

Minimumareaalbepaling bij een muurplantenvegetatie

A. Aptroot

De meest gebruikte methode voor het beschrijven van vegetatie is die van het maken van vegetatieopnamen van een beperkte omvang, bij wijze van representatieve steekproef. Aan dergelijke opnamen worden doorgaans enkele minimumeisen gesteld. Het proefvlak moet homogeen zijn, minstens de grootte van het minimumareaal hebben en alle aanwezige plantensoorten moeten gedetermineerd worden. De methoden verschillen onderling vooral in wat er verder genoteerd wordt, met name in de aantals- en/of oppervlakteschatting.

In de praktijk wordt het minimumareaal zelden bepaald, om twee redenen: het is heel veel werk en er kan worden gewerkt met eerdere bepalingen van minimumarealen in vergelijkbare begroeiingen. In de dagelijkse praktijk is consensus ontstaan over de aanbevolen oppervlaktegrootte van vegetatieopnamen, bijvoorbeeld 4 m² in pioniervegetatie, 9 m² in graslanden en 25 m² of meer in struwelen, oplopend tot 400 m² in bossen (Den Held & Den Held 1973). De aanbeveling is om zo veel mogelijk vierkante proefvlakken op te nemen, maar bij waterplantenvegetatie, oevers, andere scherpe overgangen en bermen worden vaak langgerekte opnamen gemaakt.

HET PROBLEEM

Muurplantengemeenschappen worden relatief zelden onderzocht. De belangrijkste reden daarvoor is de bovenvermelde eis dat alle aanwezige plantensoorten gedetermineerd moeten worden. Muurplantenvegetatie bestaat gewoonlijk grotendeels uit korstvormige korstmossen, een groep waar weinig vegetatiekundigen zich goed genoeg in thuis voelen. De huidige kennis van muurplantenvegetatie hinkt op minstens twee gedachten: de meeste vegetatiekundigen zijn alleen geïnteresseerd in de vaatplanten die grofweg in de voegen voorkomen en determineren daarnaast ook wat aanhangend mos en korstmos (Schaminée e.a 1998). De overigen zijn (meest buitenlandse) lichenologen en bryologen die allerlei, meestal geheel door (korst)mossen gedomineerde begroeiingen onderscheiden, zoals van zonnige verticale zure steen (Wirth 1972) of overhangende beschaduwde kalkhoudende steen (Pietschmann & Wirth 1989).

Interessant is het ontbreken van consensus over de proefvlakgrootte in dit type begroeiingen. Aan de ene kant zijn er de onderzoekers die, in navolging van Segal (1969), vooral de vaatplanten noteren in een proefvlak van enkele vierkante meters. Aan de andere kant werken de lichenologen, in navolging van Wirth (1972), meestal met proefvlakgroottes in de orde van 5-25 dm², wat gesteld wordt "weit über dem Minimumareal" te zijn. Den Held & Den Held (1973) geven een aparte richtlijn voor korstmossengemeenschappen: 0.1-1 m². Pietschmann & Wirth (1989)

gebruiken een standaard proefvakgrootte van exact 315,5 cm², wat volgens hen ongeveer overeenkomt met het minimumareaal. Drehwald (1993) geeft per vegetatietype het minimumareaal. Voor de associaties die van de door hem beschreven types het meest lijken op de verderop in deze studie onderzochte gemeenschappen, namelijk het *Caloplacetum murorum* en het *Caloplacetum citrinae*, is dat circa 4 dm².

Er is meer aan de hand dan de vraag wie hier gelijk heeft. Om te beginnen is het de vraag of er wel een minimumareaal te bepalen valt in deze muurvegetatie. De theorie is (in het kort), dat als je begint met een opname met een zeer klein oppervlak en dit telkens verdubbelt, er op een gegeven moment geen of bijna geen soorten meer bij komen bij een verdubbeling van de onderzochte oppervlakte. Dit is het minimumareaal. Als je doorgaat met verdubbelen komen er op een gegeven moment weer (soms veel) soorten bij, maar dan is een ander abstractieniveau bereikt: er zijn dan verschillende begroeiingen tegelijk bemonsterd. In cultuurgebieden is zoiets evident: als je begint met opnamen in het weiland, komt er lang na het bereiken van het minimumareaal vroeg of laat een slootkant en zelfs een sloot bij. Hetzelfde geldt voor bossen met bosranden en paden. Ook in sommige meer natuurlijke systemen treedt dit verschijnsel op; denk bijvoorbeeld aan bulten en slenken in hoogvenen. In de meest natuurlijke systemen schijnt overigens nooit een duidelijke afvlakking van de soortentoeename op te treden. Dit is ook een reden waarom bovenstaande vegetatiekundige methodiek (de school van Braun-Blanquet) in de tropen en in boreale en arctische streken weinig ingang heeft gevonden. Ook voor wat betreft muurvegetaties is het de vraag of er afvlakking van de curve optreedt.

Er is ook nog de mogelijkheid dat de korstmossen (met de mossen?) zich ruimtelijk anders gedragen dan de vaatplanten. Bij muren is de beschikbare oppervlakte om te wortelen voor vaatplanten een zeer beperkende factor, anders dan bij korstmossen. Er zou sprake kunnen zijn van twee vegetatietypen die door elkaar heen groeien, maar op een verschillende schaal variëren. Dit klinkt een beetje als een drogreden om beide scholen gelijk te kunnen geven en wordt ook werkelijk door aanhangers van de verschillende scholen gebruikt om de discrepanties te verklaren.

In deze studie is onderzocht hoe de verschillende componenten van een muurplantenvegetatie zich in verschillende micromilieus gedragen bij de boven beschreven klassieke methode om het minimumareaal te bepalen. De achterliggende vraag is: wat is nu het minimumareaal in dergelijke begroeiingen?

METHODE

Het onderwerp van deze studie betreft een oude kerkhofmuur, die in zijn eenvoud toch de hele variatie aan relevante microhabitats omvat. Er is namelijk zure steen (harde baksteen) aanwezig en kalkrijkere, minder zure steen (de voegen), in een patroon dat wat doet denken aan weilanden met sloten of bossen met zandwegen. Er is een zonnige zuidkant (de straatzijde) en een beschutte en luchtvochtige noordkant (de kerkhofzijde). Ook de expositie is gevarieerd: zowel aan de

noord- als zuidzijde is er een verticale muur, een geëxponeerde schuine helling (de zogeheten ezelsrug aan de bovenkant) en een overhangende rand (vlak onder de ezelsrug).

De kerkhofmuur staat rond het katholieke kerkhof in Soest (Afbeelding 1), en is voor zeker 80 % van de oppervlakte met korstmoss bedekt en voor een paar procent met vaatplanten. Er staan ook wat bladmossen op. Aan het homogeniteitscriterium wordt voor de kleinere opnames probleemloos voldaan. Voor de grotere opnames is dat iets lastiger te beoordelen, maar de indruk is dat de verschillen tussen de verschillende stukken muur vooral de weinig bedekkende soorten betreffen en meer met toevallige vestiging te maken hebben dan met specifieke milieuverschillen. De bomen die hier en daar voor de muur staan lijken weinig effect te hebben: ze zijn opgekroond, de opslag wordt regelmatig afgeknipt en staan niet al te dichtbij. De hondenpoep langs de onderrand aan de zuidzijde heeft ook geen opvallend zichtbaar effect op de vegetatiesamenstelling.

Van alle te onderscheiden microhabitats is een minimumareaalbeplating gedaan, beginnend met een willekeurige 1 cm² die elke keer in willekeurige richting (maar wel binnen de microhabitat) verdubbeld is, totdat de gehele oppervlakte onderzocht is. Alle vaatplanten, mossen en korstmossen zijn gedetermineerd (algen zijn genegeerd). Er is geen aantals- of hoeveelheidsschatting gedaan, onder meer vanwege tijdsbesparing. Daarentegen is wel uitputtend gezocht, zodat vrijwel alle soorten gevonden moeten zijn (met uitzondering van een aantal efemere vaatplanten). In zijn algemeenheid geldt trouwens dat de meest bedekkende soorten al op een kleine oppervlakte aangetroffen worden en de zeldzamere pas op de grotere oppervlakten. De soorten zijn genoteerd per substraat (voeg of baksteen). Toekenning van een soort aan een substraat geschiedt op basis van loodrechte projectie. Dit betekent dat vaatplanten die in voegen wortelen zowel voor 'voeg' als voor 'baksteen' kunnen zijn genoteerd.

Afbeelding 1. De onderzochte kerkhofmuur, gezien van de zuidzijde.



De muur is ongeveer 60 meter lang, het verticale deel is gemiddeld 1,5 meter hoog, het overhangende deel 10 cm breed en het schuine deel (de ezelsrug) per kant 40 cm breed. Ongeveer 1/5 deel is voeg, 4/5 is baksteen. De totale oppervlakten verschillen dus per microhabitat; er is maar 1,2 m² (want 10 cm * 60 m * 1/5) overhangende voeg per zijde, terwijl er 72 m² verticale baksteen aan de zuidzijde is (de muurzijde is wat kleiner omdat een deel bebouwd is). In de grafieken (Afbeelding 2) staat steeds een verdubbeling van de oppervlakte uit; ze zijn dus logaritmisch, behalve in de laatste kolom waar de bovengrens van de hele oppervlakte bereikt wordt. De legenda is wat versimpeld; in plaats van grote aantallen cm² is in het middenbereik afgerond op baksteen-oppervlakten (ook voor de voegen) en in het hoge bereik op m².

RESULTATEN

Er kunnen aan de muur 12 microhabitats onderscheiden worden. Voor elk van deze vegetaties is een minimumareaalbevestiging gedaan die in een figuur is weergegeven (Afbeelding 2). In totaal worden op de muur 18 soorten vaatplanten, 48 soorten korstmossen en 5 soorten bladmossen aangetroffen, allemaal vrij gewone soorten.

Alle grafieken hebben dezelfde vorm, misschien met uitzondering van de microhabitats waarvan de totale oppervlakte gering is. Dat kan geen toeval zijn. In plaats van een afvallende grafiek is sprake van een grafiek van een exponentiële functie: er blijven toenemend soorten bijkomen bij verdubbeling van de oppervlakte; niet zelden vindt de grootste toename in soorten plaats bij de laatste verdubbeling. Let op: dit is meestal niet het laatste stukje grafiek, omdat steeds als laatste punt de hele oppervlakte is onderzocht, die kleiner dan dubbel zo groot is als de voorlaatste opgenomen oppervlakte.

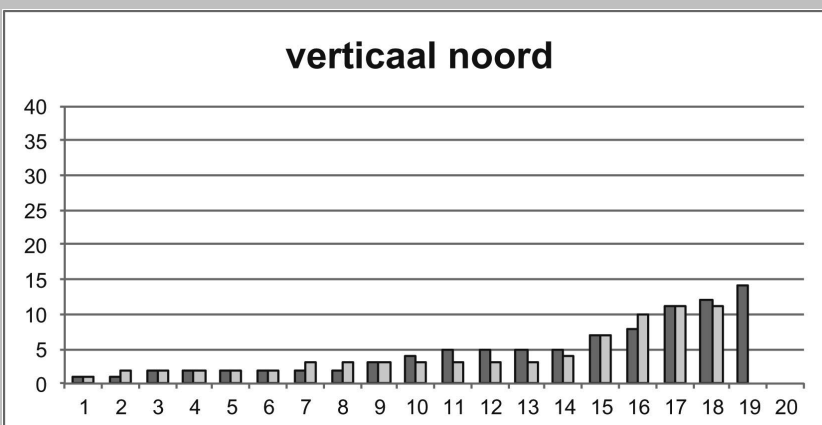
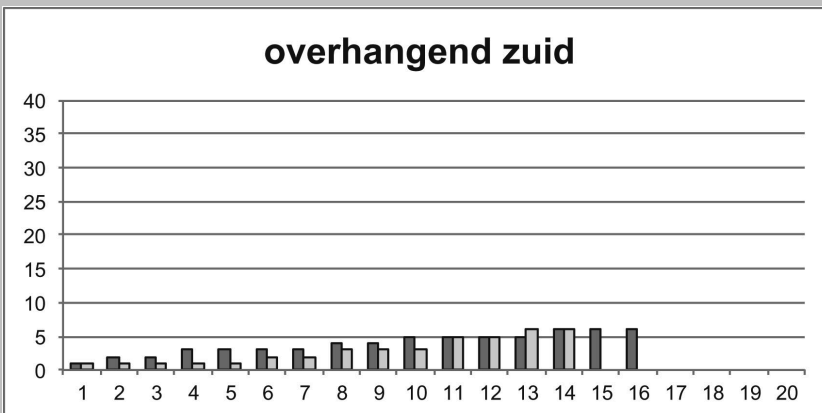
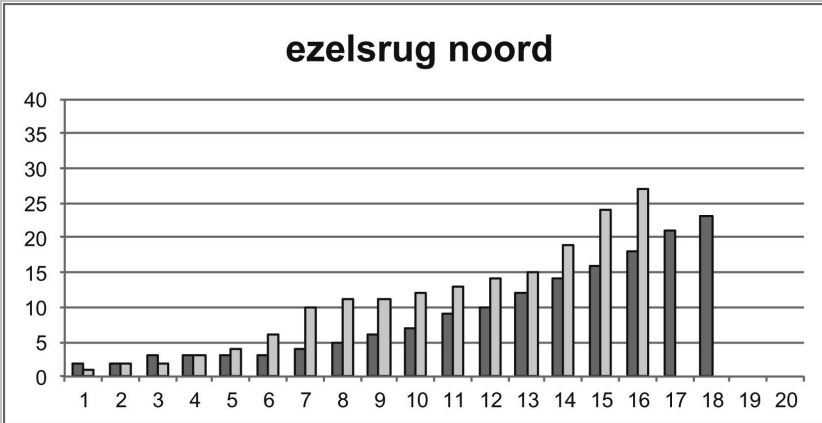
Er vindt vaak wel een lichte afvlakking plaats tussen de oppervlakte van 1 steen tot 1 m², waardoor sommige grafieken een s-curve vertonen. De grafieken van de milieutypes met geringe oppervlakte lijken overeen te komen met het begin van de grafieken van microhabitats waarvan een grotere oppervlakte en dus een grotere dataset is. Dit suggereert dat ook hier bij een veel grotere oppervlakte best een exponentiële curve zou kunnen ontstaan.

De enige grafiek die een afvlakking lijkt te laten zien is de zeer soortenarme vegetatie op de overhangende baksteen aan de zonzijde (donkergrijze balk). Deze vegetatie kent geen speciale karakteristieke soorten en er is hier misschien sprake van een zogeheten rompgemeenschap.

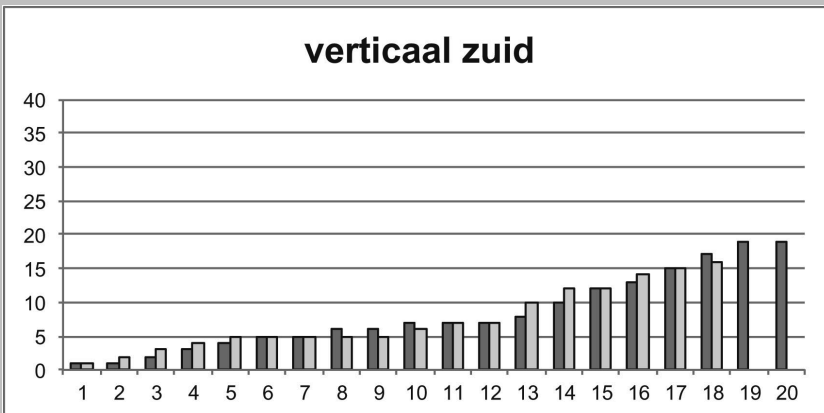
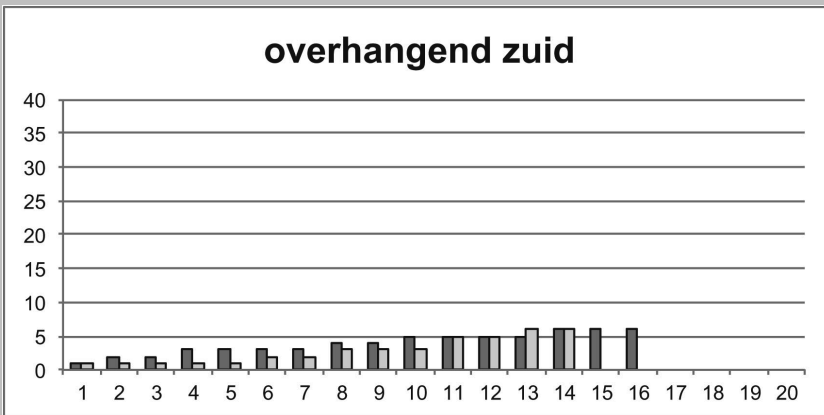
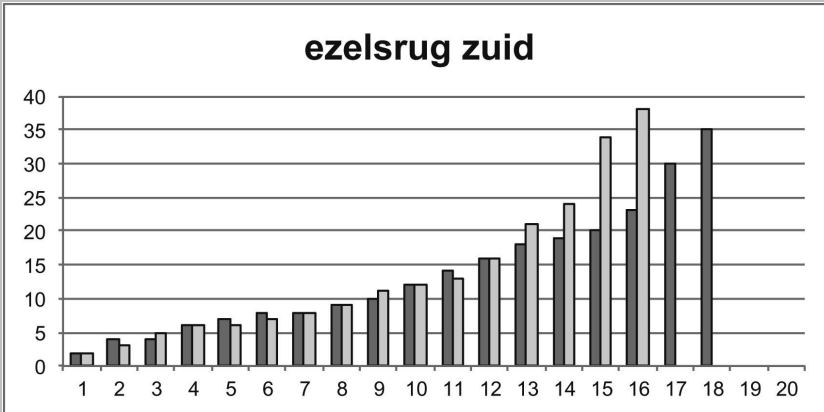
Om te onderzoeken of er vegetatietypen te onderscheiden zijn is een synoptische tabel van de 12 microhabitats (Tabel I) opgesteld. In de synoptische tabel is aangegeven in welke microhabitats de verschillende soorten aangetroffen werden en de soorten zijn gegroepeerd naar hun ecologisch voorkomen op deze muur. De getallen geven het aantal opnamen met de betreffende soort binnen de microhabitat. Een hoog getal geeft aan dat de soort al bij een kleine proefvlakgrootte werd aangetroffen. Omdat de opnamen niet onafhankelijk zijn maar elkaar omsluiten is niet gewerkt met de presentiegraad.

Afbeelding 2. Minimumareaalcurves voor de verschillende biotopen. Lichtgrijs is voeg, donkergrijs is steen.

Horizontaal staat de onderzochte oppervlakte logarithmisch (zie tabel hiernaast), verticaal het aantal soorten.



x-as	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
oppervlakte	1	3	4	8	16	32	1	2	4	8	16	32	1	2	4	8	16	32	64	72
	cm ²						stenen						m ²							



Tabel 1. Synoptische tabel van 12 verschillende biotopen. De aantallen geven de aantallen opnamen per biotoop weer. Hoge aantallen duiden op soorten die al bij een kleine proefvlakgrootte werden gevonden. v=vaatplant, k=korstmos, b=bladmos

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
	ezelsrug	ezelsrug	overhangend	overhangend	verticaal	verticaal	ezelsrug	ezelsrug	overhangend	overhangend	verticaal	verticaal
	zuid	zuid	zuid	zuid	zuid	zuid	noord	noord	noord	noord	noord	noord
	voeg	steen	voeg	steen	voeg	steen	voeg	steen	voeg	steen	voeg	steen
in 1 microhabitat												
zuid ezelsrug voeg												
<i>Brassica cf. napus</i>	v	3										
<i>Lecanora semipallida</i>	k	15										
<i>Pachysandra terminalis</i>	v	2										
<i>Physcia adscendens</i>	k	2										
<i>Prunus serotina</i>	v	2										
<i>Urtica dioica</i>	v	1										
<i>Veronica arvensis</i>	v	1										
zuid ezelsrug baksteen												
<i>Acarospora fuscata</i>	k	1										
<i>Caloplaca holocarpa</i>	k	15										
<i>Lecanora hageni</i>	k	17										
<i>Lecidella carpathica</i>	k	1										
zuid verticaal baksteen												
<i>Lecanora conferta</i>	k				11							
noord ezelsrug voeg												
<i>Ceratodon purpureus</i>	b						3					
<i>Pseudotsuga menziesii</i>	v						3					
<i>Taxus baccata</i>	v						2					
noord ezelsrug baksteen												
<i>Trapelia placodioides</i>	k							3				
noord overhang baksteen												
<i>Porina chlorotica</i>	k									15		
noord verticaal baksteen												
<i>Opegrapha niveoatra</i>	k											4
<i>Verrucaria ochrostoma</i>	k											5
in 2 microhabitats												
zuid ezelsrug												
<i>Catillaria chalybeia</i>	k	6	15									
<i>Cerastium fontanum</i>	v	4	3									
ssp. <i>vulgare</i>												
<i>Hypochaeris radicata</i>	v	2	2									
<i>Lapsana arvensis</i>	v	4	3									
<i>Lecanora muralis</i>	k	3	2									
<i>Lecidella stigmatea</i>	k	9	6									
<i>Ribes sanguineum</i>	v	2	1									
<i>Verrucaria macrostoma</i>	k	5	5									
<i>Candelariella aurella</i>	k	14	18									4
noord ezelsrug												
<i>Bacidia caligans</i>	k						10	5				
<i>Cladonia fimbriata</i>	k						3	2				
ezelsrug voeg												
<i>Holcus lanatus</i>	v	4					1					
<i>Sambucus nigra</i>	v	2					1					
ezelsrug baksteen												
<i>Lecanora compallens</i>	k	6						9				
<i>Porpidia soledizodes</i>	k	7						11				

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
	ezelsrug	zuid	overhangend	zuid	verticaal	zuid	ezelsrug	noord	overhangend	noord	verticaal	noord
	voeg	steen	voeg	steen	voeg	steen	voeg	steen	voeg	steen	voeg	steen
in 2 microhabitats												
<i>zuid verticaal</i>												
<i>Caloplaca saxicola</i>	k				9	8						
<i>Diploicia canescens</i>	k				1	2						
<i>Xanthoria calcicola</i>	k				3	4						
<i>zuid baksteen</i>												
<i>Lecanora chlarotera</i>	k	1				4						
aan 1 aspect gebonden												
<i>ezelsrug</i>												
<i>Bacidia egenula</i>	k	8					2	2				
<i>Bryum capillare</i>	b	2	2					4				
<i>Caloplaca arcis</i>	k	16	8				2	1				
<i>Caloplaca flavocitrina</i>	k		9				15	12				
<i>Candelariella vitellina</i>	k	1						5				
<i>Epilobium cf. tetragonum</i>	v	3	2				4					
<i>Haematomma ochroleucum</i>	k	2	2					8				
<i>Homalothecium sericeum</i>	b	2	2				3	4				
<i>Hypnum cupressiforme</i>	b	1	1				10					
<i>Lecidella scabra</i>	k	8	18				9	10				
<i>Taraxacum sect. Vulgaria</i>	v	7	7				6	6				
<i>Tortula muralis</i>	b	5					10	3				
<i>Caloplaca chlorina</i>	k	13	17	13			16	18				
<i>Lecania rabenhorstii</i>	k	16	13			3	13	16				
<i>verticaal</i>												
<i>Caloplaca flavescens</i>	k				5	6					3	2
<i>Diplotomma alboatrum</i>	k				8	7					2	1
<i>Lecania erysibe</i>	k				16	3					4	3
<i>Caloplaca ruderum</i>	k				5	6	2	1			3	1
<i>voeg (vooral)</i>												
<i>Botryolepraria lesdainii</i>	k	2		4	6		11		2	2	3	
<i>Lepraria vouauxii</i>	k	5		9	5		12	12				
<i>baksteen</i>												
<i>Lecanora dispersa</i>	k		2	15		20						3
<i>Psilolechia leprosa</i>	k			9		13						11
<i>zuid</i>												
<i>Rinodina oleae</i>	k		10		15	16						
<i>Tilia x vulgaris</i>	v		4		6							
aan 2 aspecten gebonden												
<i>noord ezelsrug + overhang</i>												
<i>Bacidia neosquamulosa</i>	k						10	18	10	14		
<i>noord overhang + verticaal</i>												
<i>Opegrapha calcarea</i>	k								4	3		9
<i>overhang + verticaal</i>												
<i>Caloplaca citrina</i>	k			14	16	17	17		8	8	17	19
verspreid												
<i>ezelsrug + verticaal</i>												
<i>Verrucaria nigrescens</i>	k	14	9		14	15	11	7				
<i>bijna overal</i>												
<i>Asplenium ruta-muraria</i>	v	11	8	4	7	6	7	6	3		12	5
<i>Hedera helix</i>	v	4	3			2	2	2	2	2	5	3
<i>Lecanora albescens</i>	k		14	7		18	18				18	17
<i>Lecanora campestris</i>	k	10	11	2	3	3	5	12	8		4	10

Al naar gelang de nadruk op vaatplanten of op korstmossen gelegd wordt, kan de hele muurvegetatie geclassificeerd worden als de Rompgemeenschap van *Asplenium ruta-muraria* van de *Tortulo-Cymbalarietalia* (Schaminée et al. 1998) of het *Caloplacetum murorum* en/of het *Caloplacetum citrinae* volgens Drehwald (1993). Geen van deze classificaties doet echter volledig recht aan de variatie tussen de microhabitats of zelfs de soortensamenstelling.

Er zijn kenmerkende soorten gevonden voor de meeste microhabitats en er zijn soorten die strikt gebonden zijn aan noord- of zuidzijde, kalk of baksteen, of een bepaalde helling (verticaal, overhangend of schuin). De gevonden kenmerkende soorten zijn heel herkenbaar voor de betreffende milieus, en in veel gevallen precies volgens verwachting. Vaatplanten en mossen zitten vooral op de ezelsrug (op de minst steile plekken). *Diploicia canescens* en *Xanthoria calciola* komen vooral voor op de verticale zonzijde (Afbeelding 3). De nitrofyten *Caloplaca chlorina*, *Candelariella vitellina*, *Lecanora semipallida* en *Physcia adscendens* groeien vooral op de (zonnige) ezelsrug. *Opegrapha*-soorten en de meeste *Bacidia*-soorten zijn beperkt tot de noordzijde. *Lecanora conferta* groeit alleen op zonnige verticale baksteen. *Lecidella carpathica* en *Acarospora fuscata* komen allen voor op de zonnige schuine baksteen. *Trapelia placodioides* is beperkt tot de beschutte schuine baksteen en *Porina chlorotica* tot de beschutte overhangende baksteen. Het is allemaal geheel volgens verwachting en in overeenstemming met de ecologische voorkeuren zoals vermeld in Van Herk & Aptroot (2004) en Sparrius et al. (2007). Juist omdat dit goed strookt met het voorkomen op andere muren, of zelfs op andere substraten, is dit een bewijs dat de gevonden variatie geen toeval is. Het is in dit verband opvallend dat *Diploicia canescens* en *Xanthoria calciola* ook op bomen vaak beperkt zijn tot de zonzijde, en *Opegrapha*-soorten en de meeste *Bacidia*-soorten tot de noordzijde en de stamvoet (Bijlsma e.a. 2009).

Afbeelding 3. Detail van de verticale zuidzijde. De witte korst is *Diploicia canescens*; hij groeit zowel op de baksteen als op de voeg.



CONCLUSIE

Het minimumareaal van muurplantenbegrøeiingen blijft lastig te bepalen, omdat er sprake is van verschillende soortengroepen die op een heel verschillende schaal over de ruimte verdeeld zijn. Het minimumareaal hangt dus mede af van het beoogde doel van het onderzoek.

DISCUSSIE

Bij een uitgebreid onderzoek naar de biodiversiteit van korstmossen op muren van meer dan 200 oude kerken (Sparrus e.a. 2007) bleek dat het noteren van alleen de soorten op een paar representatieve stenen of vierkante meters per muurkant een onvolledig beeld oplevert. Hoewel de korstmossenvegetatie per muur over grote oppervlakten gelijk lijkt, zijn er toch altijd soorten die niet gelijkmatig verspreid zitten. Daarom is steeds de hele muur afgezocht (voor zover bereikbaar), inclusief een eventuele muur om de begraafplaats; de extra tijdsinspanning woog ruimschoots op tegen de vele extra soorten.

De verschillen tussen de onderscheiden microhabitats zijn aanzienlijk (zie Tabel I) en maar liefst 7 van de 12 microhabitats hebben (op deze muur) unieke, kenmerkende soorten. Grofweg is een derde van de soorten karakteristiek voor één microhabitat, een derde komt in twee microhabitats voor en een derde is aan één aspect gebonden (bijvoorbeeld alleen op kalksteen of alleen aan de noordzijde). Hoewel substraatvoorkeur niet primair het doel van dit onderzoek is geweest, is het toch wel opmerkelijk dat relatief weinig soorten (slechts iets meer dan een derde) aan één van de twee substraten (baksteen of voeg) gebonden zijn. Dat zou erop kunnen wijzen dat de zuurgraad van de voeg en de baksteen niet sterk verschillen, bijvoorbeeld doordat er kalk uit de voeg over de baksteen is uitgelopen. Ook komt het af en toe voor dat een soort zich primair op de voeg dan wel op de baksteen vestigt en alleen aan de randen op het andere substraat overgaat. Korstmossenvegetatie op kalksteen en op zure steen worden gewoonlijk in elkaar uitsluitende plantensociologische klassen ingedeeld en in verschillende boeken behandeld. De positie op de muur heeft echter kennelijk meer effect op de soortensamenstelling dan de steensoort. Driekwart van de soorten is gebonden aan ezelsrug, overhang of verticale positie, en ongeveer de helft komt alleen op de noord- of de zuidzijde voor.

Er is een groot verschil in soortenaantal tussen de microhabitats. De microhabitats met geringe oppervlakte en weinig soorten (de overhangen) bevatten geen of weinig kenmerkende soorten. Veel van de in de literatuur beschreven korstmossengemeenschappen van overhangen zouden bestaan uit maar één of twee soorten (Drehwald 1993). Deze microhabitats zijn ook in dit voorbeeld soortenarm, maar je moet wel heel kleine opnamen maken om ze zó soortenarm te laten zijn en bij die omvang zijn de andere microhabitats ook soortenarm. Daarbij moet aangetekend worden dat er verschillende gradaties in overhang bestaan die hier niet apart zijn gehouden en ook dat er geen rekening is gehouden met overgang tussen voeg en baksteen. Met andere woorden: de opnamen zijn niet bewust zeer zuiver gehouden qua abiotiek.

Voor de aanwezigheid van twee typen vegetatie op verschillende schalen, namelijk korstmossen en bladmossen op microschaal en vaatplanten op macroschaal, zijn wel wat aanwijzingen. Er is echter geen duidelijke hobbeltjescurve gevonden zoals die door Barkman (1968) wordt gepresenteerd. Hij geeft het voorbeeld van een *Corynephorretum* waarbij de korstmossen en minimumareaal hebben van 4 cm², de hele moslaag een minimumareaal van 1 dm², de hele vegetatie inclusief vaatplanten een minimumareaal van 0,25 m² heeft en het complex inclusief stuifzandheide een minimumareaal heeft van meer dan 10 m². In de tabel is aangegeven tot welke groep de soorten behoren en hoewel veel vaatplanten pas bij grotere proefvlakgrootte worden gevonden (dus lage getallen hebben in de tabel), komen er dan ook nog steeds korstmossen en bladmossen bij.

Een aspect waarin de korstmossen en de vaatplanten op een muur lijken te verschillen is dat de vaatplanten nog zó dun gezaaid zijn dat de vegetatie het karakter de kenmerken van een pioniersituatie heeft, terwijl de muur al een eeuw oud is. De meeste soorten komen met relatief weinig exemplaren voor, en lijken nogal willekeurig verspreid. Ook zijn de meeste soorten niet karakteristiek voor muren. Er is eerder sprake van een aantal toevallige vestigingen, onder andere van pioniers met zeer goed verspreidende zaden (zoals de *Epilobium*), struiken met bessen (*Taxus*, *Sambucus*) die waarschijnlijk door vogels aangevoerd zijn en de boom (*Tilia*) die er vlakbij staat en de muur bekogelt met zijn diasporendruk.

Hoewel de bedekking met korstmossen hoog is lijkt er toch niet veel concurrentie te zijn: er is letterlijk plaats voor iedereen. Het aantal soorten korstmossen op een muur is sterk positief gerelateerd aan de ouderdom van de muur (veel sterker dan bij oude bomen) en dit suggereert dat de successie steeds doorgaat (ook na eeuwen) en er geen verzadiging optreedt.

Schaminée et al. (1995) maken onderscheid tussen het analytisch minimumareaal (te onderzoeken met de in dit artikel gebruikte methode) en het synoptisch minimumareaal (dat gebaseerd is op eerder vegetatiekundig onderzoek). In de meeste gemeenschappen ligt het analytisch minimumareaal onder het synoptisch minimumareaal (dat immers de gehele karakteristieke variatie omvat), maar muurvegetatie worden speciaal genoemd als uitzondering. Barkman (1989) onderscheidt zelf 5 verschillende soorten minimumareaal, namelijk BMA (Biological minimum area), GMA (Regeneration minimum area), MMA (Methodological minimum area), RMA (Resistance minimum area) en SMA (Biological minimum area). Het gaat hier te ver om hier verder op in te gaan, maar we hebben het MMA onderzocht.

Uiteraard is dit geen uitputtend onderzoek naar het probleem van de minimumareaalbepaling van muurplantenvegetatie, maar meer een robuuste case-study. Van een uitbreiding van het aantal opnames of een andere omgrenzing is afgezien. Het is opvallend dat Barkman (1989) juist sterk adviseert om (juist bij het bepalen van een MMA) van de kleinere oppervlaktegrootte veel opnamen te maken. Hij adviseert van de opnamen van 1, 2 en 5 cm² zelfs minstens 100 opnamen per klasse te maken, en van 10, 20 en 50 cm² 50 elk. Het is duidelijk dat het volgen

van dit advies een verveelvoudiging van de hoeveelheid werk betekent. De vraag is echter of het een andere grafiek en dus een ander minimumareaal oplevert. Ik vraag me dit sterk af: men zou op allerlei andere plekken kunnen beginnen met een andere vierkante centimeter, en de kans is groot dat je in de eerste cm² een andere soort hebt of 0 of 2. Het aantal gevonden soorten zal echter nauwelijks afwijken van de hier gepresenteerde en na een paar verdubbelingen verwacht ik helemaal geen verschil meer, zeker niet in soortenaantal.

Eveneens valt weinig te verwachten van een benadering die geen rekening houdt met de microhabitats en gewoon ergens begint en blijft verdubbelen. Wat mogelijk wel zou uitmaken is als de opnamen qua abiotiek zuiverder gehouden worden door van tevoren de grenzen van de microhabitat te definiëren, en wel zodanig dat ze ver uit de buurt blijven van wat mogelijk een aangrenzende microhabitat is. Van een statistische clustering is ook afgezien, voornamelijk omdat de opnamen niet onafhankelijk zijn en de opnamegrootte zo uiteenloopt dat men dan wel erg ongelijke eenheden gaat vergelijken.

DANKZEGGING

Ik ben Klaas van Dort zeer erkentelijk voor het becommentariëren van de eerste versie van dit manuscript.

Determination of the minimum area curve in a wall vegetation

An attempt was made to find the methodological minimum area for twelve different saxicolous microhabitats which could be distinguished on a brick graveyard wall. Relevés were made in the range of 1 cm² to 72 m², the latter being the total surface of the commonest microhabitat. No clear minimum areas were found, as all species numbers keep rising with nearly each doubling of the investigated surface area. Somewhere between the surface of 1 brick and 1 m² there often is some sort of equilibrium discernable though. In this study, lichens, mosses and phanerogams were treated equally. Phanerogams are generally widely dispersed on the wall, and behave as in a pioneer situation (although the wall is about a century old). In total, 18 phanerogam species, 48 lichens and 5 mosses were found. Most of them show the preferences which had been expected, but several were more widely distributed than expected. Some were (at least locally) characteristic for one vegetation, or for certain abiotical factors, like substrate (brick or cement), exposition (vertical, overhanging or slanted) and/or humidity/drought (South-facing or North-facing). Contrary to most previous synsystematic work on saxicolous vegetation, no vegetation was found that were dominated by one species. Also, the difference between the calcareous (cement) and the siliceous rock (brick), thought very fundamental by previous workers and generally leading to a classification in different classes, was less than expected, with many species growing on both.

LITERATUUR

- Barkman, J.J. (1968). Das synsystematische Problem der Mikrogesellschaften innerhalb der Biozöosen. In: R. Tüxen, Pflanzensoziologische Systematik. Bericht über das internationale Symposium in Stolzenau/Weser 1964. Junk, Den Haag. Barkman, J.J. (1989). A critical evaluation of minimum area concepts. *Vegatio* 85: 89-104.
- Bijlsma, R.J., A. Aptroot, K.W. van Dort, R. Haveman, C.M. van Herk, A.M. Kooijman, L.B. Sparrius & E.J. Weeda (2009). Preadvies mossen en korstmossen. Rapport DK 2009/dk104-0.
- Den Held, J.J. & A.J. den Held (1973). Beknopte handleiding voor vegetatiekundig onderzoek. *Wetenschappelijke Mededelingen der Koninklijke Nederlandse Natuurhistorische Vereniging* 97: 1- 40.
- Drehwald, U. (1993). Die Pflanzengesellschaften Niedersachsens, Bestandsentwicklung, Gefährdung und Schutzprobleme. *Flechtengesellschaften. Naturschutz und Landschaftspflege in Niedersachsen* 20/10: 1-124.
- Pietschmann, M. & V. Wirth (1989). Kritik der pflanzensoziologischen Klassifikation am Beispiel calciphytisch-saxicoler Flechten- und Moosgemeinschaften im Bereich des Frankendolomits. *Bibliotheca Lichenologica* 33: 1-155.
- Segal, S. (1969). *Ecological notes on wall vegetation*. Junk, Den Haag, 325 pp.
- Schaminée, J.H.J., A.H.F. Stotelder & V. Westhoff (1995). *De vegetatie van Nederland 1. Handleiding tot de plantensociologie – grondslagen, methoden en toepassingen*. Opulus Press, Uppsala/Leiden, 295 pp.
- Schaminée, J.H.J., E.J. Weeda & V. Westhoff (1998). *De vegetatie van Nederland 4. Kust en binnenlandse pioniermilieus*. Opulus Press, Uppsala/Leiden, 346 pp.
- Sparrius, L.B., A. Aptroot & C.M. van Herk (2007). Diversity and ecology of lichens on churches in the Netherlands. *Nova Hedwigia* 85: 299-316.
- Van Herk, C.M. & A. Aptroot (2004). *Veldgids korstmossen*. Uitgeverij KNNV, Utrecht, 423 pp.
- Wirth, V. (1972). Die Siliktflechten-gemeinschaften im ausseralpinen Zentral-europa. *Dissertationes Botanicae* 17: 1-306.

Contactgegevens auteurs:
Andre Aptroot
E-mail: andreaptroot@gmail.com