemeenschappen waarin de soort voorkomt aan te geven. Daarmee kan indirect maar op een hoog integratieniveau, het milieu van een soort worden gekarakteriseerd. De meeste oudere studies van soorten, zoals *Scheuchzeria* en

Carex buxbaumii worden aangehaald in Westhoff (1979). Een voorbeeld uit de Nijmeegse tijd is de studie van de Engelse alant, *Inula britannica* (Kneepkens & Verhoeven, 1975).

Hoewel in zulke studies meestal ook directe milieumetingen werden opgenomen bleef het resultaat toch tamelijk globaal, zoals we nu kunnen constateren op basis van enkele boeiende nieuwe ontwikkelingen! Deze hebben eigenlijk alle te maken met kleinschalige patronen en processen waarbij de populatie van een soort betrokken is. Was het klassieke onderzoek gericht op de habitat, de nieuwe benaderingen richten zich op de niche van een soort (Van Dobben, 1974, Grubb, 1977).

Een eerste ontwikkeling geldt de studie van micropatronen van bepaalde milieufactoren en hun betekenis voor de kieming van soorten. Dit geldt vooral kortlevende soorten van duinen en kwelders en het is vooral de groep van W. Ernst aan de V.U. in Amsterdam, die ons inzicht in hoe soorten op microverschillen reageren, heeft vergroot. Veel daarvan is samengevat in enkele artikelen in de bundel 'Ecology of coastal vegetation' (Beeftink et al., 1985). Een Nijmeegse bijdrage is het onderzoek aan enkele eenjarigen van het *Tortulophleetum* uit de duinen door Janssen (1974).

Een tweede ontwikkeling geldt de interactie tussen soorten, of eigenlijk de mechanismen die er toe leiden dat soorten directe interactie kunnen vermijden! Konkurrentie om water, bepaalde nutriënten en licht leidt tot het overheersen van slechts weinige soorten, maar kan worden voorkómen door bijvoorbeeld op verschillende diepten te wortelen, in verschillende perioden van het groeiseizoen een optimale ontwikkeling te bereiken, of door op verschillende tijdstippen te kiemen. Het Wageningse proefschrift van de Nijmegenaar Braakhekke (1980) geeft een uitstekend overzicht van de verschillende mogelijkheden. Tilman (1982) heeft de konkurrentietheorie verder ontwikkeld en geponeerd dat soorten zich eveneens kunnen differentiëren door zich te specialiseren op verschillende ratio's tussen belangrijke nutriënten, aangenomen dat zulke ratio's ook werkelijk variëren in het mikromilieupatroon.

Een derde ontwikkeling is de studie van milieudynamiek op zeer korte termijn. Er treden voortdurend kleine catastrofes op, zoals lokale uitdrijving, vraat, tred, waardoor individuen dood

gaan en er een plaatsje (een 'regeneratieniche' volgens Grubb) vrijkomt. Daar kan een zaad of uitloper van dezelfde soort, of van een andere soort het opnieuw proberen. Als dit maar vaak genoeg gebeurt geraken soorten die op elkaars lip groeien nooit in een evenwichtstoestand waarbij concurrentie kan gaan optreden. Onderzoek naar het optreden van 'gaps' en de manier waarop die worden gekoloniseerd wordt vooral in kalkgraslanden uitgevoerd, in Nederland vooral vanuit Utrecht (zie bijvoorbeeld Van Tooren et al., 1984).

De wijze waarop plantesoorten mikropatronen en mikroprocessen in het milieu uitbuiten is bepalend voor de diversiteit van een plantengemeenschap. Zowel het aantal soorten op een bepaalde oppervlakte als de verdeling van de biomassa over de soorten zijn aspecten van diversiteit die door deze processen worden beïnvloed. Kortgeleden is een gezamenlijk project van onderzoekers uit Utrecht en Uppsala (en ook uit de Verenigde Staten, o.l.v. R. K. Peet) van start gegaan, waarbij de verschillende theorieën ter verklaring van diversiteit worden getoetst in uiteenlopende typen grasland. Onder meer worden bemestingsproeven op identieke wijze uitgevoerd en soortstellingen gedaan op uiteenlopende oppervlakken.

Het zal duidelijk zijn dat zulk toegespitst onderzoek van de vegetatiediversiteit niet alleen van theoretisch belang is, maar ook van direkt praktisch nut. De resultaten kunnen namelijk onmiddellijk worden toegepast in het beheer van de betrokken vegetatietypen, hetgeen zowel aktueel is voor het Utrechtse objekt, het kalkgrasland van Zuid-Limburg, als voor het Uppsala-objekt, het grasland op de Alvar, het kalkplateau van het eiland Öland.

Slot

Het hier gepresenteerde overzicht van nieuwe ontwikkelingen in de geobotanie is in zoverre eenzijdig dat voornamelijk onderzoek en gedachtegangen naar voren zijn gekomen die rechtstreeks uit de geobotanie volgens Westhoff en zijn leerlingen stammen. Dit geldt in het bijzonder de literatuuropgave (verwerkt in de algemene literatuurlijst). Aan de andere kant kon deze bijdrage daardoor een hommage worden aan Victor Westhoff, Nederlands grootmeester in de geobotanie!

Dr. E. van der Maarel
Institute of Ecological Botany
University of Uppsala
Box 559
S-75122 Uppsala 1
Zweden

De Spin

*Zij is een sexe-kannibaal,
al is het ook op micro-schaal,
die 't manvolk totterdood belaagt
wanneer de paring is geslaagd.*

*Ze vreet haar vriend van kop tot poten,
nadat de wellust is genoten.
Doch is de stumper omgebracht,
dan keert hij weer in 't nageslacht.*

Victor Westhoff

De bodemkenner

Voor Max Felix

*Zijn liefde richt zicht tot de opperhuid
van Moeder Aarde, die zij heeft verworven
door het gewroet van wezens, aangeduid
— summier — als biosfeer, veelal gestorven.*

*Hij boort in haar, hij onderzoekt een kluit,
en als hij haar veelvuldig heeft gekorven,
vindt hij tenslotte, als een magere buit,
't causaal proces waardoor zij is bedorven.*

*Grondwatertrappen heeft hij in zijn macht;
hij weet hoe al haar horizonten heten,
ervaart haar zavel als fluwelig zacht.*

*Hij schrijft een boek, en nog een, en verwacht
dat zijn verhaal wel snel zal zijn vergeten;
zoveel is immers eerder al bedacht.*

Victor Westhoff