

Vegetatiestrategieën ?

A.H.F. Stortelder

Interacties tussen planten en de daarop van invloed zijnde milieufactoren worden door Grime samengevat in typen van strategieën. In zijn werk *Plant strategies and vegetation processes* (1979) onderscheidt hij twee factoren die de biomassa van planten beperken, namelijk storing ('disturbance') en 'stress'. Afhankelijk van de combinaties waarin beide omstandigheden voorkomen is naar zijn opvatting een drietal strategische planttypen geëvolueerd: de doordouwers ('competitors'), de asceten ('stress tolerators'), en de opportunisten ('ruderals'). Deze typen zijn sterk modelmatig gedefinieerde extremen, waartussen de meeste soorten een intermediaire positie innemen. De zin van dit onderscheid zit in de bijdrage die het levert aan het begrip van processen van interactie tussen planten en hun milieu.

Als men de term 'strategie' voor een soort accepteert (en men realiseert zich dat het hier niet om doelbewust handelen gaat), dan zou men het begrip strategie ook kunnen toepassen op plantengemeenschappen, betrekking hebbend op de wijze waarop gemeenschappen zich handhaven. Het gaat hierbij dan niet meer om de plantesoorten als zodanig, maar om hun organisatie. Een plantengemeenschap heeft een sociale structuur die door de eigenschappen van de afzon-

derlijke soorten wordt afgebakend; maar toch omvat de relatie vegetatie-groeiplaats meer dan de optelsom van de afzonderlijke strategieën van plantesoorten. Plantengemeenschappen hebben door hun uitgebalanceerde sociale structuur dan ook een veel consequentere strategie als het gaat om de exploitatie van hun milieu dan de afzonderlijke soorten (zie ook Meltzer & Westhoff 1942). Een soort kan vaak onder uiteenlopende omstandigheden voorkomen en zich op verschillende wijzen manifesteren (solitair of in pollen; in verschillende lagen van de vegetatie; al dan niet met uitlopers, etc.), zodat binnen een soort soms sprake is van verschillende strategieën. Daarentegen bestaan er vegetatietypen die op verschillende plaatsen in de wereld voorkomen, een overeenkomstige structuur hebben en hun milieu op overeenkomstige manier exploiteren, doch geen enkele soort gemeenschappelijk hebben. Voorbeelden hiervan zijn de maquis-vegetatie in de verschillende mediterrane gebieden op de wereld (Zuidwest-Australië, Midden-Chili, Californië, Zuid-Afrika en het gebied rond de Middellandse zee), en verschillende gebieden waar het tropisch regenwoud voorkomt. Dit verschijnsel wordt wel convergentie genoemd (zie ook Gigon 1978)

Typen van strategieën

Voor een afwateringsbekken in Toscane onderscheiden Vos & Stortelder (1988) op het niveau van oecosystemen drie trends: fysiografisch bepaalde systemen, door de vegetatie bepaalde systemen, en door het beheer bepaalde oecosystemen. Voor de meeste oecosystemen geldt dat er sprake is van een intermediair, die tussen deze drie categorieën in staat, maar waarbij meestal wel bij een van de drie het accent gelegd kan worden.

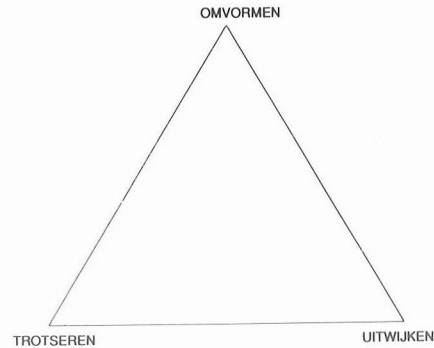
Op het niveau van de plantengemeenschappen komt deze driedeling min of meer overeen met drie typen van strategieën, waarmee de verhouding tussen de vegetatie en haar milieu gekarakteriseerd is. Deze strategieën zijn:

(1) (tijdelijk) uitwijken, (2) omvormen, en (3) trotseren. De gedachtengang daarbij is dus dat de vegetatie met zijn specifieke structuur kan overleven door extreme milieu-omstandigheden periodiek te ontwijken, zich zodanig aan de extreem ongunstige factoren aan te passen dat permanente vestiging mogelijk wordt, ofwel door de factoren naar haar hand te zetten, dat wil zeggen om te vormen. De drie strategietypen kunnen in driehoeksvorm tegenover elkaar worden geplaatst, waarin een bepaalde plantengemeenschap een min of meer nauw begrensde ruimte inneemt als het gaat om de wijze waarop de gemeenschap het milieu exploiteert (Figuur 1).

De drie vormen komen niet noodzakelijkerwijs het meest voor, maar illustreren wel de uiterste mogelijkheden.

Uitwijken

De strategie van het periodiek uitwijken



Figuur 1: De drie strategietypen in een driehoeksvorm geplaatst..

vinden we op plaatsen waar het substraat is verstoord, door natuurlijke oorzaken of - en in de Nederlandse situatie meestal - door de mens. Het milieu is maar korte tijd geschikt en in deze periode heeft de vegetatie de kans om zich 'op te frissen', in de vorm van het doorlopen van de levenscyclus, gevolgd door een periode ondergronds als zaad. Deze periode kan enkele weken tot maanden zijn, zoals bij de onkruidgemeenschappen van de hakvruchtakkers, ongeveer een jaar zoals bij de onkruiden van de graanakkers, of jaren tot zelfs tientallen jaren duren zoals bij diverse ruderaal gemeenschappen. Het uitwijken van deze efemere gemeenschappen vindt plaats in de vorm van zaden, maar daarnaast is ook sprake van uitwijken in ruimtelijke zin: de zaden worden gemakkelijk verspreid en grijpen in andere storingsmilieus opnieuw hun kans. Voorbeelden zijn - naast de genoemde onkruidgemeenschappen - de kapvlaktegemeenschappen, de begroeiingen van vloedmerken, van erosienissen en zandopspuitingen. Het gedrag van deze gemeenschappen is als dat van noma-

den; als het milieu ongunstig wordt of als er anderen zich willen vestigen: opbreken en vertrekken. Voor deze strategie geldt dat geen ingewikkelde structuren opgebouwd worden.

Omvormen

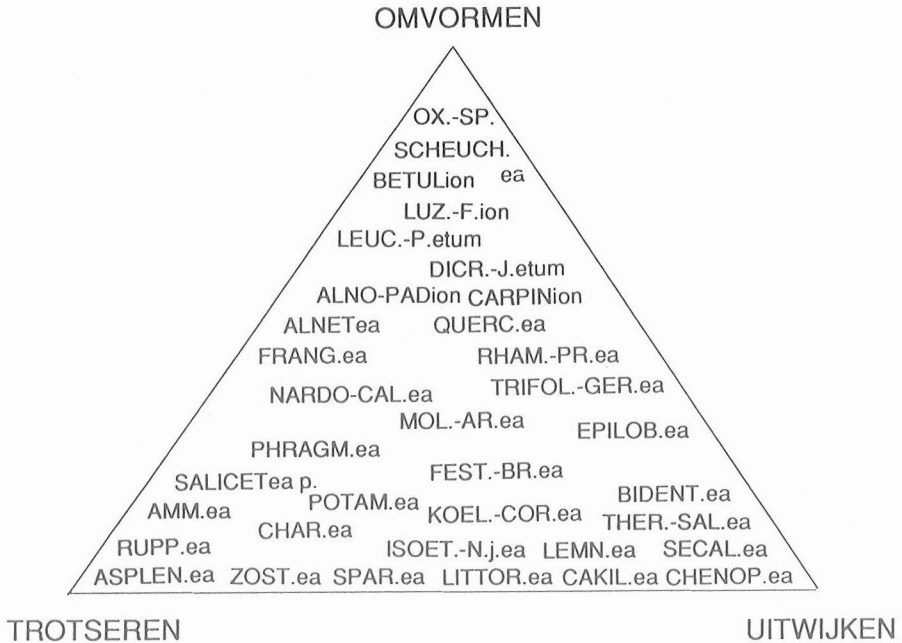
Op plaatsen waar het milieu niet permanent extreem is of waar zich geen verstoring van het substraat heeft voorgedaan, is de vegetatie in staat het milieu in meer of mindere mate te modificeren, meer complexe structuren op te bouwen en het voortbestaan voor meer soorten langdurig te verzekeren. Er wordt veel biomassa opgebouwd, mede om milieufunctuaties het hoofd te kunnen bieden. De meest extreme vorm van deze strategie is het hoogveen. De oorspronkelijke situatie doet er niet meer toe, en onder gunstige klimatologische omstandigheden breidt het veen zich zelfs uit over uiteenlopende substraten, met verschillende exposities en zelfs over kleine beekjes. Een ander voorbeeld van de omvormingsstrategie is een dichte mat van Adelaarsvaren (*Pteridium aquilinum*), groeiend op sterk organische bodems, met een dikke strooisellaag met allelopatische eigenschappen, en in staat om gedurende tientallen jaren zichzelf in stand te houden. Minder uitgesproken geldt deze strategie ook voor het zonale bostype in een regio (bij ons de beukenbossen). Kleinere verschillen in milieu worden niet meer in de vegetatie gereflecteerd als het climax-bos zich uiteindelijk heeft gevestigd; er is sprake van een eigen bosmilieu, met een sterk humeuze bodem, waarbij een correlatief complex is ontstaan. Er is een grote voorraad aan voedingsstoffen opgeslagen in het organisch materiaal (kapitaal), dat

continu in kleine hoeveelheden beschikbaar komt (rente).

Trotseren

Bij deze strategie gaat het om het overleven van het plantendek op extreme standplaatsen. De vegetatie heeft wel een min of meer permanent karakter, maar is eenvoudig van structuur. Het extreme milieu kan sterk verschillend van aard zijn, bijvoorbeeld zout, extreem droog of nat, steinig, bepaald door getijdebewegingen of door een koud klimaat. Hoewel geen ingewikkelde organisaties worden opgebouwd, verschillen de gemeenschappen onderling sterk van elkaar in soortensamenstelling. In de meest extreme vorm leidt deze strategie vaak tot betrekkelijk soortenarme begroeiingen. Voorbeelden zijn begroeiingen op muren, op kwelders (*Armerion*-gemeenschappen) of van *Sedum*-soorten op zeer droge zandgronden.

Zoals gezegd kent een groot aantal vegetatietypen een combinatie van de bovengenoemde extremen. Dit geldt met name voor de verschillende successie-stadia (op weg naar verdere omvorming) en voor de half-natuurlijke vegetatietypen. In figuur 2 worden de plantengemeenschappen - op hoog classificatieniveau - in de driehoek met de drie strategietypen weergegeven. De criteria op grond waarvan voor een plantengemeenschap de plaats in de driehoek wordt vastgesteld hebben betrekking op de structuur, de ontwikkelingstijd en de duurzaamheid, fysiologie en levensvormen. In figuur 3 wordt de beoordeling van de genoemde strategie-typen en een viertal tussenvormen op basis van deze criteria weergegeven.



Figuur 2: Plantengemeenschappen in relatie tot de drie strategietypen.

Dat er gesproken wordt over de strategie van de vegetatie, betrekking hebbend op de gehele begroeiing, inclusief alle plantesoorten van die begroeiing, houdt verband met de wederzijdse ondersteuning der planten (al dan niet van verschillende soort) om gezamenlijk te overleven (sociale structuur). In het hoogveen bijvoorbeeld (omvormingsstrategie) vormen de populaties van de verschillende veenmossoorten SAMEN het veenmosdek, waardoor het specifieke hoogveenmilieu ontstaat en in stand blijft, een milieu waarin maar weinig andere soorten een kans krijgen. Ook voor het beukenbos geldt dat de Beuk (*Fagus sylvatica*) alleen in staat is om zich te handhaven als de gelederen gesloten blijven (samenwerking); valt er een gat dan komen (eerst) andere bosfasen aan bod. In het wilgenfloedstruweel

(aanpassings-omvormings-strategie), ingesteld op langdurige jaarlijkse tot meerjaarlijkse overstromingen van de rivier, zorgt de wilg (*Salix alba*) voor ruimtelijke ontplooiingskansen van de ruigtkruiden en de slingerplanten (*Galium aparine*, *Convolvulus arvensis*, *Calystegia sepium*, *Bryonia cretica ssp. dioica*, *Solanum dulcamara*), terwijl de genoemde kruiden met hun sterke ondergrondse wortelstelsels 'meehelpen' het substraat vast te houden bij overstromingen.

De trotseer-strategie gaat vaak samen met de vorming van dichte matten van een of meer soorten, waardoor het risico op uitdroging of wegvaging door stromend water sterk wordt verkleind (mutualiteit). Een voorbeeld van dit laatste was de dichte vegetatie van het *Scirpetum triquetri et maritimi* langs kreken in het voormalige

	Tr.	T/O	Omv.	O/U	Uitw.	U/T	T/U/O
gemeenschappen met planten met bijzondere morfologie	
eenvoudige structuur
complexe structuur	
aandeel therofyten	
aandeel 2-jarige pl.
aandeel overbl. pl.
ontwikkelt zich in korte tijd volledig (1 jr.)					..	.	
ontwikkelt zich binnen enkele jaren
vergt een langdurige ontwikkelings tijd

Figuur 3: Beoordeling van de drie strategietypen en een viertal tussenvormen op basis van enkele criteria.

zoetwater-getijdengebied van De Biesbosch.

Ook bij de uitwijkstrategie kan het voorkomen van een combinatie van soorten een voordeel zijn als het gaat om de voortplanting en verbreiding van de soorten afzonderlijk. Bijvoorbeeld in een ruderaal vegetatie vormen de verschillende plantesoorten vaak een bont geheel met sterk verschillende bloemkleuren en -vormen, hetgeen een sterke aantrekkingskracht uitoefent op insecten, veel sterker dan een afzonderlijke soort.

De rol van de mens neemt geleidelijk af vanuit de uitwijkstrategie in de richting van trotseren en omvorming. De gemeenschappen met een echte uitwijkstrategie zijn overwegend antropogeen bepaald

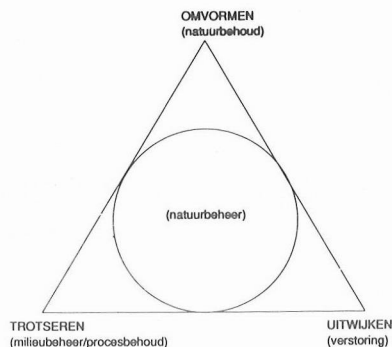
(landbouw, stedebouw en recreatie). Bij natuurontwikkeling vormen zich in de eerste stadia vooral vegetatietypen die in deze categorie vallen. Daarnaast speelt bij natuurontwikkeling de strategie van het permanent aanpassen aan de extreme omstandigheden (trotseren). Een voorbeeld hiervan zijn de pogingen de rol van de rivier als extreme factor in de uiterwaarden te versterken. Het natuurbeheer als activiteit speelt vooral een rol in het centrum van de driehoek, gericht op de handhaving van intermediaire stadia tussen de extremen. Veel vegetatietypen zijn juist beperkt tot dit deel van de driehoek, dat wil zeggen dat zonder de factor beheer deze typen niet of uitsluitend fragmentair ontwikkeld zouden voorkomen. Het natuurbehoud s.s. is vooral gericht op

de gemeenschappen met een trotseer- en omvormingsstrategie. Bij de eerste is een adequaat milieubeheer en -behoud van het grootste belang. Als de extreme milieufactoren niet worden aangetast is ook het voortbestaan van de daarmee verbonden plantengemeenschappen verzekerd; een actief beheer, waarbij wordt ingegrepen op het plantendek speelt hierbij verder nauwelijks een rol (Figuur 4). Bij de omvormingsstrategie is een langdurige tot zeer langdurige periode van ongestoorde ontwikkeling een voorwaarde. Voor bossen en hoogvenen moet men daarbij eerder denken aan perioden van enkele eeuwen dan aan tientallen jaren. Gemeenschappen die tot deze categorie behoren kunnen niet zomaar opnieuw ontstaan, ook niet wanneer het uitgangsmilieu hiervoor aanwezig is of geschikt is gemaakt.

Summary

Three strategy types are proposed to characterize how plant communities deal with their environment. These types are: transformation (final stages of succession series), resistance (simple structured communities under severe environmental stress), and escape (communities which only occur temporarily). The strategy types are defined and criteria are given to distinguish which strategy applies to a given plant community.

Assigning plant communities to such categories provides a model for a better understanding of the community ecology and for application in nature management. Communities of the transformation type are not easy to develop and deserve the highest attention of nature conservation. Communities of the resistance type



Figuur 4: De drie strategietypen in een driehoeksvorm geplaatst.

may develop rather quickly; here the maintainance of the quality of the environmental circumstances is of first interest. The escape type comprises communities that are to the greater part ruderal and trivial. A lot of community types are in an intermediate position; they can only be preserved by appropriate nature management.

Gerefererde literatuur

- Gigon, A. (1978). Konvergenz auf verschiedenen Organisationsstufen, insbesondere bei Gebüsch-Ökosystemen der Hartlaubgebiete. Ber. Geobot. Inst. E.T.H., Stiftung Rübel, (Zürich) 45: 64-133.
- Grime, J.P. (1979). Plant strategies and vegetation processes. Wiley, New York.
- Meltzer, J. & V.Westhoff (1942). Inleiding tot de plantensociologie. 's-Gravenland.
- Vos, W. & A.H.F. Stortelder (1992). Vanishing Tuscan Landscapes. Pudoc, Wageningen.