

Aanblik van de vegetatie in de Loefvledder bij de beheersmaatregel jaarlijks hooien in juli.

A. aan het begin van het experiment in 1972 met veel *Poa pratensis* en *Agrostis stolonifera*, B. na 4 jaar met veel *Holcus lanatus*, C. na 16 jaar met een open zode.

The vegetation in an upper course area with annual hay-making in July without fertilizer application.

A. the start of the practice in 1972 with *Poa pratensis* and *Agrostis stolonifera* being co-dominant, B. after 4 years with *Holcus lanatus* dominant, C. after 16 years with an open canopy.



J. P. Bakker,
L. F. M. Fresco
& H. Olff

Successie en fluctuaties in de soortensamenstelling en productie van graslandvegetaties bij verschrallend beheer

Iedere veldoecoloog en beheerder kent het verschijnsel van sterke schommelingen in abundantie van soorten van planten. In het spraakgebruik gaat het bv. om een 'goed' ratelaar-jaar of een jaar met een geringe productie. Indien de hydrologische omstandigheden en het beheer over lange tijd stabiel zijn, mag worden verwacht dat alleen fluctuaties optreden, d.w.z. schommelingen in de plantengemeenschap rond een zekere evenwichtsituatie of rond een gerichte verandering. Indien een verschrallend beheer wordt gestart, bv. een hooilandbeheer na het beëindigen van de bemesting, zullen naast fluctuaties gerichte veranderingen in de vegetatie optreden. Successie is een verandering in één bepaalde richting, waardoor de samenstelling van de vegetatie steeds verder gaat afwijken van de beginsituatie (Miles, 1979). Het bedekkingspercentage en/of de biomassa van de meeste soorten zal dan de neiging vertonen toe- of af te nemen.





foto B

Proefterreinen

Aan de hand van waarnemingen in een drietal proefterreinen worden successie en fluctuaties in soortensamenstelling en productie van de vegetatie besproken. De proefterreinen liggen alle in het Stroomdallandschap Drentsche A (fig. 1).

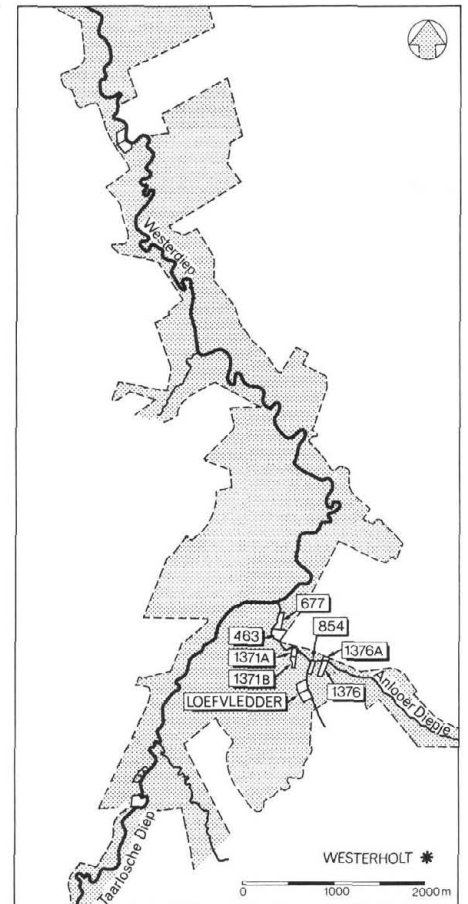
Het Westerholt is gelegen op een 50 cm diep ontgonnen veldpodsol, waarin regenwater infiltrteert. De gemiddelde hoogste grondwaterstand is 30-40 cm, de laagste grondwaterstand meer dan 120 cm beneden maaiveld. De bemesting is in 1972 gestaakt.

Het Anloër Diepje is een bovenloop-situatie met op de grens van het plateau een veldpodsol met hoogste grondwaterstand -30 cm, laagste -90 cm en langs de beek een broekeerdgrond, waarin wat oppervlakkig afstromend regenwater opkwelt met de hoogste grondwaterstand tegen het maaiveld en de laagste grondwaterstand 60-90 cm beneden maaiveld. Hier liggen verschillende percelen, waarin de bemesting is gestaakt op uiteenlopende tijdstippen, nl. perceel 1371 in 1946, de percelen 677 en 854 in 1967 en de percelen 463 en 1376 in 1972.

foto C



Fig. 1. De ligging van de drie proefvelden in het Stroomdallandschap Drentsche A (= gestippelde gebied).
The location of the three studied areas.



De Loefvledder is eveneens een bovenloop-situatie met broekeerdgrond met een hoogste grondwaterstand van -20 cm, laagste grondwaterstand 50-90 cm beneden maaiveld. De bemesting is in 1972 gestaakt. Alle proefterreinen worden in juli gehooïd.

Successie

Op het Westerholt hebben sedert het staken van de bemesting verschillende soorten achtereenvolgens een belangrijk aandeel gehad in de vegetatie: Engels raaigras (*Lolium perenne*), Gestreepte witbol (*Holcus lanatus*), Herfstleeuwe-tand (*Leontodon autumnalis*), Reukgras (*Anthoxanthum odoratum*) en Gewoon struisgras (*Agrostis capillaris*) (Bakker & De Vries, 1987).

In Loefvledder volgden Fioringras (*Agrostis stolonifera*), Kruipende boterbloem (*Ranunculus repens*), Veldzuring (*Rumex acetosa*), Grote ratelaar (*Rhinanthus angustifolius*) en Reukgras elkaar op (Bakker & De Vries, 1985).

De veranderingen langs het Anloër Diepje zijn wat moeilijker te beschrijven aangezien grote verschillen binnen elk perceel voorkomen. In de droge delen van de percelen is de reeks: grasland met Engels raaigras - grasland met Gestreepte witbol - grasland met Kamgras (*Cynosurus cristatus*) - grasland met Gewoon struisgras. In de natte delen is de reeks: grasland met Geknikte vossestaart (*Alopecurus geniculatus*) - grasland met Gestreepte witbol - dotterbloemhooiland met Zwarte zegge (*Carex nigra*) - veldrusschraalland (Everts et al., 1984). Details zijn beschreven door Bakker & De Vries (1983) en Bakker (1985).

De waargenomen veranderingen in permanente kwadraten kunnen successie worden genoemd, aangezien de samenstelling van de vegetatie in de loop der jaren steeds meer is gaan afwijken van de beginsituatie (fig. 2). Door de onderzoeksperiode in drie gelijke delen te splitsen, is het mogelijk de veranderingen per soort na te gaan. Indien

een soort de hoogste bedekking bereikt in de eerste periode wordt deze beschouwd als een 'afnemer', de hoogste bedekking in de laatste periode levert het predikaat 'toenemer' en ligt de hoogste bedekking in de middelste periode dan vertoont de soort een optimum (Van Duuren et al., 1981).

De successie kan worden gekwantificeerd uitgaande van de optie van de beherende instantie, nl. een verschrallend beheer. Daartoe zijn alle soorten ingedeeld in drie groepen die op basis van de literatuur (Bakker, 1985) een indicatie geven van de voedselrijkdom van de bodem. Ze worden verder aangeduid als 'arme', 'matig rijke' en 'rijke' soorten. De verhouding tussen de aantallen 'arme' en 'rijke' soorten kan worden gebruikt als maat voor het stadium van verschralling (Bakker, 1985), zoals is weergegeven in figuur 3. Het is duidelijk dat in de natte perceelgedeltes langs het Anloër Diepje bij het staken van de bemesting al 'arme' soorten aanwezig waren. Wellicht werden de natte terreingedeltes vroeger door de boeren al minder intensief gebruikt dan de droge gedeelten.

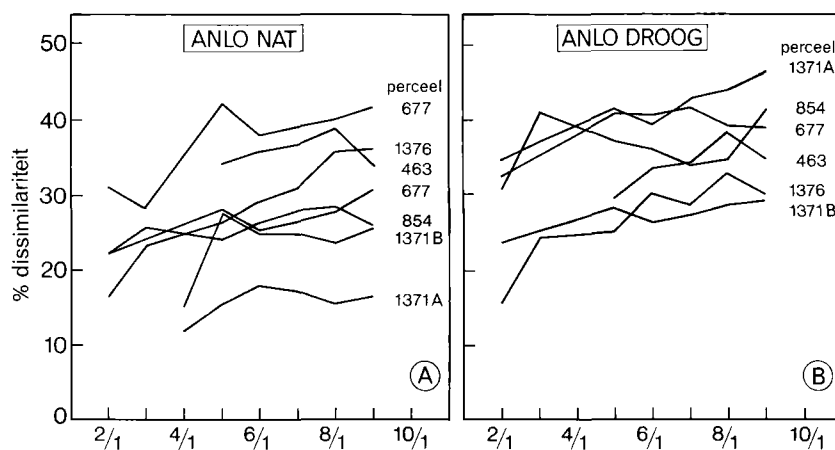
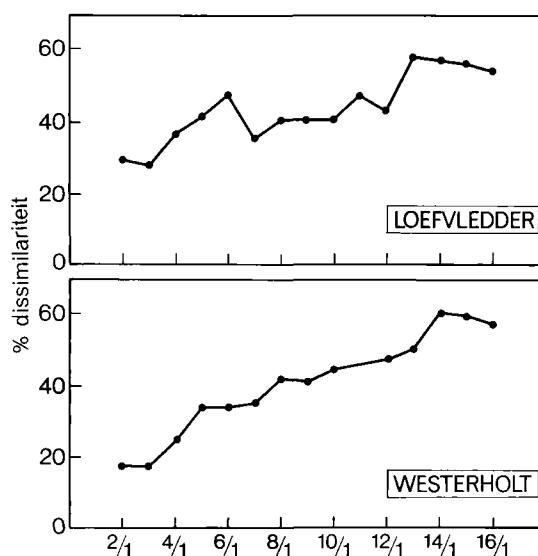
Teneinde het gedrag van de afzonderlijke soorten te kunnen vergelijken per standplaats zijn vier categorieën van standplaatsen onderscheiden. De 'arme' standplaatsen (percentage rijke soorten < 25) zijn tevens nat, de 'rijke' standplaatsen (percentage rijke soorten \geq 75) droog. De 'matig rijke' standplaatsen zijn onderverdeeld in natte (percentage droge soorten < 25) en droge (percentage droge soorten \geq 25) standplaatsen. De indeling in 'natte' en 'droge' soorten is ontleend aan Bakker et al. (1987). Aangezien de soorten zelf zijn gebruikt voor de karakterisering van de standplaats en de vegetatie in een bepaalde richting verandert, is als uitgangspunt voor de indeling in vier standplaatsen het middelste jaar van de onderzoeksperiode, nl. 1980, gekozen.

Vraagstelling

Bij het ontrafelen van het verschijnsel van toe- of afnemende bedekking van soorten of productie komen de volgende vragen naar voren: 1. hoe kunnen successie en fluctuaties worden onderscheiden, 2. hoe lang duurt een fluctuatie, 3. beïnvloedt een fluctuatie de richting/snelheid van de successie, 4. reageert een soort identiek op uiteenlopende standplaatsen?

Fig. 2. Percentage dissimilariteit (de mate van verschil in de vegetatie per jaar t.o.v. de beginsituatie (1972), na het beëindigen van de bemesting) in de natte en droge terreinen langs het Anloër Diepje, in Loefvledder en het Westerholt.

Changes of percentages dissimilarity between the first year (1972) and subsequent years under hay-making without fertilizer application in different study areas.



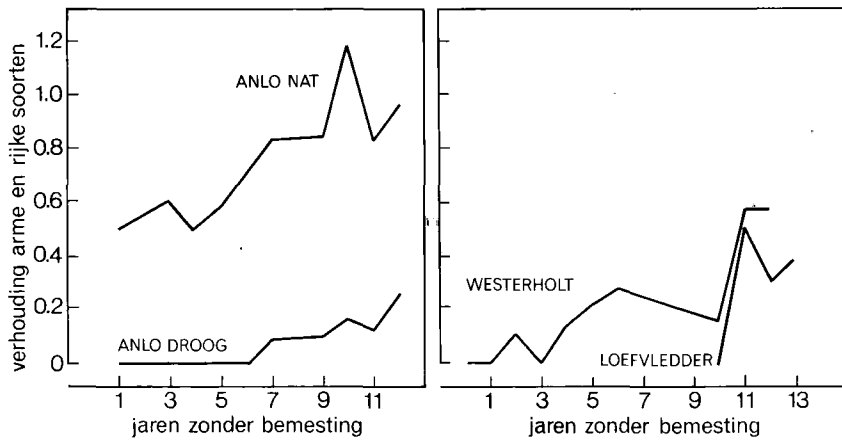


Fig. 3. Veranderingen in de verhouding tussen voedselarme - resp. voedselrijke bodem aanduidende soorten na het beëindigen van de bemesting in verschillende gebieden.

Changes in the poor to rich ratio under hay-making without fertilizer application in different study areas.

Fluctuaties in weersomstandigheden

Het ligt voor de hand dat bij verder gelijk blijvende milieu-omstandigheden schommelingen in productie en/of bedekking van plantesoorten gerelateerd zijn aan fluctuaties in weersomstandigheden. Temperatuur en neerslag lijken belangrijke parameters. Voor de plantengroei is niet zozeer de neerslag van belang, als wel de netto balans tussen neerslag en verdamping. Deze hoeveelheid wordt uitgedrukt als neerslagoverschot, zijnde het verschil tussen neerslag

en verdamping, en is in de zomer gemiddeld negatief. Bij dit onderzoek zijn temperatuur en neerslagoverschot gemiddeld per kwartaal. Per kwartaal werden vervolgens het gemiddelde en de standaarddeviatie berekend. De temperatuur of het neerslagoverschot werd beschouwd als extreem, indien deze factor te zeer afwijkt van het gemiddelde over de onderzoeksperiode en wel meer dan één maal de standaarddeviatie (Both & Van Wirdum, 1981). De volgens deze berekening gedefinieerde natte/droge en warme/koude jaren zijn weergegeven in tabel 1.

Fluctuaties in de bovengrondse biomassa

De bovengrondse biomassa is jaarlijks gemeten op het moment van hooien in Loefvledder en het Westerholt (fig. 4). De richting in het verloop van de biomassa is weergegeven in de vorm van een exponentieel model. Vervolgens is voor alle jaren nagegaan hoeveel de biomassa afweek van de verwachte waarden volgens de regressie-vergelijking. Deze afwijking wordt het residu genoemd en is te beschouwen als een fluctuatie rond een gerichte verandering. Wanneer geen significante gerichte verandering werd gevonden, werden de afwijkingen van het gemiddelde over de gehele tijdreeks als fluctuaties gedefinieerd.

Uit de relatie tussen het residu en het neerslagoverschot in het tweede

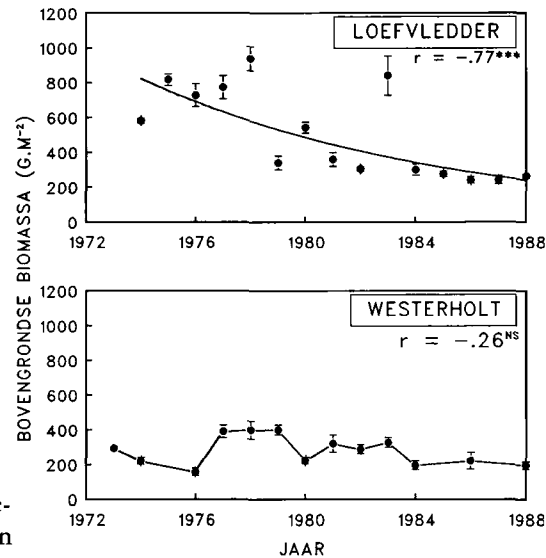


Fig. 4. Veranderingen in de bovengrondse biomassa in twee gebieden na het beëindigen van de bemesting. De correlatie-coëfficiënt met het model is aangegeven (***: $P < 0,001$).

Changes of the above-ground standing crop in July under hay-making without fertilizer application on 'broekearth' soil (Loefvledder) and 'veldpodsol' soil (Westerholt). The correlation coefficient for a fitted model is given.

kwartaal (het groeiseizoen) (fig. 5) blijkt dat de bovengrondse biomassa in de natte Loefvledder geen significante relatie vertoont met natte en droge jaren. In het droge Westerholt geldt echter: hoe groter het neerslagoverschot in het groeiseizoen, hoe hoger de afwijking van de bovengrondse biomassa in juli. Aangezien op het Westerholt geen significante daling werd gevonden in het verloop van de biomassa (fig. 4) is het waarschijnlijk dat fluctuaties de gevonden variatie verklaren.

Fluctuaties in de bedekking van soorten

De richting in het verloop van de bedekking van afzonderlijke soorten is uitgedrukt als een derdegraads polynoom. Voor het Westerholt is nagegaan of er relaties bestaan tussen de afwijking van de te verwachten bedekking en het neerslagoverschot. Alleen voor Gestreepte witbol werd een positieve relatie gevonden, hetgeen verklaard kan worden door de grote bijdrage van deze soort aan de biomassa. In plantengemeenschappen die niet sterk worden gedomineerd door een enkele soort zijn weinig relaties te verwachten tussen fluctuaties in de bedekking en weersomstandigheden over de gehele onderzoeksperiode, aangezien

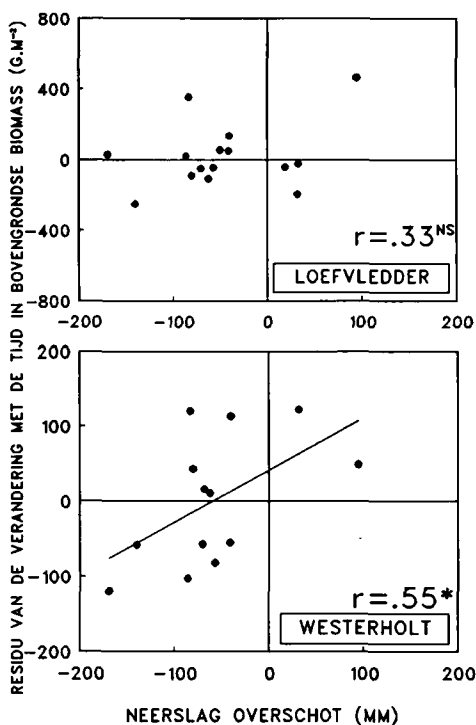


Fig. 5. Relatie tussen neerslagoverschot in het tweede kwartaal en het residu van de verandering in bovengrondse biomassa in twee gebieden. De correlatie-coëfficiënt met het model is aangegeven (n.s.: niet significant, *: $P < 0,05$).

Residual variation in standing crop for two fields as related to the rainfall surplus in the second quarter of each year. The correlation coefficient is given for each field.

Jaar	Winter	Voorjaar	Zomer	Najaar
1973	—	—	—	Koud/nat
1974	Warm	Droog	Koud	Nat
1975	—	Koud	Warm	Droog
1976	—	Warm/droog	Droog	—
1977	—	Koud	—	Warm
1978	—	—	Koud	Droog
1979	Koud	Nat	Koud	—
1980	—	—	Nat	Nat
1981	Nat	Warm	—	Koud
1982	—	—	Warm/droog	—
1983	Nat	Nat	Warm/droog	—
1984	Nat	Koud	—	Warm
1985	Koud	Nat	—	—
1986	Koud	—	Koud	Warm/nat

Tabel 1. Fluctuaties in weersomstandigheden.

Fluctuations of weather conditions. It is indicated for which quarter of the year the mean temperature and/or rainfall surplus exceeded more than one standard deviation from the mean over the entire study period.

het moeilijk is fluctuaties vast te stellen bij soorten die slechts een geringe bedekking vertonen. Daarom is gezocht naar de relatie tussen een enkel extreem jaar en fluctuaties in bedekking. Als extreme perioden zijn gekozen de warme/droge zomer van 1976 en de lange natte periode (zomer, herfst, winter) van 1980/1981 (tabel 1).

In de droge zomer van 1976 gingen veel soorten in bedekking achteruit, maar in 1977 trad al weer een herstel op bij Reukgras, Breedbladige orchis (*Dactylorhiza majalis*), Smalle weegbree (*Plantago lanceolata*), Veldzuring en Gestreepte witbol (op de 'arme' en 'matig rijke' standplaatsen). Bij andere soorten trad echter geen herstel op, maar was sprake van een significant versnelde afname van 'afnemers' of van een vertraagde toename van 'toenemers' en eveneens een vertraging (significant) van soorten die een optimum vertonen (tabel 2). Op natte standplaatsen werd in 12 van 13 gevallen de successie versneld, op droge standplaatsen in 6 van 10 gevallen vertraagd. Dit wijkt significant af van een toevalsverdeling.

De natte periode 1980/1981 leidde tot achteruitgang en snel herstel van Veldbeemdgras (*Poa pratensis*) en Grote ratelaar. Bij veel soorten trad geen herstel op, maar werd de richting van 'afnemers' en soorten die een optimum vertonen vertraagd of versneld, terwijl de toename bij 'toenemers' significant werd vertraagd (tabel 2). Op droge standplaatsen werd in 10 van 11 gevallen de successie versneld, op natte standplaatsen in 7 van 10 gevallen vertraagd. Dit wijkt significant af van een toevalsverdeling.

Conclusies

Successie en fluctuaties kunnen worden gescheiden door na te gaan, in hoeverre de veranderingen in biomassa of in bedekking afwijken van het te verwachten gemiddelde. Het residu kan soms worden gerelateerd aan een weers-variabele als het neerslagoverschot. Voor kweldervegetaties zijn inmiddels correlaties gevonden tussen inundatie-frequentie en fluctuaties in bedekking (Olf et al., 1988) en tussen neerslagoverschot en bovengrondse biomassa (De Leeuw et al., 1990).

Extreme weersomstandigheden veroorzaken bij veel soorten een achteruitgang in bedekking. Sommige soorten herstellen zich in het jaar volgend op het extreme weer. Voor andere soorten treedt geen spoedig herstel op, waardoor een vertraging of een versnelling van de successie plaatsvindt. Veel soorten re-

1976	'Afnemers'	'Optimum'	'Toenemers'
<i>Bromus hordeaceus</i>	+ *		
<i>Cynosurus cristatus</i>	+ *		
<i>Festuca pratensis</i>	+ *		
<i>Festuca rubra</i>	+ *		
<i>Juncus acutiflorus</i> (N)	- *		
<i>Agrostis stolonifera</i>		- *	
<i>Poa trivialis</i>		- *	
<i>Ranunculus acris</i>		- *	
<i>Ranunculus repens</i>		- *	
<i>Trifolium repens</i>		- *	
<i>Carex nigra</i>			- n.s.
<i>Holcus lanatus</i> (R)			- n.s.
<i>Ranunculus repens</i> (R)			- n.s.
1980/81			
<i>Festuca rubra</i>	+ n.s.		
<i>Lolium perenne</i>	- n.s.		
<i>Myosotis palustris</i>	- n.s.		
<i>Poa pratensis</i> (R)	- n.s.		
<i>Agrostis capillaris</i>		+ n.s.	
<i>Holcus lanatus</i> (A,D)		+ n.s.	
<i>Ranunculus repens</i> (R)		+ n.s.	
<i>Trifolium repens</i> (R)		+ n.s.	
<i>Poa trivialis</i>		- n.s.	
<i>Anthoxanthum odoratum</i>			- *
<i>Carex nigra</i>			- *
<i>Holcus lanatus</i> (R)			- *
<i>Plantago lanceolata</i>			- *
<i>Ranunculus repens</i> (R)			- *
<i>Trifolium repens</i> (A)			- *

Tabel 2. Versnelde afname (-) of toename (+) in de extreem warme/droge zomer van 1976 en de extreem natte zomer/herfst/winter van 1980/81 van soorten die een gerichte afname, toename of een optimum vertonen. (A = 'arme' standplaats, R = 'rijk', D = droog, N = nat, n.s. = versnelling of vertraging niet significant, * = significant $P < 0,05$, chi-kwadraat toets).

Accelerated decrease (-) or increase (+) in the extremely warm/dry summer of 1976 and the extremely wet summer/autumn/winter of 1980/81, of species which feature a trend of decrease, increase or an increase followed by a decrease. (A = poor habitat, R = rich, D = dry, N = wet, n.s. = acceleration or delay not significant, * = $P < 0,05$, chi-square test).

ageren niet rechtstreeks op plotselinge veranderingen in natte of droge omstandigheden. Indirecte effecten als het plotseling afnemen van een tot dat tijdstip overheersende soort beïnvloeden de veranderingen in bedekking van andere soorten.

Het is van belang onderscheid te maken naar standplaats. De warme/droge zomer van 1976 veroorzaakte een vertraging in de successie op droge standplaatsen en een versnelling op natte standplaatsen. De natte periode van 1980/1981 resulteerde in een vertraging in de successie op natte standplaatsen en in een versnelling op droge standplaatsen. De reactie van een soort is dus afhankelijk van de standplaats. Het is niet aan te geven of de richting van de successie wordt beïnvloed door extreme weersomstandigheden.

Een meer mechanistische verklaring voor deze waarnemingen zou gevonden kunnen worden na verder onderzoek naar de effecten van het weer op de nutriëntenbeschikbaarheid en concurrentieverhoudingen tussen soorten.

Het nut van langdurige monitoring

Bij het beoordelen van de effecten van beheersmaatregelen wordt vaak gebruik gemaakt van de indicatieve waarde van (groepen van) soorten van planten voor de standplaats, zonder dat duidelijk is waarvan de standplaats afhankelijk is. Het waterbeheer bepaalt de hydrologie, met name de grondwaterstand en -samenstelling, welke weer bepalend zijn voor bodemprocessen, met name het vochtgehalte, de zuurgraad en de beschikbaarheid van nutriënten en hun onderlinge betrekkingen. De laatste drie factoren bepalen het standplaatstype met de daarbij behorende productie en soortensamenstelling. De vorm van beheer speelt door wel/niet afvoeren van nutriënten en ophoping van strooisel een rol bij het karakter van de standplaats.

Door het vergelijken van de samenstelling en de productie van de vegetatie op diverse standplaatsen met verschillende beheersmaatregelen en met uiteenlopende ingrepen in het waterbeheer kunnen de genoemde factoren worden gekwantificeerd. Met behulp van deze resultaten kunnen scenario's worden opgesteld om te voorspellen wat de effecten van ingrepen en beheersmaatregelen op de standplaats zullen zijn. Het

langdurig monitoren van vegetaties op standplaatsen die hydrologisch gezien relatief ongestoord zijn, zoals hierboven beschreven, leidt tot referenties voor natuurontwikkeling elders.

De gevoeligheid van graslandvegetaties voor fluctuaties in weersomstandigheden leidt tenslotte tot de conclusie dat gerichte veranderingen in productie en soortensamenstelling alleen over een voldoende lange onderzoeksperiode kunnen worden vastgesteld. Onderzoek over een periode van slechts enkele jaren kan tot verkeerde conclusies leiden, daar successie en fluctuaties dan statistisch niet van elkaar zijn te onderscheiden.

Literatuur

- Bakker, J. P., 1985. Hooien zonder bemesting: hoe langer hoe schraler? *De Levende Natuur* 86:149-153.
- Bakker, J. P. & Y. de Vries, 1983. Natuurbeheer in het Stroomdallandschap Drentsche A. *Natura* 80:19-28.
- Bakker, J. P. & Y. de Vries, 1985. Über die Wiederherstellung artenreicher Wiesengesellschaften unter verschiedenen Mahdsystemen in den Niederlanden. *Natur und Landschaft* 60: 292-296.
- Bakker, J. P. & Y. de Vries, 1987. Restoration of heathland from reclaimed grassland. Erfassung und Bewertung anthropogener Vegetationsveränderungen. *Wissenschaftliche Beiträge 1987/25*. Martin Luther Universität, Halle: 285-310.
- Bakker, J. P., C. Brouwer, L. van den Hof & A. Jansen, 1987. Vegetational succession, management and hydrology in a brookland (The Netherlands). *Acta Botanica Neerlandica* 36:39-58.
- Both, J. G. & G. van Wirdum, 1981. Waterhuishouding, bodem en vegetatie van enkele Gelderse natuurgebieden. Rapport 81/18. Rijksinstituut voor Natuurbeheer, Leersum.
- Duuren, L. van, J. P. Bakker & L. F. M. Fresco, 1981. From intensively agricultural practices to hay-making without fertilization. *Vegetatio* 47: 241-258.
- Everts, F. H., A. P. Grootjans & N. P. J. de Vries, 1984. Vegetatiekartering van de Drentsche A. Laaglandbekenrapport 5. Staatsbosbeheer, Assen/Lab. voor Plantenecologie, Rijksuniversiteit Groningen.
- Leeuw, J. de, H. Olf & J. P. Bakker, 1990. Year-to-year variation in peak above-ground biomass of six salt marsh angiosperm communities as related to rainfall deficit and inundation frequency. *Aquatic Botany* 36: 139-151.
- Miles, J., 1979. *Vegetation dynamics*. Chapman & Hall, London.
- Olf, H., J. P. Bakker & L. F. M. Fresco, 1988. The effect of fluctuations in tidal inundation frequency on a salt marsh vegetation. *Vegetatio* 78: 13-19.

Summary

Trends and fluctuations in grassland plant communities

The effects of extreme weather conditions on the dynamics of plant species in grassland communities after the cessation of fertilizer applications were studied in permanent plots in hay fields. The species coverage was corrected for the successional trend of the species by replacing the abundance values by the residuals with respect to a best-fit third degree polynomial. Weather conditions over a 3-month period were regarded as being 'extreme' if they exceeded the mean (1972-1987) by more than one standard deviation. In this paper two extreme periods are treated: the warm/dry summer of 1976 and the long wet period of 1980/81. In both periods a relatively large number of species showed a distinct decrease in coverage. In the years following the extreme weather many species recovered. Successional trends could both be delayed and accelerated in the extreme seasons. The dry summer of 1976 caused a delay in the vegetation development in the drier plots and an acceleration in the wetter ones. In and after the long wet period of 1980/81 the reverse could be observed.

After some years the above-ground standing crop showed a decrease from 800 to 300 gdw.m⁻² on 'broekearth' soil. The residual variation in standing crop showed no relationship with the rainfall surplus. The standing crop on 'veldpodsol' soil already started on 300 gdw.m⁻², but its residual variation around this mean showed a positive correlation with the rainfall surplus.

Dr. J. P. Bakker, L. F. M. Fresco & Drs. H. Olf
Laboratorium voor Plantenecologie
Biologisch Centrum
Postbus 14
9750 AA Haren (Gr).