De Levende Natuur 88 (1):7-11 (1987)



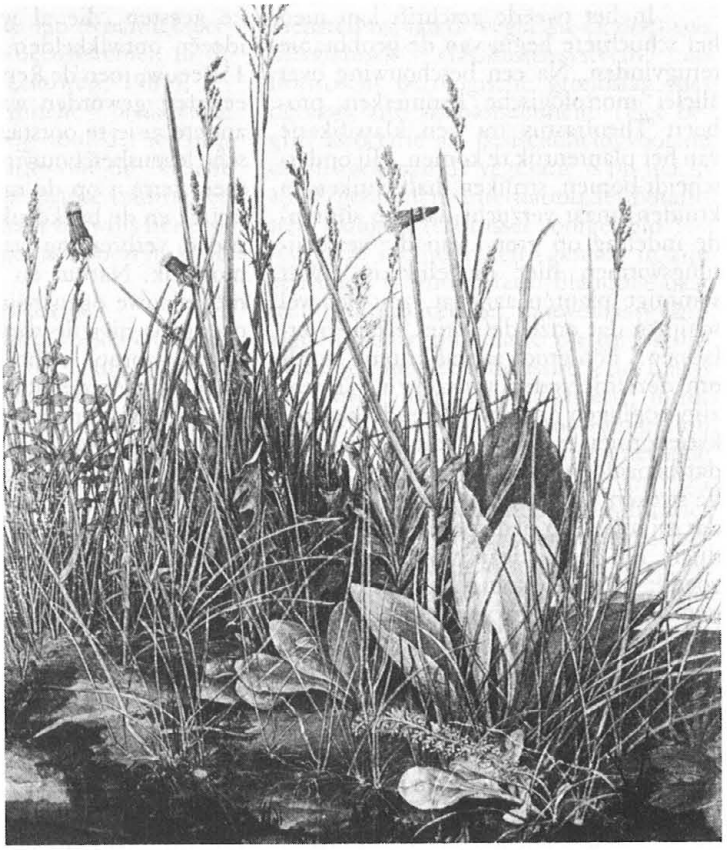
## Tot besluit

De publicaties van Westhoff overziende is er eigenlijk geen gebied van de vegetatiekunde waarmee hij zich niet heeft bezig gehouden. De numerieke verwerkingsmethoden met behulp van computers blijft hier buiten beschouwing; eigenlijk is dat meer als een aparte hulpwetenschap te beschouwen dan als pure vegetatiekunde. Zo zijn er o.a. publicaties van Westhoff over de structuur van plantengemeenschappen als diagnostische kenmerk (Westhoff, 1967 a, 1968 a), de terminologie (Westhoff, 1950, 1968 a) en de faenologie (1946, 1949 a). Zijn veelzijdigheid blijkt ook uit zijn veel geciteerde proefschrift (Westhoff, 1947 a) waarin allerlei aspecten van de vegetatie aan de orde komen. Het is jammer dat alleen de Engelse samenvatting in druk verschenen is en niet de veel uitgebreidere Nederlandse versie (Westhoff, 1947 b). Deze dreigde zelfs te verdwijnen wegens de zeer kleine oplage waarvan herhaaldelijk delen werden uitgeleend. Gelukkig liggen sinds enige tijd fotocopieën hiervan in diverse bibliotheken.

Last but not least moeten zijn algemene werken over de vegetatiekunde genoemd worden. Zijn samen met Meltzer geschreven 'Inleiding tot de plantensociologie' uit 1944 was niet alleen voor de auteur maar ook voor vele anderen een belangrijke stimulans om zich in de vegetatiekunde te verdiepen. Zijn publicatie uit 1965, 'Plantengemeenschappen' is als een soort beknopte vervanging van voornoemd boek te beschouwen. Westhoff heeft de gave om op enthousiaste wijze en in een stilistisch fraaie taal zaken helder uiteen te zetten. Mede daarom en ook omdat vele artikelen (o.a. vroege stukken) nog steeds actueel zijn is het te hopen dat er eens een bloemlezing van zijn werk zal verschijnen.

Degenen die het voorrecht hebben gehad met hem in het veld te verkeren zullen goede herinneringen hebben bewaard aan de wijze waarop hij anderen voor de vegetatiekunde enthousiast wist te maken. Wellicht schuilt daarin wel zijn grootste betekenis en heeft Westhoff daarom zoveel school gemaakt en is hij de man van het 'Plantensociologisch reveil' in Nederland.

Dr. G. Londo
RIN
Postbus 46
3956 ZR Leersum



Rasenstücken, 1503, Albrecht Dürer, waterverf en gouache op papier Graphische Sammlung Albertina, Wenen

# Geschiedenis van de geobotanie

C. M. P. Sykora & K. V. Sykora

In onderstaand artikel wordt in grote — en dus grove — lijnen de ontwikkeling geschetst van de vegetatiekunde, de wetenschap die Victor Westhoff niet alleen zelf met zeer veel liefde en kundigheid beoefende, maar waarin hij ook talrijke leerlingen inwijdde.

Uit praktische overwegingen en gezien de aard van het artikel hebben de auteurs de vrijheid genomen, alleen de geraadpleegde overzichtswerken in de literatuurlijst op te nemen (waaronder Van der Maarel, 1975; Schmithüsen, 1957, 1979/1980; Westhoff, 1979 a; Whittaker, 1973 en De Wit, 1982).

Vandaar dat niet alle in de tekst genoemde referenties in de verzamelde literatuurlijst te vinden zijn. Een uitzondering is gemaakt voor publikaties die vanwege hun recente karakter in deze overzichtswerken ontbreken. Vanwege hun wetenschappelijke en historische betekenis zijn genoemde referenties echter toch in het artikel gehandhaafd. De lezer kan deze vinden in de literatuuropgaven in genoemde overzichtswerken.

Van Theofrastus of Tyrtamos, zoals zijn echte naam luidde: (371-287 v. Chr.) zijn twee botanische werken bewaard gebleven: Peri fytoon aitioon (over de levensverrichtingen van planten) en Peri fytoon historias (Botanische studies). Het eerste behandelt onder meer de ontwikkeling van planten uit zaden, de invloed van water, temperatuur en bodem op hun groei, en de praktische problemen van de gewasteelt.

De Levende Natuur 88 (1):7-11 (1987)



In het tweede geschrift kan men het schuchtere begin van de geobotanie terugvinden. Na een beschouwing over allelei morfologische kenmerken probeert Theofrastus tot een klassifikatie van het plantenrijk te komen. Hij onderscheidt bomen, struiken, halfstruiken en kruiden, maar verzucht dat een sluitende indeling op grond van die verschijningsvormen niet mogelijk is: 'Wat sommige planten aangaat, zou het wel schijnen dat onze definities elkaar overlappen.' Een groot aantal kriteria wordt om dezelfde reden verworpen. Tijdens zijn pogingen om bevredigende klassifikatienormen te vinden, valt het hem op dat bepaalde plantengroepen in bepaalde streken voorkomen en elders niet, of dat zij alleen in een speciaal milieu gedijen. Hij meldt deze bevindingen uitvoerig: '... want sommige planten kunnen alleen maar in water leven, en op hun beurt zijn deze van elkaar te onderscheiden door hun voorkeur voor verschillende vormen van een nat milieu. Zo zijn er die in moerassen groeien, andere in meren, andere in rivieren en weer andere in zee, kleine in onze zee en grotere in de Rode Zee.'
De kennis die Theofrastus aan de hand van eigen waarnemingen opdeed, vulde hij aan met gegevens van natuuronderzoekers die in het kielzog van Alexander de Grote's legers verre streken bezochten en hun bevindingen rapporteerden. Op zulke gegevens is bijvoorbeeld het bekende, botanisch volkomen juiste verhaal over de groeiwijze van de Indische vijg *(Ficus bengalensis)* gebaseerd. Ook beschreef Theofrastus mangrove; hij kende het begrip woestijn en wist dat plantengroei mèt de hoogte boven zeeniveau verandert, op grond van informatie uit het westelijke Himalaygebied.

Na het onbevooroordeelde kijken en de kritische, strikt wetenschappelijke benadering van Theofrastus, volgde een lange periode waarin vrijwel uitsluitend utilitair over planten en dieren werd gedacht. Ook door Plinius (23-79 n. Chr.) die een 37-delig standaardwerk wijdde aan deze 'menigte nuttige schepsels'. Gedurende de hele Middeleeuwen figureren plant en dier zowel in de islamitische als in de christelijke wereld als eetwaar, geneesmiddel of curiositeit. Het dagelijks leven werd bepaald door respectievelijk koran en bijbel, niet de meest gelukkige uitgangssituatie voor creatief denken en een kritische wetenschapsbeoefening. Van biologie als autonome wetenschap is geen sprake. Het oosterse 'natuurdenken', waarin onder meer de Chinese schilderkunst en de Japanse haiku-traditie wortelen, dringt niet tot het westen door.

Afgezien van enkele onafhankelijke geesten, die al wat eerder nieuwe ideeën ontwikkelden, begon pas in de 15e eeuw, toen de Renaissance in Europa een feit geworden was, geleidelijk een andere visie te ontstaan. De humanistische levensbeschouwing veroverde steeds meer terrein op de middeleeuwse scholastiek en de boekdrukkunst maakte een snelle verbreiding van nieuwe ideeën mogelijk. Natuur en landschap werden met nieuwe ogen bekeken; daarbij liep overigens niet de wetenschap, maar de kunst voorop. Albrecht Dürer (1471-1528) schilderde 'Rasenstücken' en gaf daarmee al een visuele karakterisering van iets dat pas drie eeuwen later een wetenschappelijk begrip zou worden: een plantengemeenschap.

De handels- en ontdekkingsreizen in de 16e en 17e eeuw brachten een groot aantal exotische plantesoorten naar Europa en bestudering daarvan leidde tot talrijke flora's van overzeese gebieden. Sommige botanici gingen verder dan het beschrijven van de afzonderlijke soorten en het aanleggen van herbaria. In de Japanse flora van de Berlijnse arts Christian Mentzel (1622-1701) komt voor het eerst de formulering 'geografie van de planten' voor. Ook Linnaeus (1707-1778), Buffon (1707-1788), Haller (1708-1777) en Spoulavie (alias Jean Louis Giraud, 1752-1830) gaven, zoals von Humboldt benadrukte, belangrijke aanzetten tot de plantengeografie. Tot aan het einde van de 18e eeuw ontbrak echter een algemeen kader waarin waarnemingen van plantengeografische of geobotanische aard konden worden ingepast. Pas de ontwikkeling van de evolutiegedachte en de formulering van fundamentele begrippen als oecologie (Haeckel, 1869), biocoenose en oecosysteem maakten het mogelijk dat de biogeografie — opgesplitst in planten- en diergeografie — een zelfstandige wetenschap werd.

## Classificatie

Evenals de taxonomie het uitgangspunt vormt voor de overige idio-biologische wetenschappen, vormt de syntaxonomie de basis van de vegetatiekunde of fytocoenologie. Een oudere term voor vegetatiekunde is plantensociologie. In Midden-Europa gebruikt men dikwijls de aanduiding geobotanie, die een wat ruimere betekenis heeft. Behalve de plantensociologie valt ook de plantenoecologie (zowel de syn- als de autoecologie) daaronder. Aangezien het Anglo-Amerikaanse 'ecology' zo ongeveer alles betekent wat niet onder te brengen is bij taxonomie, fysiologie of morfologie, wordt in de meeste engelstalige handboeken 'vegetation ecology' gebruikt. 'Vegetation' geeft aan dat het niet om autoecologie gaat maar om synoecologie, en 'ecology' impliceert dat de meeste nadruk niet (meer) ligt op de syntaxonomie, maar op het onderzoek naar het specifieke milieu van de plantengemeenschappen en de interakties tussen soorten. Verder staat 'vegetation ecology' voor het onderzoek naar de verandering van de gemeenschap in ruimte en tijd, met andere woorden de geografische variatie en de successie.
De nomenclatuurkwestie vormt een hoofdstuk apart. Er bestaat waarschijnlijk geen terrein binnen de biologie waarop zo'n Babylonische spraakverwarring heerst. Wie Victor Westhoff kent, weet dat hij bijzonder veel waarde hecht aan een juist gebruik van termen en het vermijden van begripsvervaging.

De klassieke plantengeografen gingen bij hun pogingen om de vegetatie te classificeren, uit van de zichtbare struktuur van het plantendek, de fysiognomie. Deze wordt bepaald door groeivormen (Von Humboldt, 1807), die de betreffende gemeenschap domineren of er het meest opvallende aspect van vormen. Van Von Humbold (1805) is ook de term associatie als classificatie-eenheid afkomstig, terwijl het gebruik van het achtervoegsel **-etum** om gemeenschappen met de rang van associatie aan te duiden, door Schouw (1823) is ingevoerd. Grisebach (1838) formuleerde het begrip formatie: een plantengemeenschap op een bepaald continent, gedefinieerd door groeivormdominantie (en belangrijke milieukenmerken). Een verzameling overeenkomstige formaties, voorkomend in overeenkomende klimaten van verschillende continenten, is een formatie-type (toendra, taiga, laurofylle bossen, zomergroene bossen, tropisch regenbos).

## Voornaamste tradities

De twee voornaamste classificatie-tradities binnen de Europese vegetatiekunde zijn a) classificatie op basis van struktuur; b) classificatie op basis van soortensamenstelling. Daarbij verstaat men onder 'struktuur' alle morfologische kenmerken van de vegetatie, uitgezonderd de kwalitatieve en kwantitatieve aspecten van de samenstellende taxa. De nadruk op de fysiognomie als uitgangspunt voor classificatie en beschrijving van de vegetatie, met als eenheid de sociatie, is kenmerkend voor de Noordelijke traditie; de floristische samenstelling, met als basiseenheid van classificatie de associatie, vormt de basis van de Zuidelijke traditie.
De Amerikaanse opvatting in het algemeen is, dat er geen eenduidige, natuurlijke classificatie-eenheid bestaat, vanwege het continuum-karakter van ge-

De Levende Natuur 88 (1):7-11 (1987)



meenschappen en de vermeende subjectiviteit van de classificatiecriteria.

## De Noordelijke traditie

De 'Noordse School' ontwikkelde zich in Scandinavië en het Baltische gebied. De Noordeuropese vegetatie vertoont een duidelijke gelaagdheid (stratificatie) en bestaat uit een relatief klein aantal soorten, waarvan een aantal duidelijk dominante. Het is dan ook geen toeval dat juist de dominantie en constantie van soorten de voornaamste diagnostische criteria van de Noordse School vormen. Binnen de Noordelijke traditie ontwikkelden zich verschillende richtingen:

1) de 'Uppsala-school' (Hult, Post, Sernander, Du Rietz), die vegetatieclassificatie baseert op de dominante soorten van de verschillende strata en daarbij de sociatie als basiseenheid hanteert;

2) de Finse school van Cajander, die met bos-standplaatstypen werkt en voor de classificatie uitgaat van de ondergroei;

3) de vegetatiebeschrijving op basis van synusiae (Gams, Lippmaa). Een synusia is een abstracte eenheid, waarin overeenkomstige socionen van dezelfde microhabitat worden verenigd tot microcoenosen. Een socion is gedefiniëerd als een deel van een plantengemeenschap met een specifieke soortensamenstelling, bestaande uit planten, voorkomend in één stratum van de gemeenschap (zie Barkman, 1968).

Ook het werk van Raunkiaer en Böcher (Deense school), en dat van Steindorsson in IJsland valt onder de Noordelijke traditie. Veel recente onderzoekers hebben de 'Noordse aanpak' verlaten voor of ingepast in die van de Zürich-Montpellierschool (zie hieronder). De classificatie van Sylene en Rondane, twee berggebieden in Noorwegen, door Nordhagen (1928) en Dahl (1957) berust zowel op de methode van de Uppsala-school als op die van Braun-Blanquet. Ook de Schotse hooglanden zijn op die manier bewerkt door Poore (1955), McVean en Ratcliff (1962), de zgn. 'Noords-Schotse school'.

Zowel de Uppsala-school als de Finse school van Cajander hebben invloed uitgeoefend op de Russische vegetatiekunde (Sukachev, Alekhin en Katz).

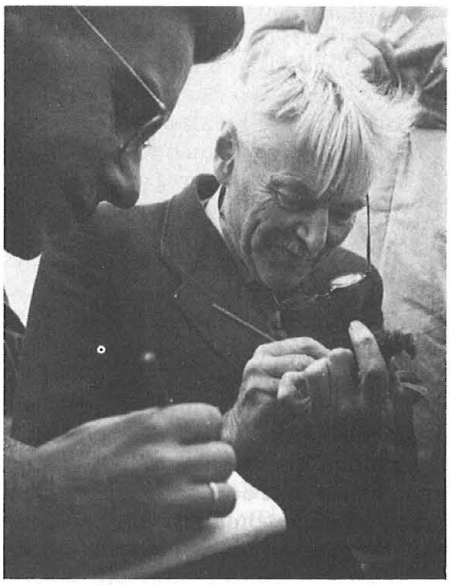
In tegenstelling tot de Zuidelijke traditie heeft de Noordse School geen algemeen bruikbaar classificatiesysteem voortgebracht. Haar methoden zijn vooral bruikbaar in vegetatietypen die gekenmerkt worden door scherpe grenzen, een gering aantal soorten en dominantie van bepaalde soorten, met andere woorden, in vegetatietypen die, hetzij van nature, hetzij door menselijk toedoen, een hoge mate van dynamiek vertonen (convergente oecosystemen in de betekenis van Van Leeuwen, 1965).

De fysiognomische benadering blijkt eveneens nuttig voor de beschrijving van de vegetatie van de Nieuwe Wereld (zie de Amerikaanse traditie) en die van de tropen, waar dikwijls het probleem is dat men niet alle soorten kent.

## De Zuidelijke traditie

De Zuidelijke traditie, bekend als de Zürich-Montpellier- of Frans-Zwitserse School, wordt gekenmerkt door een floristisch-sociologische benadering. Binnen deze school neemt het werk van Braun-Blanquet (1913, 1921, 1951) zó'n belangrijke plaats in, dat de methode gewoonlijk aangeduid wordt als de Braun-Blanquet-methode.

Aanvankelijk was de Zuidelijke traditie geconcentreerd in Zürich en Montpellier, onder leiding van Schröter (Schröter & Kirchner, 1902) en Flahault (1893, Flahault & Schröter, 1910). Ook het werk van Brockmann-Jerosch en Rübel (1912), Lüdi (1921, 1948) en



V. Westhoff en J. Braun-Blanquet

Kuhnholz-Lordat (1952) behoort tot de Zuidelijke traditie, evenals dat van Negri (1927, 1954) in Italië en dat van Villar (1929) in Spanje. Het belangrijkste centrum vormde echter dat van Braun-Blanquet in Montpellier, 'Station Internationale Géobotanique Meditterranéenne et Alpine' (S.I.G.M.A.), de bakermat van vele duizenden onderzoeken en honderden publikaties. Veel van Braun-Blanquet's opvattingen gaan terug op O. Heer's monografie van het Zwitserse Sernftal (1845) en het werk van Lecoq (1844).

De Braun-Blanquet-methode wordt gekenmerkt door een classificatie op grond van de **hele** floristische samenstelling van de vegetatie en door een hiërarchisch classificatiesysteem op floristisch- oecologische grondslag met de associatie als basiseenheid. (Het begrip associatie als basiseenheid voor de classificatie van de vegetatie is op het in 1910 gehouden Internationale Botanische Congres te Brussel voorgesteld.)

De methode zelf, geniaal in zijn eenvoud, is sinds Braun-Blanquet haar in 1921 publiceerde, nauwelijks gewijzigd. In deze publikatie pleitte Braun-Blanquet voor een floristische in plaats van een oecologische classificatie, introduceerde hij het begrip **trouw** en gaf hij de gecombineerde schattingsmethode voor bedekking en sociabiliteit. In 1925 werkte hij het hiërarchische classificatiesysteem verder uit en voerde hij het begrip differentiërende soort in.

In de periode 1930-1950 bezochten talrijke onderzoekers S.I.G.M.A. en verspreidde de methode zich over vrijwel geheel Europa. Pavillard, Allorge en Molinier bevorderden haar in Frankrijk, Tüxen en Oberdorfer introduceerden haar in Duitsland, Szafer en Pawlowski in Polen, Furrer in Zwitserland, Soó in Hongarije, Klika in Tsjechoslowakije, Horvat, Horvatić en Wraber in Joegoslavië, Lebrun in België en De Leeuw in Nederland. Onder Tüxen (1937 et seq.) ontwikkelde het Duitse Stolzenau zich tot een tweede centrum van de Braun-Blanquet-methode. In de wereldwijde verbreiding van de methode hebben de Symposia van de Internationale Vereniging voor Vegetatiekunde (I.V.V.), gehouden te Stolzenau en, van 1964 tot 1981, te Rinteln, een zeer belangrijke rol gespeeld. Sinds de dood van Tüxen in 1981 verleent ieder jaar een ander land de deelnemers aan dit symposion gastvrijheid.

De invloed van de Braun-Blanquet-methode op andere scholen, met name op die van Du Rietz, is zeer groot geweest, en de recente verbintenis met de numerieke vegetatiekunde en de gradiëntanalyse is zeer veelbelovend. De verwerking en interpretatie van plantensociologische gegevens, verzameld volgens het Braun-Blanquet-systeem, worden in hoge mate ondersteund door numerieke technieken.

## De Anglo-Amerikaanse traditie

Onder invloed van Clements (1916, 1936) kwam de nadruk binnen de Amerikaanse vegetatiekunde vooral in het begin te liggen op de begrippen successie en climax. Clements werkte een classificatiesysteem uit, dat gebaseerd was op de de successierelaties en dominante groeivormen en -soorten. De voornaamste eenheden waren de formatie, de 'association' (gedefinieerd als een regionaal

De Levende Natuur 88 (1):7-11 (1987)



gemeenschapstype en aangepast aan het klimaat van geografische gebieden), en successietypen.

In recent Anglo-Amerikaans onderzoek gaat men bij de classificatie (beneden het formatieniveau) gewoonlijk uit van dominante soorten. De eenheid van classificatie is het dominantie-type. In de praktijk blijkt classificatie op grond van dominantietypen alleen bruikbaar om voor een beperkt gebied een werkbare indeling te maken.

Curtis (Curtis & McIntosch, 1950, 1951; Curtis, 1955), Cottam (1949), Whittaker (1951, '53, '54, '70, '72), Goodall (1953a, 1953b, 1954a) en anderen, geconfronteerd met het probleem dat in de door hen onderzochte vegetaties naar hun mening duidelijk begrensde gemeenschappen ontbreken, ontwikkelden de gradiëntenanalyse. Daarvoor maakten zij opnamen langs bepaalde, in het landschap zichtbare gradiënten. Die opnamen werden gerangschikt in volgorde van hun positie ten opzichte van zo'n milieugradiënt. Een dergelijke rangschikking noemt men een ordinatie (Goodall, 1954). Whittaker (1967) onderscheidt **direkte** gradiëntanalyse, waarbij men uitgaat van gegeven gradiënten, en **indirekte** gradiëntanalyse waarbij de gradiënten afgeleid worden uit de ordinatie zelf. In het laatste geval kunnen die gradiënten overeenkomen met werkelijke gradiënten, maar dat hoeft niet.

Methoden die verwant zijn aan de Amerikaanse gradiëntanalyse zijn ontwikkeld door Ellenberg (1950, 1952), Van der Maarel (1967), Dagnelie (1960) en Moore et al. (1970).

In tegenstelling tot de Amerikaan Clements hingen Tansley (1911, 1920, 1939) en de meeste andere Britse oecologen de poly-climaxgedachte aan, die stelt dat er in een bepaald gebied behalve de heersende of klimatologisch bepaalde climax wellicht verscheidene stabiele climaxgemeenschappen mogelijk zijn. De successiestadia van Clements worden door Tansley als formaties in de Britse vegetatie beschouwd.

Tot de recente ontwikkelingen in de Britse vegetatiekunde behoort het werk van Poore, die bij de bestudering van de vegetatie uitgaat van noda, referentiepunten in vegetatietypen die dikwijls continu in elkaar overgaan; het werk van Gimingham (1961, 1969), die heidetypen beschouwt als een netwerk van variatie; de numerieke classificatie door middel van 'associatie-analyse' van Williams en Lambert (1959) en ordinatie door middel van principale componentenanalyse (e.g. Greig-Smith et al., 1967). De Anglo-Amerikaanse onderzoekers beschouwen ordinatie op grond van overeenkomst in soortensamenstelling als een alternatief voor classificatie.

Zowel in de Europese als in de Amerikaanse vegetatiekunde kan men een duidelijke tendens naar steeds meer kwantitatieve onderzoeksmethoden bespeuren. Vooral de laatste twee decennia is deze ontwikkeling versneld als gevolg van de mogelijkheid om grote hoeveelheden gegevens met behulp van de computer te verwerken en van de ontwikkeling van multivariate technieken. De meest gebruikte methoden zijn aan het einde van de jaren '70 en het begin van de jaren '80 ontwikkeld, en hebben geleid tot een uitgebreide literatuur op dit gebied.

## Vegetatiekunde in Nederland

De Nederlandse vegetatiekunde is tijdens haar ontwikkeling zowel door de Noordelijke als door de Zuidelijke traditie beïnvloed.

De Nederlandse plantensocioloog avant-la-lettre is Holkema (1870), met zijn onderzoek van 'De plantengroei der Nederlandse Noordzee-eilanden. Pas zesenvijftig jaar later volgde de dissertatie van Bijhouwer, die het overgangsgebied tussen de kalkrijke en de kalkarme duinen, ter hoogte van Bergen, onderzocht (1926). Hij gebruikte daarbij de methoden van Hult en Sernander. De Vries (1929) bestudeerde de vegetatie van de halfnatuurlijke vochtige graslanden van de Krimpenerwaard. Hij werd de pionier van een groep onderzoekers die de principes van de 'Noordse School' aanhingen: Scheygrond (1932), Van Dieren (1934a), Feekes (1936) en anderen. Bij hun werk, waarbij zij zich baseerden op de 'Uppsala-school' van Du Rietz, gebruikten zij de dominantie en constantie van soorten als voornaamste diagnostische criteria. Met de monografie van het eiland Griend (Brouwer et al., 1950) werd de periode van de Noordse School in Nederland min of meer afgesloten. Het grasland-onderzoek van De Vries en zijn medewerkers vormt de belangrijkste voortzetting ervan (De Vries, 1953; De Vries et al., 1954; Damman & De Vries, 1954).

Door het werk van De Leeuw, Weevers, Heimans, Kruseman en Jeswiet had in het begin van de 30-er jaren ook de Braun-Blanquet-methode in Nederland aanhangers weten te krijgen. De publikatie van De Leeuw over de plantengemeenschappen op Ameland (1936) vormt de eerste Braun-Blanquet-tegenhanger van Van Dieren's studie over Terschelling. Weever (1936, 1939, 1940) is vooral de man van de kustvegetatie, maar verrichtte ook als eerste onderzoek in bossen. Heimans (1933, 1940) introduceerde het begrip accessibiliteit, benadrukte het belang van de dispersiefactor voor de vegetatie-ontwikkeling en verving de term 'karaktersoort' door 'kensoort'. Jeswiet was de eerste die de plantensociologie tot universitaire discipline verhief. Hij doceerde bosbouw aan de Landbouwhogeschool, de tegenwoordige Landbouwuniversiteit te Wageningen en kwam daardoor in contact met Tüxen. Zijn leerlingen, Diemont, Meyer Drees, Sissingh, Vlieger en Wolterson hebben veel bijgedragen aan de ontwikkeling van de Nederlandse vegetatiekunde. Meyer Drees (1936) verdedigde als laatste de mono-climaxhypothese, juist voordat Tüxen en Diemont (1937) deze lieten vallen en de begrippen climaxgroep en climax-zwerm introduceerden. Vlieger bestudeerde met Adriani als eerste het verschijnsel successie met behulp van permanente kwadraten (1942). Sissingh is behalve door zijn belangrijke bijdragen aan het natuurbeheer, vooral bekend vanwege zijn overzicht van ruderale en akkeronkruid-gemeenschappen en zijn werk aan het Nanocyperion (Sissingh, Diemont en Westhoff, 1940).

Barkman, Meltzer en Westhoff vormden de tweede generatie plantensociologen. Barkman (1958a) is vooral bekend door zijn klassieke monografie over de oecologie en de fytosociologie van cryptogame epifyten. Net als Westhoff is hij een direkte leerling van Braun-Blanquet. Meltzer beschreef als eerste de duinstruwelen van de kalkrijke duinen (1940). Samen met Westhoff publiceerde hij het eerste Nederlandse handboek voor de plantensociologie (1942). Van de talrijke publikaties van Westhoff en zijn betekenis voor de Nederlandse vegetatiekunde vindt men in het voorgaande artikel een overzicht.

De in 1937 opgerichte en nog altijd aktieve Sjok-groep van de N.J.N., die haar onderzoeksresultaten publiceerde in 'Kruipnieuws', neemt een heel eigen plaats in. De groep vormde de kraamkamer van jonge plantensociologen en onderzocht talrijke interessante, tegenwoordig vaak verdwenen plantengemeenschappen.

De derde generatie, de 'vijftigers' bestond uit leerlingen van Heimans, Lanjouw, De Vries, Venema en Westhoff. Hiertoe behoorden Bakker, Beeftink, De Boer, Boerboom, Damman, Doing, Van Donselaar, Den Hartog, Londo, Van der Maarel, Meyer, Schroevers, Segal, De Smidt, Stoffers, Zonneveld en anderen. Het is onmogelijk om hier alle onderzoek en publikaties van deze 'generatie van '50' te noemen. Voor een gedetaileerd overzicht wordt verwezen naar Westhoff en Den Held (1969, 1975).

Het relatief grote aantal Neder-

De Levende Natuur 88 (1):7-11 (1987)





Daslook *(Allium ursinum)*, Elsloo

landse vegetatiekundigen heeft inmiddels vrijwel iedere vierkante meter van ons land op allerlei manieren bekeken, beschreven en belicht. Die intensieve bestudering van het vegetatiedek heeft ertoe geleid dat men op bepaalde zaken zeer diep is kunnen ingaan. Enkele belangrijke bijdragen van de 'Nederlandse School' aan het syntaxonomische begrippen-arsenaal zijn bijvoorbeeld: de term **coenon** (Barkman et al., 1958, 1964; Westhoff et al., 1959) als het abstractum van het concrete begrip fytocoenose (Gams, 1918); **fytocoenon** (Van der Maarel, 1965) ter vervanging van het Amerikaanse 'community-type' (Whittaker, 1956, 1962) en het Britse 'nodum' (Poore, 1956, 1962; Williams & Lambert, 1961); **syntaxon**, ter aanduiding van fytocoena die een rang in de classificatie van Braun-Blanquet bezitten (Barkman et al., 1959; Westhoff en Van der Maarel, 1973); ook het begrip **kencombinatie van soorten** en de vervanging van de aanduiding 'typicum' door 'inops' voor subassociaties zonder differentiërende soorten en met een relatief arme soortencombinatie is in Nederland ontwikkeld (Westhoff, 1965; Westhoff en Van der Maarel, 1973, 1978). Segal en Westhoff (1955) en Van der Maarel (1969 et seq.) werkten met **syntaxonomische groepen**, waardoor de fytosociologische struktuur, de synoecologische relaties en de dynamiek van de gemeenschappen duidelijker naar voren komen. Andere Nederlandse bijdragen hebben betrekking op de analytische onderzoeksfase en de afbakening van vegetatiegrenzen. Aangezien een groot aantal van de in Nederland aanwezige oecosystemen een overwegend dynamisch karakter heeft, is de vegetatiedynamiek hier altijd een belangrijk onderzoeksterrein geweest (Zonneveld, 1960; Wiegers, 1985). De laatste jaren zijn geleidelijk strukturele aspecten, in het bijzonder de stratificatie, meer in de belangstelling komen staan (Fliervoet, 1984).

De Nederlandse vegetatiekundigen verleggen in toenemende mate hun werkterrein: enerzijds dragen zij in belangrijke mate bij aan het onderzoek van de vegetatie elders, zowel binnen als buiten Europa, waar nog uitgestrekte gebieden liggen waarvan de vegetatie nog ternauwernood onderzocht is (Van Gils, 1978; Daniëls, 1968, 1973; Werger, 1973, 1977; Werger et al., 1972; Van der Meulen, 1979); anderzijds neemt het gebruik van numerieke methoden sinds 1970 sterk toe. Naast syntaxonomie en synoecologie (Daniëls, 1968; Willems, 1980; Sýkora, 1983; Kalis, 1984) ondervinden tegenwoordig vooral struktuur- en successieonderzoek grote belangstelling (Wiegers, 1985; Boot & Van Dorp, 1986). Ook de microcoenologie van Barkman en zijn leerlingen bepaalt voor een belangrijk deel het karakter van de moderne vegetatiekunde in Nederland.

Plantengemeenschappen hebben een grote indicatieve waarde; de floristische samenstelling van een gemeenschap is de uitdrukking van een aantal geïntegreerde standplaatsfactoren, de bodemgesteldheid, het beheer en de menselijke beïnvloeding in de loop van de geschiedenis. Op die manier draagt de vegetatiekunde in belangrijke mate bij aan kennis van het landschap en van de verschillende factoren die het landschap bepalen. Omgekeerd kan men op grond van die kennis beredeneren wat het effect van bepaalde ingrepen op het landschap zal zijn. Belangrijke toepassingsmogelijkheden van de vegetatiekunde liggen op het gebied van de bosbouw, de landschapsoecologie, het beheer van natuurreservaten, de natuurtechnische milieubouw en de civiele techniek.

De civiele techniek heeft de vegetatiekunde nodig bij het beheer van (spoor)wegbermen, watergangen, oeverbeschoeiingen, dijken en andere civieltechnische werken. Naarmate het Nederlandse landschap steeds meer een cultuurlandschap wordt, gaan dergelijke lintvormige elementen een steeds belangrijkere rol spelen als refugium voor wilde soorten. Een van de eersten die dit inzag, was Zonderwijk (1981, 1982; Westhoff & Zonderwijk, 1973).

Voor het natuurbehoud in Nederland is de vegetatiekunde van zeer groot belang. Omgekeerd beïnvloeden de bevindingen van het onderzoek in reservaten de vegetatiekunde (Bakker, 1979). Over de wisselwerking tussen beide en de bijdrage die speciaal Westhoff heeft geleverd aan het natuurbehoud handelt het artikel van P. Bakker, elders in dit nummer.

Drs. C. M. P. Sykora & Dr. K. V. Sykora
Bennekomseweg 158 6704 AK Wageningen