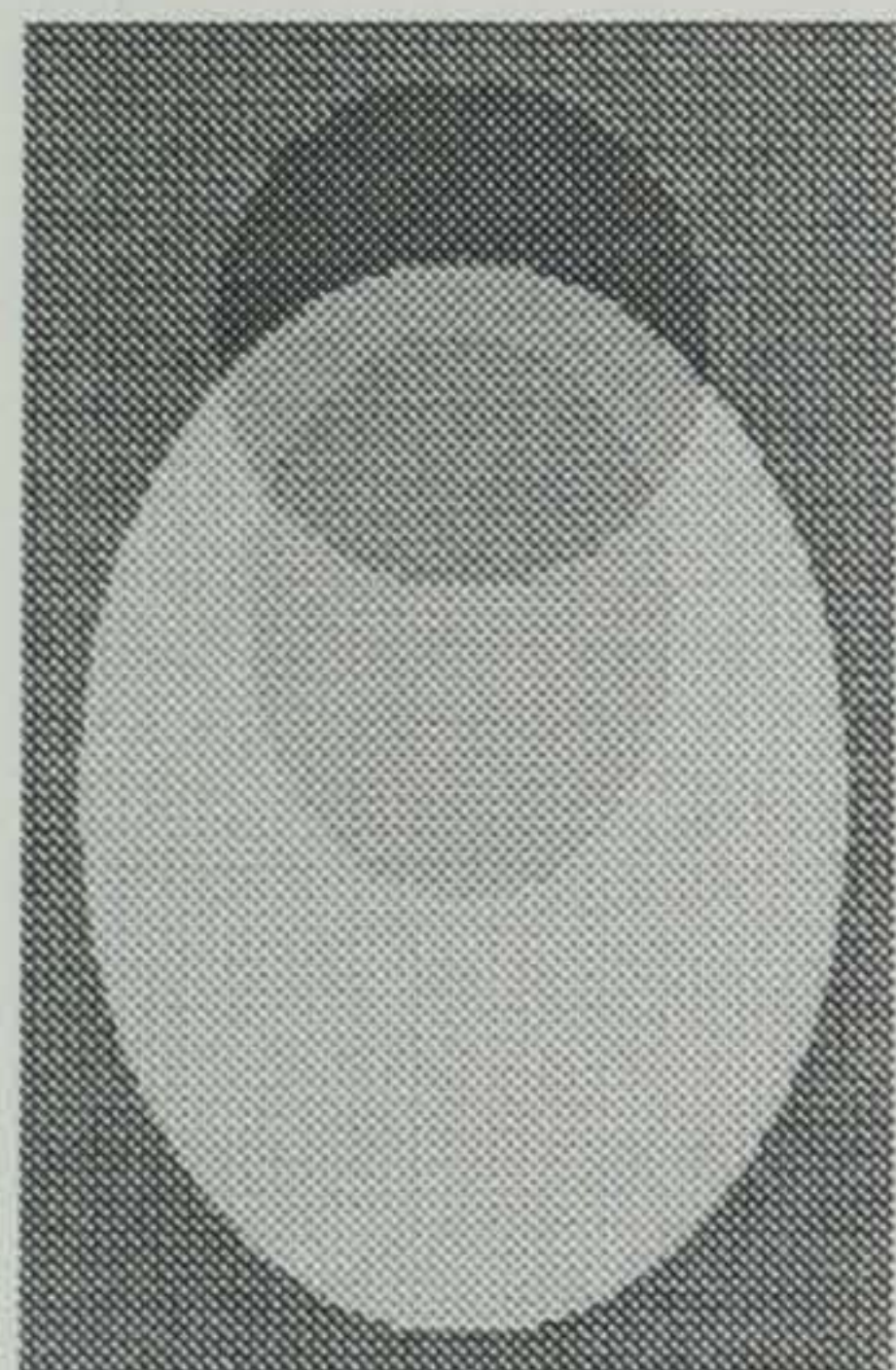


Monografieën Milieuplanning/SOM 22



Biotische Variatie

Prof.dr.ir. Taeke M. de Jong
Drs. Riet Moens



Technische Universiteit Delft Faculteit Bouwkunde Vakgroep Stedebouw Werkverband Ruimtelijke Planning Leerstoel

Technische ecologie & Milieuplanning

BIOTISCHE VARIATIE

Monografieën Milieuplanning/SOM nr. 22

Prof.dr.ir. T.M. de Jong

4 november 1994

3 VARIATIE GEMETEN IN KILOMETERS

3.1 Variatie in overlevingsstrategie bij planten	14
3.2 Variatie door symbiose en commensalisme	16
3.3 Variatie naar biotoop	19
3.4 Variatie in levensgemeenschappen	23
3.5 Plantengemeenschappen gekoppeld aan hun biotoop	25
3.6 System-ecologische variatie	24

4 VARIATIE OP LANDE TERMIN

4.1 Biologische verscheidenheid op de zeer lange termijn	37
4.2 Nederland en de Quaternaire	40
4.3 Dier- en plant	41
4.4 Planten op land	43
4.5 Dieren	47
4.6 Bacteriën	49
4.7 Schimmels	51
4.8 Dieren op de zeer lange middelen termijn	53
4.9 De geschiedenis van het land	55

5 VARIATIE OP KORTERE TERMIN

5.1 Seizoenvariatie	56
5.2 Maandvariatie	57
5.3 Dagelijkse variatie	58

6 DE AFWEGING VAN BIOTISCHE WAARDEN

7 DE BIOTISCHE LEGENDA

AANTEKENINGEN

INDEX

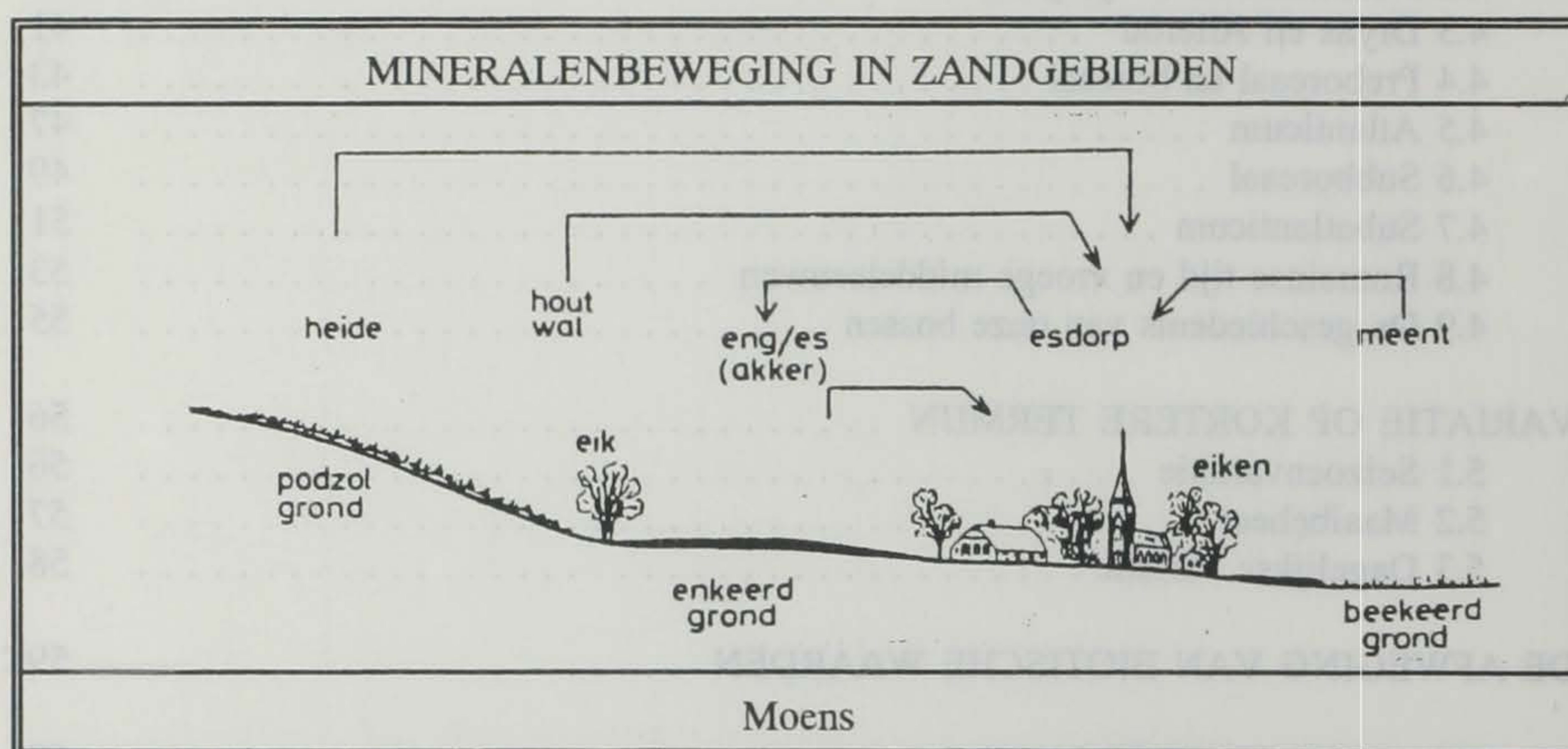
INHOUD

1 INLEIDING	6
2 VARIATIE GEMETEN IN KILOMETERS	9
2.1 Vegetatiezones op aarde	9
2.2 Continentale variatie	10
2.3 Plantengeografische districten in Nederland	11
3 VARIATIE GEMETEN IN METERS	14
3.1 Variatie in overlevingsstrategieën bij planten	14
3.2 Variatie door symbiose en concurrentie	16
3.3 Variatie naar biotoop	19
3.4 Variatie in levensgemeenschappen	23
3.5 Plantengemeenschappen gekoppeld aan hun biotoop	25
3.6 Systeem-ecologische variatie	34
4 VARIATIE OP LANGE TERMIJN	37
4.1 Biologische veranderingen op de zeer lange termijn	37
4.2 Nederland na de ijstijden	40
4.3 Dryas en Alleröd	41
4.4 Preboreaal en boreaal	43
4.5 Atlanticum	47
4.6 Subboreaal	49
4.7 Subatlanticum	51
4.8 Romeinse tijd en vroege middeleeuwen	53
4.9 De geschiedenis van onze bossen	55
5 VARIATIE OP KORTERE TERMIJN	56
5.1 Seizoenvariatie	56
5.2 Maaibeheer	57
5.3 Dagelijkse variatie	58
6 DE AFWEGING VAN BIOTISCHE WAARDEN	59
7 DE BIOTISCHE LEGENDA	60
AANTEKENINGEN	61
INDEX	62

1 INLEIDING

Nederland telt ondanks de enorme teruggang sinds het begin van deze eeuw ca. 1500 plantesoorten. Dit aantal zou weleens groter kunnen zijn dan wat Nederland na (en misschien ook wel vóór) de omvangrijke bevolkingsgroei in de elfde eeuw na Chr. had.

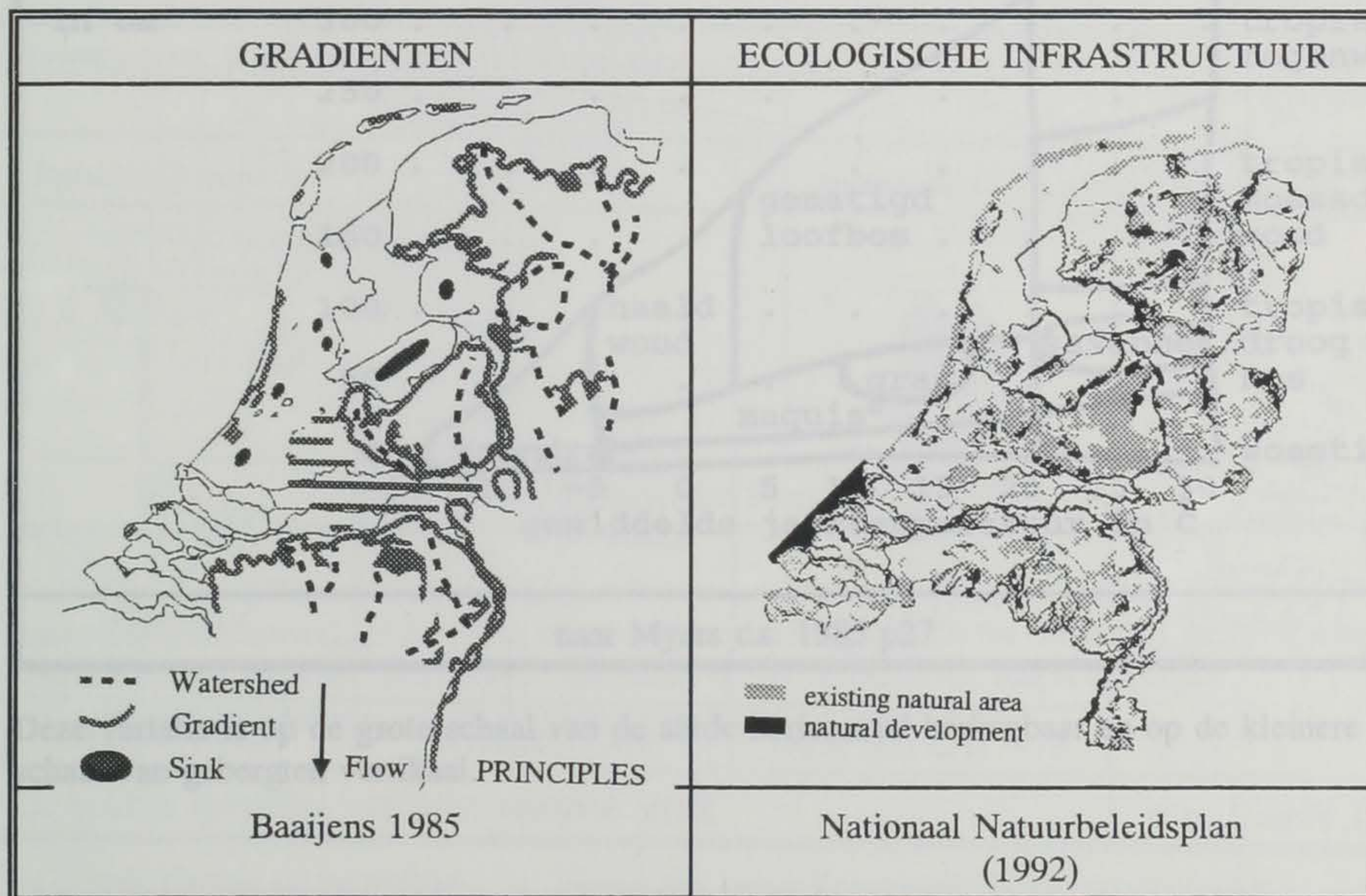
Een deel van deze relatief recente biodiversiteit, met name waar het de bijzondere soorten betreft, is te danken aan differentiatie van hun groeiplaatsen (biotopen) door de mens. Eeuwenlang zeer geregeld traditioneel agrarisch beheer resulteerde in geconcentreerde vermesting (eutrofiëring) in en om het dorp ten opzichte van de vruchtbaarheid van de bodem in de wijde omgeving. Door de eeuwenlange stabiele "verrijking" met mineralen van de directe woonomgeving, verdrongen snelgroeïende cultuurgewassen en cultuurvolgers de oorspronkelijke stabiele natuurlijke begroeiing. Volgens sommigen trad tegelijkertijd "uitmergeling"¹ van de wijdere omgeving van de menselijke oikos op, zodat daar de plaats van eventueel aanwezige algemene, snelgroeïende planten ingenomen door meer langzaamgroeïende, op specifieke mineralenarmoede gespecialiseerde bijzondere plantesoorten. Er ontstond daar een extra stimulans tot verdergaande locatiespecifieke opeenvolging naar steeds subtielere ecosystemen (successie) die bovendien door de mens alleen gebruikt werden zodra weer een oogstbare biomassa voorhanden was.



Een ontwikkeling naar bijzondere voedselarme (oligotrofe) biotopen leidt op zich niet tot veel soorten ter plaatse, maar wel tot bijzondere soorten en dus tot een grote verscheidenheid op hoger schaalniveau. Dit berust op meer specifieke vormen van mineralengebrek en omgevingsdynamiek waarop planten gespecialiseerd kunnen zijn. Zulke planten, met name de exemplaren van de populatie die een marginaal bestaan leiden, brengen weer soortspecifieke insecten en dus insecteneters (reptielen, vogels en ten slotte zoogdieren) met zich mee. Op hun beurt verzorgen deze weer het voorkómen van plagen en het verspreiden van zaden. Doordat de aard van het mineralengebrek door de grote diversiteit in de ondergrond in Nederland overal anders is, kunnen ook onderling zeer verschillende biotopen ontstaan.

Als bijzondere, voedselarme en soortenrijke zandgebieden in het afstroomgebied van bemeste landbouwgronden komen te liggen, wordt de plaats van de op mineraal-armoede gespecialiseerde organismen onmiddellijk ingenomen door meer algemene sterk concurrerende soorten die niet-locatiespecifiek overal groeien waar genoeg voedsel is (gras, brandnetels). Dit is met name door de komst van de kunstmest² gebeurd, waardoor voedselarme gebieden weer ten behoeve van de landbouw in gebruik genomen konden worden. Dit proces is even moeilijk omkeerbaar als het oplossen van suiker in de koffie. Bemesten is een kwestie van seconden, maar het onttrekken van mineralen aan de bodem is een kwestie van decennia of eeuwenlang vasthoudend afmaaien en uitmergelen van de bodem.

De kans op succes van in Nederland vrij algemeen aanvaarde vormen van natuurbeheer is het grootst op plaatsen waar voedselarme, zure, humeuze of droge gebieden afwateren op voedselrijke, basische, minerale of natte gebieden (gradiëntgebieden). In het omgekeerde geval is de kans op succes nihil (storingsgebieden). De gradiëntgebieden zijn ten behoeve van de Tweede Nota Ruimtelijke Ordening door Van Leeuwen³ en later door Baaijens⁴ geïnventariseerd (zie onderstaande figuur links). Deze beelden zijn overigens voor een nationaal plan te gedetailleerd.



Vogels, zoogdieren en reptielen hebben behalve deze voor hun menu onontbeerlijke voedselarme gebieden ook voedselrijke gebieden nodig. Het areaal is voor de zoogdieren en reptielen versnipperd door de uitbreiding van het agrarische gebied en de aanleg van wegen. In het Nationale Natuurbeleidsplan (zie figuur rechts boven) worden daartoe verbindende uitbreidingen tussen bestaande natuurgebieden voorgesteld ("ecologische infrastructuur").

Wat kunnen ontwerpers hier nu mee?

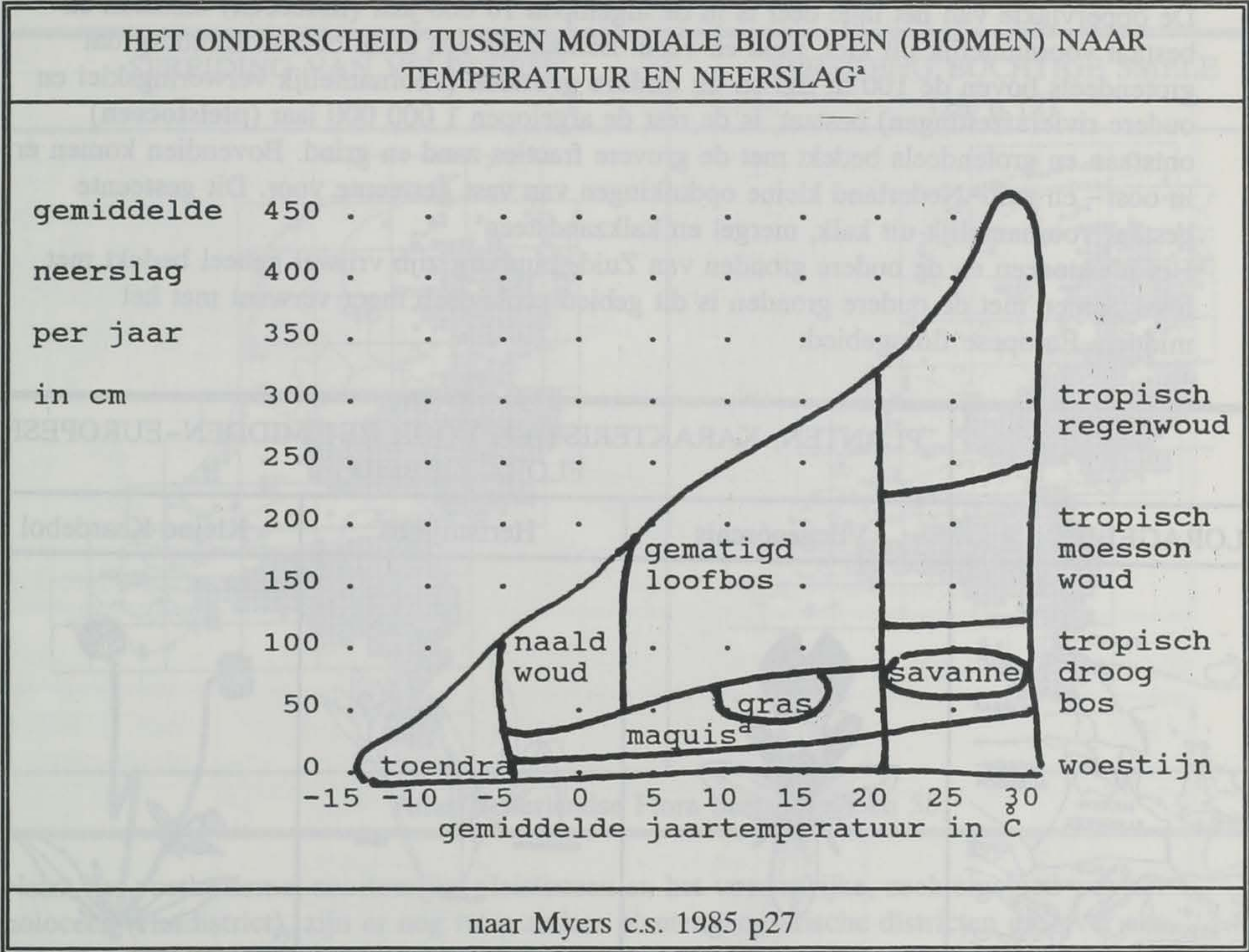
Als omvattend doel voor een duurzame oikos kan biodiversiteit op drie niveaus worden nagestreefd: diversiteit binnen elke soort, diversiteit tussen soorten onderling, en diversiteit tussen biotopen. Het sparen en ontwikkelen van gradiënten, ook bij kleine natuurgebieden vooral ten behoeve van de flora staat daarbij aan de basis, het ontwikkelen van grotere eenheden en ecologische infrastructuur, vooral ten behoeve van de fauna biedt vervolgens meerwaarde, maar is zonder de eerste voorwaarde een "dak zonder huis".



2 VARIATIE GEMETEN IN KILOMETERS

2.1 Vegetatiezones op aarde

De aard van de vegetatie op aarde, onder te verdelen in biomen, is in belangrijke mate afhankelijk van temperatuur en neerslag:



Deze variatie is op de grote schaal van de aarde horizontaal herkenbaar en op de kleinere schaal van gebergten vertikaal.

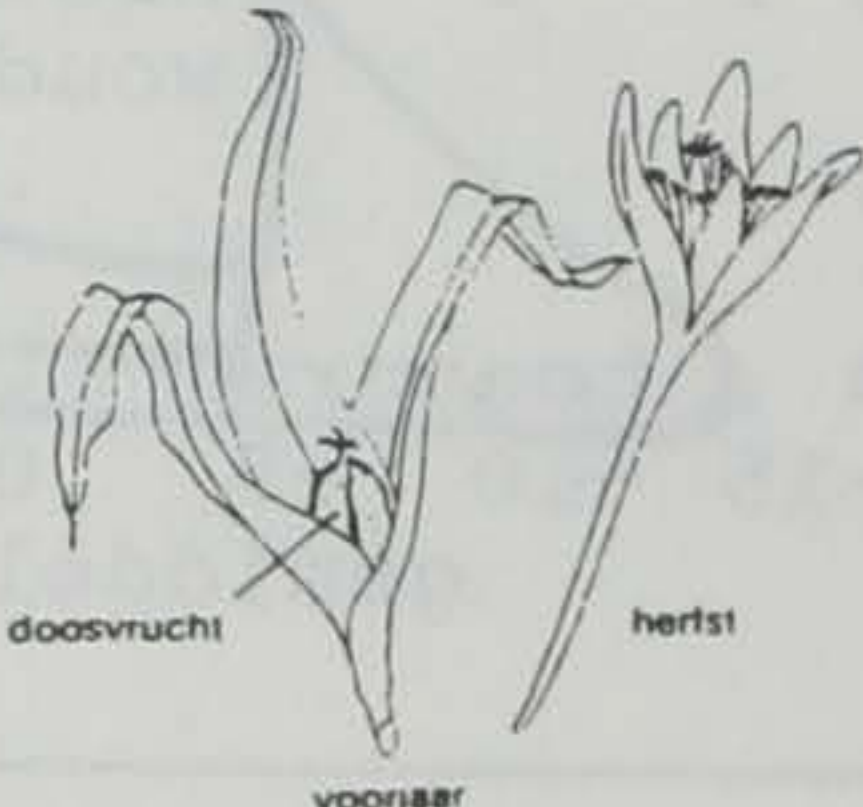
^a Welke 10 biomen kun je op aarde onderscheiden aan de hand van temperatuur en neerslag? In welke biotoop ligt Nederland (gemiddeld per jaar ca. 10 graden Celsius en 80 cm neerslag)

VARIATIE GEMETEN IN KILOMETERS

2.2 Continentale variatie

De oppervlakte van Nederland valt volgens de hoogtelijn van 5 meter + N.A.P. te verdelen in een hoog en een laag deel dat zowel naar bodem als naar vegetatie belangrijk verschilt. De oppervlakte van het lage deel is in de afgelopen 10 000 jaar (**holoceen**) ontstaan en bestaat voornamelijk uit klei, zand en veen. Behoudens een klein deel in Limburg dat grotendeels boven de 100 m ligt en uit **oudere gronden** (voornamelijk verweringsklei en oudere rivierafzettingen) bestaat, is de rest de afgelopen 1 000 000 jaar (**pleistoceen**) ontstaan en grotendeels bedekt met de grovere fracties zand en grind. Bovendien komen er in oost- en zuid-Nederland kleine opduikingen van vast gesteente voor. Dit gesteente bestaat voornamelijk uit kalk, mergel en kalkzandsteen^a.

Het pleistoceen en de oudere gronden van Zuid-Limburg zijn vrijwel geheel bedekt met löss. Samen met de oudere gronden is dit gebied ecologisch meer verwant met het midden-Europese floragebied:

PLANTEN, KARAKTERISTIEK VOOR HET MIDDEN-EUROPESE FLORA-GEBIED			
FLORAGEBIEDEN	Vliegenorchis	Herfsttijloos	Kleine Kaardebol
			
	619 ⁵ H43 (zie p.20)	474 G27,G47kr	399 H43,H47
Atlas Ned. Flora 1, p16	Kelle & Sturm (1980)		

De rest van Nederland kan tot het Atlantische floragebied gerekend worden, hoewel in de bossen ten oosten van de Maas en in Oost Gelderland nog typisch Midden-europese soorten worden aangetroffen^b. Floristisch kan men nooit scherpe grenzen trekken.

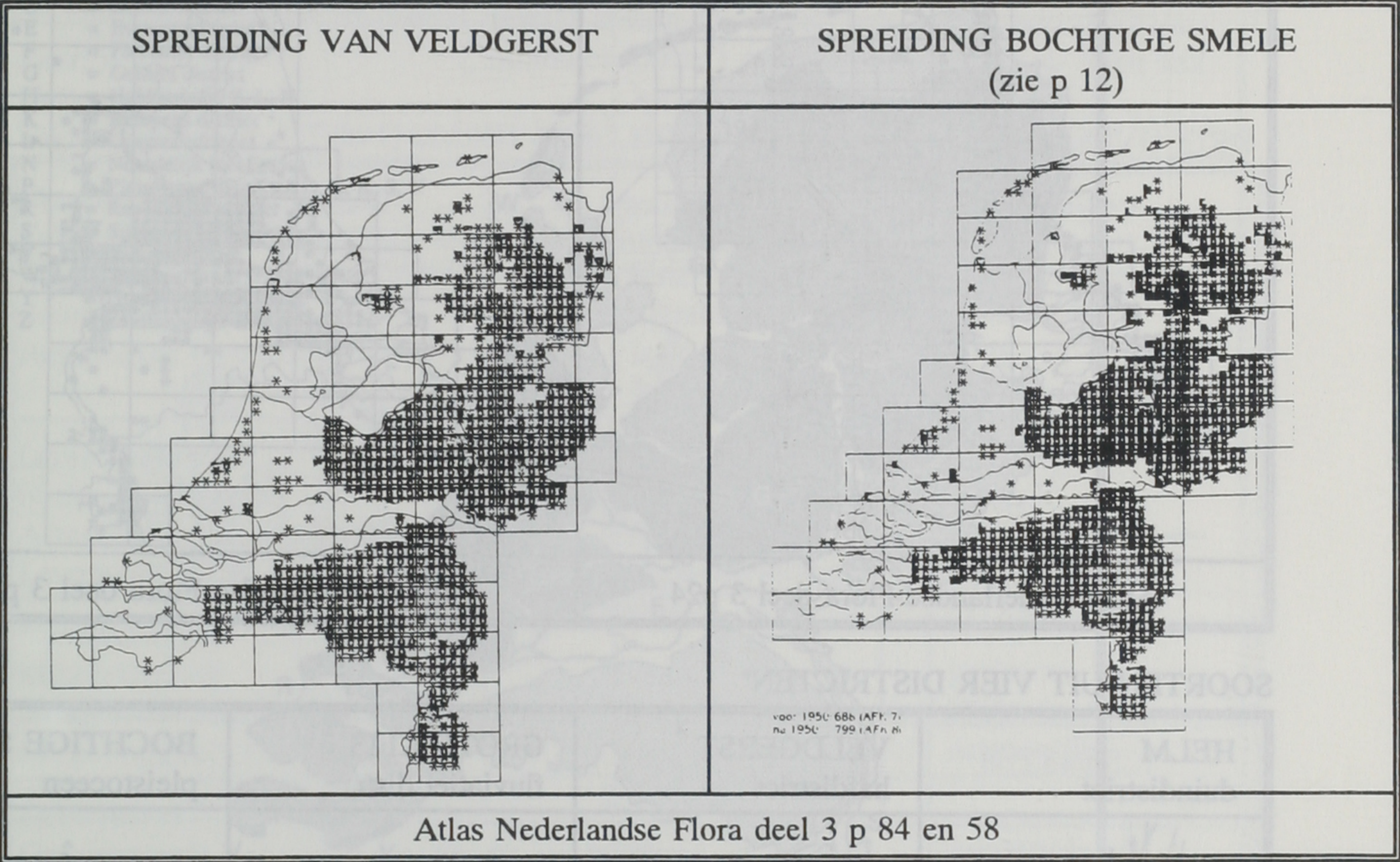
^a Welke drie geologische eenheden onderscheidt men in Nederland?

^b Welke twee Europese floragebieden zijn er vertegenwoordigd?

VARIATIE GEMETEN IN KILOMETERS

2.3 Plantengeografische districten in Nederland

Een ecologisch verschil tussen hoog en laag Nederland kan bijvoorbeeld worden opgemaakt uit de verspreiding van Veldgerst en Bochtige Smele:

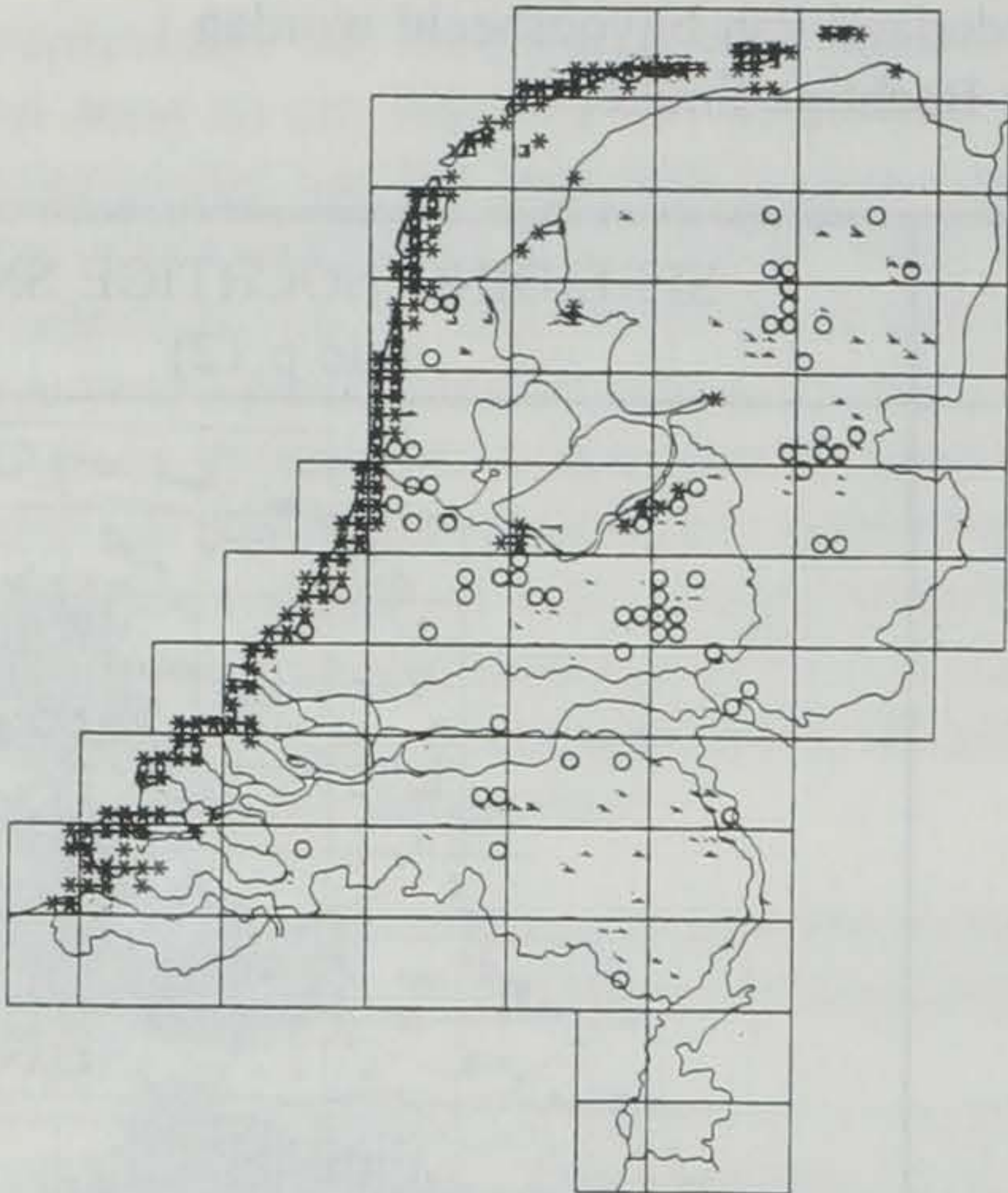
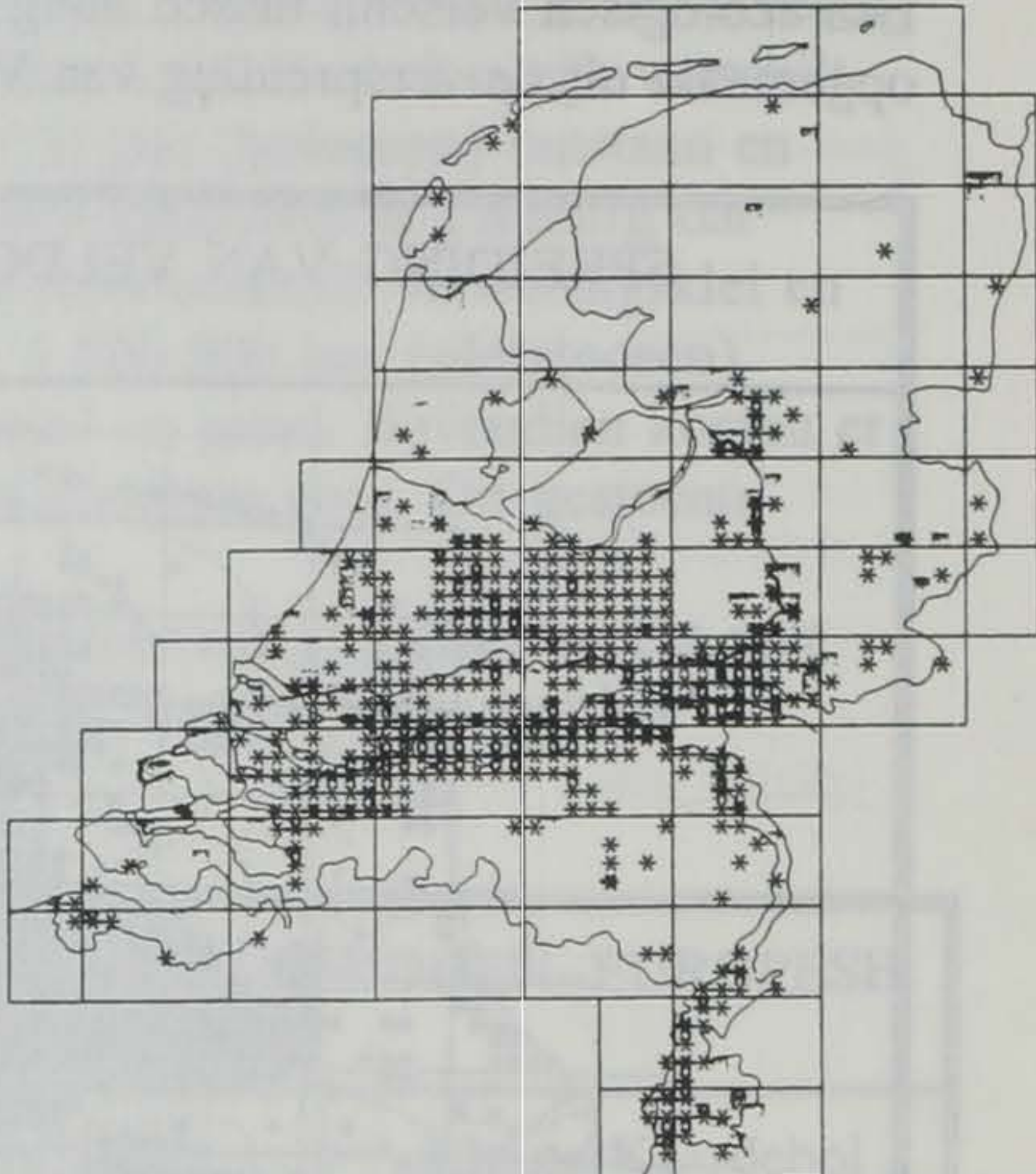


Naast het voedselarme, soortenrijke pleistoceen en het voedselrijke, zeekeleigebied van het holoceen (Hafdistrict), zijn er nog twee andere plantengeografische districten die over een specifieke plantengroei beschikken: het duin- en rivierendistrict, respectievelijk bijvoorbeeld herkenbaar aan de spreiding van Helm en Grote Klis.

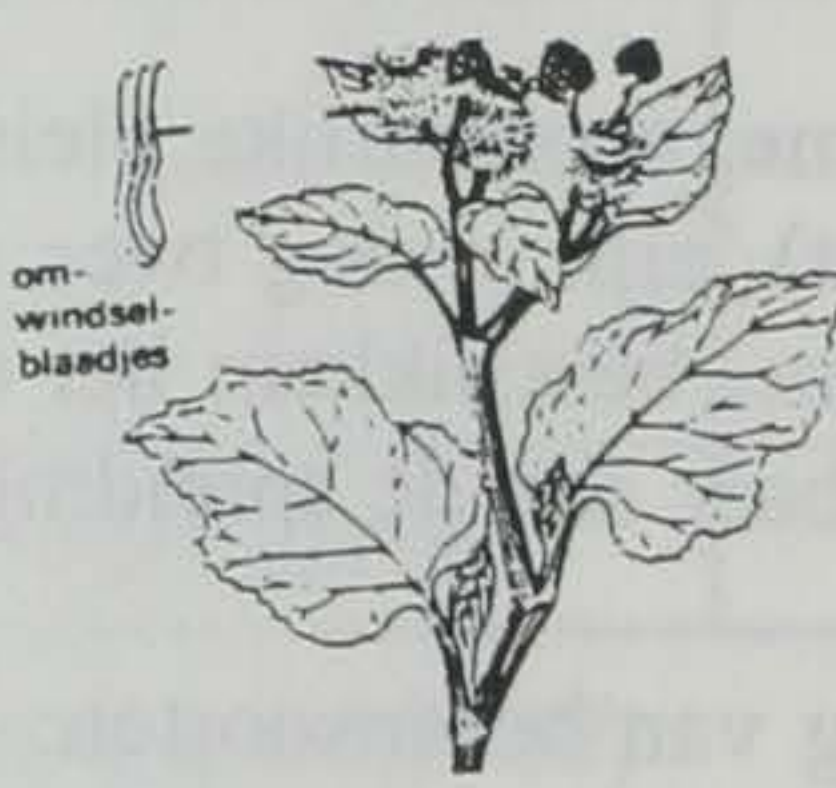
De huidige spreiding van boomsoorten:

- | | |
|------------------------|--|
| PLEISTOCEEN en DUINEN: | grove den, amerikaanse eik, beuk, ratelpopulier, hazelaar, hulst, robinia pseudo-acacia, amerikaanse vogelkers |
| HOLOCEEN en RIVIEREN: | zwarte populier, wilg, rode kornoelje |
| ALGEMEEN: | els, es, esdoorn, meidoorn, berk, lijsterbes |

VARIATIE GEMETEN IN KILOMETERS

DE SPREIDING VAN HELM	SPREIDING VAN GROTE KLIS
	
Atlas Nederlandse Flora deel 3 p24	Atlas Nederlandse Flora deel 3 p28

SOORTEN UIT VIER DISTRICTEN^a

HELM duindistrict	VELDGERST hafdistrict	GROTE KLIS fluviaal distr.	BOCHTIGE SMELE pleistoceen
			
Kelle & Sturm			

^a Noem vier plantengeografische districten die in Nederland worden onderscheiden. Noem uit elk district twee kenmerkende bomen of planten.

VARIATIE GEMETEN IN KILOMETERS

In Heukels' Flora (1990) zijn de plantengeografische districten van Van Soest (1929/32) als floradistricten aangegeven:



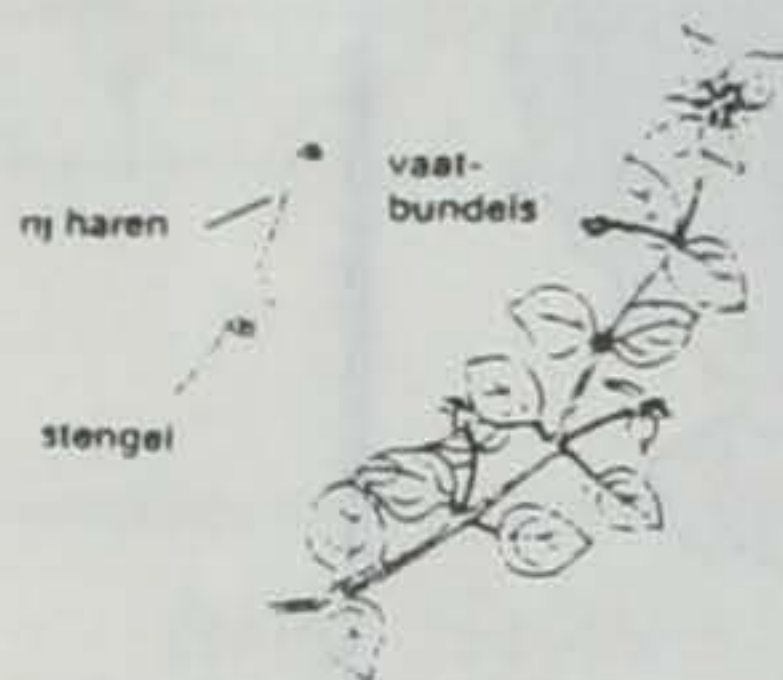
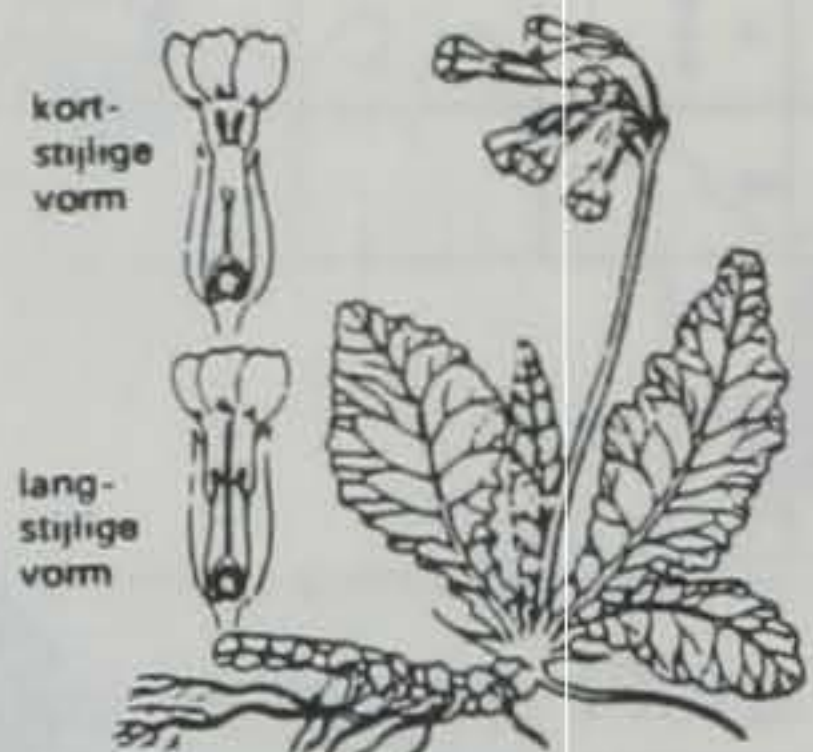
3 VARIATIE GEMETEN IN METERS

3.1 Variatie in overlevingsstrategieën bij planten

Er zijn bij wilde planten volgens Grime (1988) drie verschillende *overlevingsstrategieën*:

- 1 snel groeien, voortplanten en het veld ruimen, zoals Vogelmuur ("ruderals")
- 2 concurrentiekracht ontwikkelen en dan voortplanten zoals Wilgeroosje ("competitors")
- 3 moeilijke omstandigheden dulden die andere planten mijden en voortplanten zodra het kan zoals de Gulden sleutelbloem ("stress-tolerators")

DRIE OVERLEVINGSSTRATEGIEËN VOLGENS GRIME (1988)^a

Vogelmuur ("ruderal")	Wilgeroosje ("competitor")	Gulden sleutelbloem ("stress-tolerator")
		
128 P48,P68	274 R47,R67, H47,H62	310 G43,G47kr, H43,H47
Kelle & Sturm, 1980, pp 52, 68, 67		

Vogelmuur kan 14 dagen na ontkieming weer zaad zetten en is wat dat betreft recordhouder onder de Nederlandse planten. Het Wilgeroosje zoekt het snel in de hoogte om andere planten af te troeven, maar kan door gebrek aan mineralen bij zo'n groei-snelheid verzwakken en omvallen. De Gulden sleutelbloem is een specialist die alleen in voor ons land bijzondere omstandigheden voorkomt en daarom beschermd is⁶.

Ruderals en competitors komen naast enkele soorten stress-tolerators vooral massaal voor in een zich nieuw vestigend plantendek (pioniersstadium), in een ver ontwikkelde, stabiele vegetatie (climax-stadium, zie tabel op bladzijde 15^b) komen naast enkele soorten ruderals en competitors vele soorten stress-tolerators voor. Daar de agrarische

^a Welke overlevingsstrategieën onderscheidt Grime (1988)?

^b Geef 5 verschillen tussen pionierstadium en climaxstadium volgens Odum (1971).

DE VARIATIE GEMETEN IN METERS

bedrijvigheid een systeem steeds in het pioniersstadium wil houden omdat hoge netto-productie een kenmerk is van dit stadium, worden hogere stadia door menselijk ingrijpen zeldzaam^a.

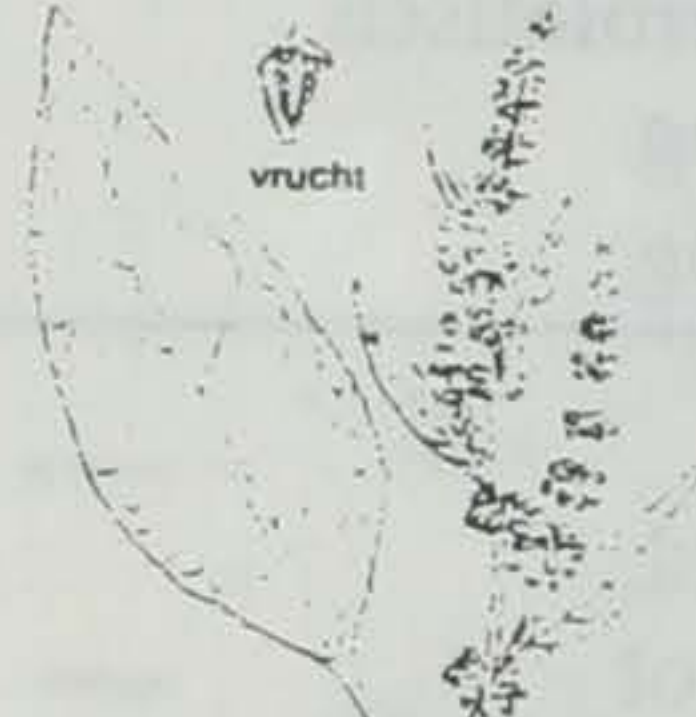
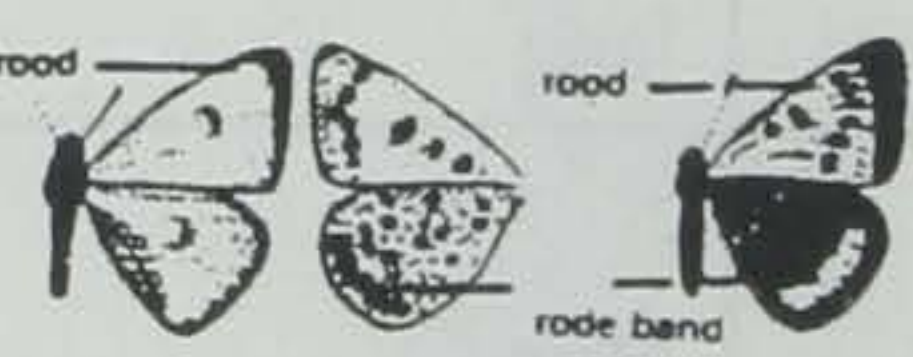
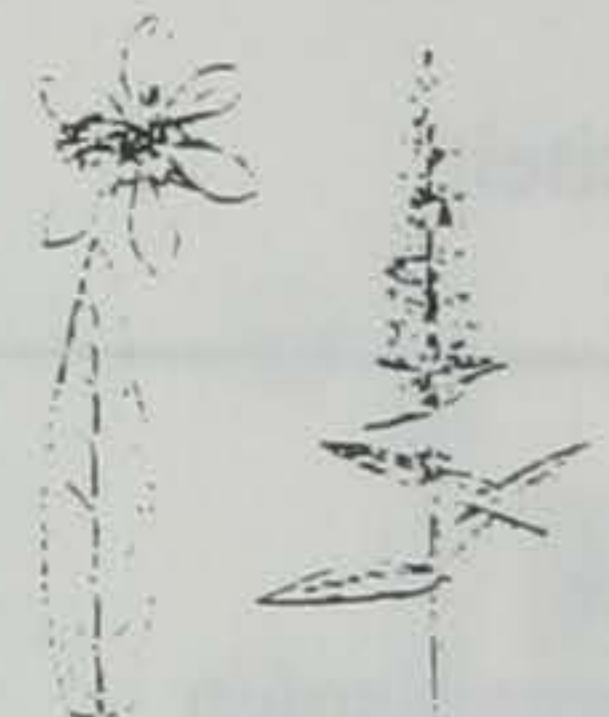
PIONIER- EN CLIMAX-SYSTEMEN	PIONIER	CLIMAX
<i>Energie</i> Netto-productie Voedselketens	hoog lineair	laag webvormig
<i>Gemeenschapsstructuur</i> Totale hoeveelheid organisch materiaal Anorganische nutriënten Soortdiversiteit Ruimtelijke diversiteit	klein extrabiotisch laag laag	groot interbiotisch hoog hoog
<i>Levenskenmerken</i> Niche-specialisatie Afmetingen van organismen Levenscycli	breed klein kort, eenvoudig	smal groot lang, complex
<i>Nutrientencycli</i> Mineralencycli Nutriënten-uitwisseling Hergebruik	open snel onbelangrijk	gesloten langzaam aanzienlijk
<i>Selectiedruk</i> Groeistrategie Productie	snel kwantiteit	gecontroleerd kwaliteit
<i>Homeostase</i> Symbiose Nutriëntenconservatie Toevalligheid Informatie	onontwikkeld gering hoog weinig	ontwikkeld aanzienlijk laag veel
naar ODUM (1971) blz. 252		

^a Wat betekenen de strategieën volgens Grime voor de eisen die de plant aan de bodem stelt? Naar welke categorie gaat de belangstelling van de natuurbescherming in het bijzonder uit?

3.2 Variatie door symbiose en concurrentie

De meeste diersoorten zijn relatief plaatsgebonden door afhankelijkheid van specifieke plantensoorten.

De Vuurvlinder bijvoorbeeld legt zijn eieren slechts op één enkele plant, de Waterzuring, die daarvoor bovendien in zwakke conditie (met weinig antistoffen) moet zijn (in goede conditie maakt de plant anti-vraatstoffen). In Nederland kan men de Grote vuurvlinder nog slechts in de veengebieden op het grensgebied van Friesland en Overijssel vinden, van juni tot half augustus zich voedend op de Kattestaart.

Waterzuring	Grote vuurvlinder	Kattestaart
		
109 V18,V19		271 R27,R28 H27,H28,V17
Kelle & Sturm, 1980 p147, 1979 p60, 1980 p147		

Een ander voorbeeld van specifieke afhankelijkheid is de Jacobsvlinder wiens rups zich bij voorkeur voedt met het voor de meeste andere organismen zeer giftige Jacobskruiskruid. Het gif van deze plant slaat deze opvallend geel-zwart-gestreepte rups op, waardoor hij zelf als rups en als (rood-zwarte) vlinder, giftig is voor belagers.

Als de aanwezigheid of opneembaarheid van mineralen (zout vermindert bijvoorbeeld de opneembaarheid) de beperkende factor is, kunnen slechts de specialisten, de "bijzondere soorten" overleven. Het zijn juist deze soorten die bij bemesting worden weggeconcentreerd door de ruderals en competitors.

Een voedselarme omgeving maakt bovendien planten beter eetbaar voor herbivoren en insecten. De aan minderalenarmoede lijdende of ziekelijke plant huisvest meer meeëters.

In een dergelijke omgeving ontstaat dan een rijkdom aan insecten en insecteneters (zoals bijvoorbeeld de ooievaar!). Relatieve voedselarmoede dwingt planten tot inbouw van cholesterol in hun celmembranen om teruglekken van binnengehaalde ionen naar de omgeving te voorkomen. Hierdoor missen zij de mogelijkheid om sitosterol in hun celmembranen op te nemen. Sitosterol maakt de plant voor herbivoren (van rund tot

DE VARIATIE GEMETEN IN METERS

rup) oneetbaar en beschermt op die manier tegen vraat. Dit betekent weer dat het ecosysteem minder soorten kan onderhouden^a.

De soortenrijkdom van een ecosysteem hangt deels af van de staat waarin de planten verkeren.

Koeien op een rijkbemest weiland buigen zich zover hun hals reikt over het hek om gras van een naburig onbemest weiland te kunnen eten en terwijl ze het bemeste gras laten staan. De boer zet een zieke koe graag op een onbemest weiland.

De Koolmees doet het beter dan ooit in de thans verzuurde bossen met hun rijkdom aan parasieten, ookal hebben ze daardoor kalkgebrek en dunne eierschalen⁷.

De relatie van planten met dieren, met name insecten, wordt per soort beschreven in de Oecologische Flora van Nederland, deel 1 t/m 5 (Weeda c.s. 1985 e.v. vijf delen). De Heukels' Flora verwijst hiernaar door per soort het deel en de pagina te noemen.

De vraag hoe dieren "hun" planten kunnen herkennen, hangt op dit schaalniveau samen met de perceptie van geur, kleur en vorm die in de natuur nauw samenhangt met het systeem van voortplanting. De vraag hoe stampers "hun" stuifmeelkorrels kunnen herkennen past op het niveau van de micrometer of wellicht nog lager.

Na het probleem van de bevruchting, dat in hoge mate coördinatie in ruimte en tijd vergt, volgt voor de plant het probleem van de zaadverspreiding. Deze problemen voor de plant spelen overigens op verschillende schaalniveaus. Demografische en genetische "isolatie" van groepen van een soort (populaties) leidt tot vermindering van genetische diversiteit. In 50 generaties blijft bij een minimum-areaal misschien slechts 10% van het genetisch materiaal over. Dit vermindert weer het aanpassingsvermogen en heeft dus verminderde overlevingskansen tot gevolg. Genetische verarming wordt een groot probleem. Men zou op dit moment van bedreigde soorten en de bijzondere genenvariatie binnen plaatselijke populaties genenbanken kunnen aanleggen, want een minimum-areaal van een populatie is voor het behoud van de genenvariatie niet voldoende.

Voor het natuurbeheer en ruimtelijke ordening is dit een belangrijk onderwerp met betrekking tot de planning van soortspecifieke ecologische infrastructuur. In het Natuurbeleidplan (NBP 1989) wordt een "ecologische hoofdstructuur" (EHS) voorgesteld. Daarin worden belangrijke natuurgebieden met elkaar verbonden middels corridors waarlangs uitwisseling moet gaan plaatsvinden. Dit is meer een oplossing voor enkele soorten dieren zoals vissen, zoogdieren en reptielen dan voor vogels, insecten en de basis van de voedselpyramide, de planten. Gezien de lage verspreidingssnelheid van de meeste

^a Geef een voorbeeld van de causale samenhang tussen voedselarmoede en soortenrijkdom.

DE VARIATIE GEMETEN IN METERS

plantesoorten zullen de botanische effecten te verwaarlozen of zelfs negatief zijn. Wil men daarmee de Paardebloem in zijn verspreiding helpen, of juist meer zeldzame soorten?^a

^a Op welke schaalniveaus en waarom is de herkenning van planten en dieren onderling en door elkaar van belang? Welke factoren spelen daarbij een rol? In welke fase van de voortplanting is deze herkenning belangrijk en welke fase volgt daarna? Welke betekenis heeft dit voor de planning van ecologische infrastructuur?

DE VARIATIE GEMETEN IN METERS

3.3 Variatie naar biotoop

Op basis van het werk van Van der Maarel (1971) hebben Runhaar, Groen, Van der Meijden en Stevers (1987) de Nederlandse biotopen ingedeeld naar biotooptypen (zie de lijst op blz.20). Deze indeling staat sinds 1990 bij elke soort in de gezaghebbende Heukels' flora vermeld en is geschikt om aan de hand van indicatorsoorten ecologische potenties te schatten en het effect van technische ingrepen te beschrijven.

Bij deze indeling van biotopen is vooral gebruik gemaakt van direct op de plant inwerkende factoren, en niet op de onderliggende oorzaken zoals bodemtype en waterhuishouding. Die zijn wel belangrijk voor effectanalyse van technische ingrepen, maar verschillende oorzaken leiden vaak tot eenzelfde soort vegetatie en dezelfde oorzaken kunnen tot verschillende vegetaties leiden^a.

Zilte of brakke biotopen kunnen bijvoorbeeld zowel door zilt of brak oppervlaktewater als door kwel veroorzaakt worden. Kwel kan op zijn beurt, afhankelijk van de chemische samenstelling van het water zowel tot een vegetatie van voedselarme, voedselrijke gronden als tot zoutminnende vegetaties leiden. Dit is afhankelijk van het soort water (zout, zoet, brak, Fe-houdend enzovoort).

Door de indelingskenmerken zo dicht mogelijk bij de plant te leggen blijft het aantal biotooponderscheidingen beperkt, terwijl daarnaast ruimte overblijft voor verdergaande ecosystematisch onderscheid waarbij van deze indeling gebruik kan worden gemaakt zonder last te hebben van vooropgestelde verklaringen.

In de gebruikte kenmerken kan men een zekere hiërarchie herkennen waardoor een hoger kenmerk niet altijd verder hoeft te worden onderverdeeld.

Binnen de brakke en zilte milieus is bijvoorbeeld het zoutgehalte (saliniteit) zo overheersend, dat geen onderscheid meer wordt gemaakt naar trofietoestand. Lagere kenmerken zoals verstuiving (st) hoeven niet bij alle hoger onderscheiden kenmerken te worden toegevoegd.

De hiërarchie kan er ook toe leiden dat kenmerken van een lagere orde verschillend gedefinieerd zijn naar gelang het vigerende hogere kenmerk. De zuurgraad hangt bijvoorbeeld in water sterk samen met het bicarbonaatgehalte (CO_3^{2-} als buffer tegen verzuring). Op het land vormen daarentegen kalk en de basenbezetting van het kationen-uitwisselingscomplex de voornaamste buffers. Door eerst land- en watervegetaties te onderscheiden kan men beide effecten samenvatten onder het begrip zuurgraad zonder daarmee hun onderscheid teniet te doen^b.

^a Waarom is de indeling naar biotooptypen van Runhaar, Groen, Van der Meijden en Stevers niet op oorzakelijke differentiatiefactoren zoals bodemtype en waterhuishouding gebaseerd?

^b Wat zijn de voordelen van een zekere hiërarchie in de typologie?

ECOTOPEN

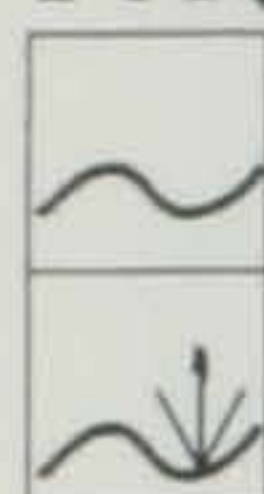
	W Water
	V Verlandings-vegetatie
	P Pionier-vegetatie
	G Grasland
	R Ruigte
	H Bos

VOEDSELARM			VOEDSELRIJK	
<zuur		basisch>	matig	zeer
1	2	3	7	8

kalkrijk	muren
----------	-------

brak	zilt
------	------

1 AQUATISCH



W11	W12
V11	V12

32

W17	W18	W18sa	bW1
V17	V18	V18sa	bV1

33

34

2 NAT



P21	P22	P23
G21	G22	G23
8	10	12
R24		
H21	H22	

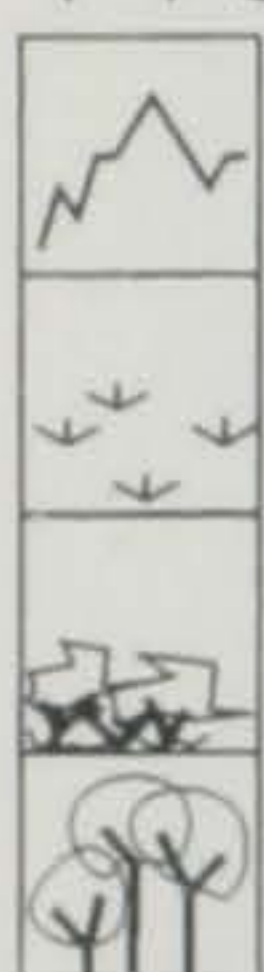
P27	P28
G27	G28
R27	R28
H27	H28

18

22

bP2	zP2
bG2	zG2
bR2	zR2

4 VOCHTIG



P41	P42	P43		P40kr	P40mu	P47	P48	P48tr	
G41	G42	G43		G47kr		G47	G48		bG4
9	11	13	R44	21	20	R47	R48		bR4
H41	H42	H43				H47	H48		
	25	26						27	

6 DROOG



P61	P62	P63	P63ro
G61	G62	G63	
14	15		
16			17
R64			
H61	H62	H63	
30	31		
P60mu	P67	P68	
24			
G67	G68		
14			
R67	R68		
		H69	
			bP6st



<ACHTERUITGANG

VOORUITGANG>

Volgens de Atlas van de Nederlandse flora bij een vergelijking van groepen voor en na 1950.

De cijfers bij de groepen verwijzen naar de nummering in de Atlas

DE VARIATIE GEMETEN IN METERS

Deze indeling maakt allereerst onderscheid tussen water- (W), verlandings- (V) en landbiotopen in het zilte (z), brakke (b) en zoete milieu. De landbiotopen worden verder onderscheiden naar de successiestadia in pionier- (P), grasland- (G), ruigte- (R) en bosbiotopen (H), onderverdeeld in nat (2), vochtig (4) en droog (6).

Binnen de water- en verlandingsvegetaties worden sterk organisch belaste (polysaprobe) biotopen gemarkeerd met een toevoeging "sa".

Vervolgens wordt onderscheid gemaakt in verschillende graden van voedselrijkdom (trofietoestand) en binnen de voedselarme (oligotrofe) biotopen onderscheid tussen zuur en basisch. Binnen de voedselrijke (eutrofe) biotopen heeft nadere indeling naar zuurgraad weinig zin, omdat de zuurgraad vooral in oligotrofe biotopen invloed heeft op de huishouding van voedingsstoffen. Binnen matig voedselrijke milieus wordt alleen voor pioniervegetaties en graslanden op vochtige grond een aparte groep van kalkrijke milieus onderscheiden door een toevoeging "kr" aan de codering.

Binnen de pioniervegetaties worden stuivende, geroerde en betreden biotopen onderscheiden respectievelijk met de toevoeging "st", "ro" en "tr".

De biotoop van muurvegetaties krijgen een toevoeging "mu"^a.

In de tabel op bladzijde 20 zijn verwante biotooptypen in zgn. "ecologische groepen" omlijnd. Van deze ecologische groepen zijn in het derde deel van Atlas van de Nederlandse flora spreidingskaarten gemaakt van voor en na 1950. In de tabel is verder aangegeven welke in de loop van deze eeuw zijn vooruit- (++) en (+) en achteruitgegaan (- en -). Het is duidelijk dat de oligotrofe gebieden sterk zijn achteruitgegaan^b.

De meeste soorten komen in verschillende biotopen tegelijk voor, zij hebben een brede "ecologische tolerantie". De soorten die slechts in een of twee biotopen voorkomen zijn zeldzaam en daardoor voor leken minder geschikt als indicatorsoort.

Men kan dus als leek een biotoop niet herkennen aan het voorkomen van een enkele soort, men moet meer soorten (bijvoorbeeld 4) bijeen vinden die dezelfde biotoop indiceren, wil men kunnen concluderen dat men zich in die biotoop bevindt. Hoe breder de tolerantie van de gevonden soorten, desto meer indicatoren heeft men nodig.

^a Wat betekenen in de Heukels' Flora bij een soort achtereenvolgens de volgende toevoegingen: W18sa, V11, H27, G23, P21, P28, H42, H47, G47kr, P41, P42, P43, P40mu, H61, H63, P63ro

^b Noem drie biotopen die achteruitgaan.

DE VARIATIE GEMETEN IN METERS

Runhaar c.s. (1987) houden als criterium voor de indeling van soorten in biotooptypen en ecologische groepen aan^a:

een soort wordt ingedeeld in zoveel ecologische groepen als noodzakelijk is om minimaal twee derde van het voorkomen van een soort te verklaren, gesteld dat alle ecotooptypen over dezelfde oppervlakte zouden voorkomen

Als de soorten in alle ecotooptypen zouden worden ingedeeld waarbinnen ze ooit zijn aangetroffen, dan zou de indeling weinig specifiek zijn. Door uit te gaan van gelijke oppervlakken worden minder specifieke biotopen die echter een relatief groot oppervlak in Nederland beslaan uitgefilterd. Reukgras groeit bijvoorbeeld optimaal in schralere graslanden (G22, G42, G62), maar komt daarnaast ook voor in zeer voedselrijke graslanden (G27, G47), zij het minder vaak en met een lagere bedekking. Zeer voedselrijke graslanden zijn in Nederland echter vele malen algemener dan voedselarme en matig voedselrijke graslanden. Het gevolg is dat Reukgras, ondanks een voorkeur voor schralere graslanden, absoluut gezien het meest voorkomt in zeer voedselrijke graslanden. Door uit te gaan van het relatieve voorkomen van de soort per ecotype speelt de algemeenheid van zeer voedselrijke graslanden geen rol bij de toedeling van de soort^b.

Runhaar, Groen, Van der Meijden en Stevers noemen bij de meeste biotooptypen twee categorieën indicatorsoorten. Categorie 1 komt alleen in betreffend biotooptype of in twee nauwverwante biotooptypen voor, categorie 2 heeft een bredere ecologische tolerantie:

^a Welk criterium voor de indeling van soorten in biotooptypen houden Runhaar c.s. aan en waarom?

^b Waarom zijn soorten met een brede ecologische tolerantie minder geschikt als indicator?

3.4 Variatie in levensgemeenschappen

Behalve door de biotoop worden organismen ook beïnvloed door elkaar. Zij vullen elkaar aan door specialisatie in een combinatie van concurrentie en samenwerking, en dat destem meer naarmate de successie vordert. De eerste planten veroorzaken een microklimaat en een bodemstructuur waardoor zij de biotoop geschikt maken voor andere soorten, zowel planten als dieren (facilitatie).

De biotoop en zijn levensgemeenschap (samen het ecosysteem) begint grote fluctuaties in de abiotische omgeving tegen te houden alsmede water en voedingsstoffen vast te houden. Specifieke insecten verzorgen steeds beter de bestuiving en het opruimen van zwakke planten. Vogels houden de insectenpopulatie in bedwang en verspreiden de zaden van vruchtdragende planten. Grazers houden open plekken in stand zodat hier en daar de zon vrij spel heeft, roofdieren houden het aantal grazers beperkt. De voortplantingscyclus van elk deelnemend organisme met zijn consumptieve en produktieve perioden raakt op die van andere soorten afgestemd en vindt voor elke fase de dan benodigde milieu-omstandigheden. Het ontstaan van onderlinge relaties vergt dan ook coordinatie in de ruimte en synchronisatie in de tijd en dus in het algemeen: tijd.

Zo kunnen in hetzelfde biotooptype toch verschillende levensgemeenschappen groeien, naar gelang de geschiedenis van hun ontwikkeling. Daardoor verandert immers de biotoop zelf en selecteert weer anders. Gesteld bijvoorbeeld dat in een vroeg stadium zich vlinderbloemigen hebben gevestigd om in samenwerking met verschillende bacteriesoorten stikstof uit de lucht te binden en in de bodem te brengen, dan volgt een andere successiereeks, dan wanneer zij zich later of nooit ter plaatse hebben gevestigd. In dat geval zou de vegetatie geheel afhankelijk zijn geweest van toevallige stikstofbemesting van buitenaf.

Binnen de verzameling locaties van een biotooptype ontwikkelen zich enerzijds verschillende levensgemeenschappen, terwijl anderzijds levensgemeenschappen zich over naburige biotooptypen verspreiden volgens het dominantiebeginsel van Van Leeuwen (zie pag. 34). In de overgangen van de ene biotoop naar de andere ontwikkelen zich weer specifieke, vaak extra interessante gespecialiseerde levensgemeenschappen. Er is dus (met name bij de voedselrijke biotopen) niet een strikte een-op-een-relatie tussen biotopen en levensgemeenschappen.

Met name de mens plant in zijn akkers en tuinen soorten die hij wil, ongeacht de biotoop en deze verspreiden zich in de natuurlijke omgeving. Hij brengt de biotoop meestal terug in een pionierstadium en plant er soorten in die thuishoren in andere werelddelen en in verder ontwikkelde successiestadia zoals het tropisch regenwoud, een ecosysteem dat in zijn eindfase (climax-stadium) verkeert.

DE VARIATIE GEMETEN IN METERS

Tal van ecosystemen bereiken hun climax niet doordat een specifieke vorm van externe dynamiek (grazen, maaien, branden, graven) hen dat belet. Wanneer deze dynamiek een regelmaat heeft die tientallen of honderden jaren wordt volgehouden, stelt de levensgemeenschap zich daarop in, en komt toch tot zeer specifieke verbanden^a. De onderlinge verbanden tussen planten zijn – betrekkelijk los van de biotoop – geïnventariseerd in Nederlandse plantengemeenschappen. Men onderscheidt 38 klassen (volgens Den Held, 1989), nader onderverdeeld in orden, verbonden en associaties:

KLASSEN	ORDEN	VERBONDEN	ASSOCIATIES
1 Eendekroos	1A	1Aa	
2 Zeegras			
3 Ruppia			
4 Kranswieren			
5 Fonteinkruiden	5A	5Aa 5Ab	5Ab1 5Ab2
	5B	5Ba 5Bb 5Bc	5Ba3 5Bb1
	5C	5Ca	
6 Oeverkruid	6A	6Aa	6Aa1, 6Aa4
7 Muurvaren	7A	7Aa 7Ab	7Aa2
8 Zeekraal	8A	8Aa	
9 Vloedmerk- gemeenschappen	9A	9Aa	
	9B	9Ba	9Bb
10 Dwergbiezen	10A	10Aa	
11 Tandzaad	11A	11Aa 11Ab	11Aa1, 11Aa2 11Ab1, 11Ab3
12 Ganzevoet	12A	12Aa	12Aa1, 12Aa4, 12AaII
	12B	12Ba 12Bb 12Bd	12Ba1, 12Ba2, 12Ba8 12Bb1, 12Bb2
12 Ganzevoet			
enzovoort			

Deze plantengemeenschappen staan ook bij elke soort in de Heukels' flora vermeld. Enkele wetenschappelijke namen uit deze indeling en haar voorgangers treft men vrij vaak aan in de literatuur, bijvoorbeeld Salicion (32Aa en 33Aa), Alnion (35Aa) enz.

Voor ontwerpers een eenvoudiger indeling naar plantengemeenschappen gemaakt door Van Leeuwen en Doing Kraft. De nadruk ligt hierbij op het vóórkomen van bomen en struiken op hun natuurlijke standplaats. Dit is een benadering die de benadering vanuit plantengemeenschappen verbindt met de biotopenbenadering.

^a Waardoor draagt hetzelfde biotooptype niet altijd dezelfde levensgemeenschap? Noem twee klassen uit de klassificatie volgens Den Held (1989).

3.5 Plantengemeenschappen gekoppeld aan hun biotoop

Vanzelfsprekend kent iedere streek in Nederland die enige tijd voor successie heeft gehad een typerende begroeiing. De toevalligheden van eerste vestigingen zijn uitgefilterd. Deze min of meer "definitieve" begroeiing is echter niet alleen afhankelijk van de grondsoort maar ook van het klimaat en de ligging ten opzichte van het grondwater. Veen kan bijvoorbeeld alleen blijven bestaan bij een hoge grondwaterstand. Wanneer dit niet het geval is mineraliseert het en wordt uiteindelijk CO_2 en H_2O .

In dit hoofdstuk worden de grondsoorten met de bijbehorende natuurlijke bosvegetaties in het kort behandeld. Het zal u wel duidelijk zijn dat situaties, waarin de omschreven vegetaties voorkomen in Nederland schaars zijn, omdat er met kwistige hand gestrooid wordt met allerlei soorten mest. Het gevolg daarvan is, dat alle landschappen in ons land wat betreft de vegetatie op elkaar gaan lijken. Wij menen echter, dat bij een ekologisch verantwoorde keuze van beplanting en een daaraan aangepast beheer, we weer kenmerkende typen van beplanting in de verschillende delen van ons land terug kunnen krijgen. Bovendien moet u deze beschouwing als een leidraad bij u keuze voor beplanting in een gebied lezen, immers planten die van nature in een gebied voorkomen zullen bij aanplant in dat gebied ook vaak beter groeien. Kennis van de ligging van de belangrijkste Nederlandse grondsoorten kan verkregen worden uit de bodemkaarten van Nederland schaal 1:50.000 met een verklarende beschrijving van het gebied en de voorkomende landschappen. Ontleend aan het boek: "Landschap en beplanting" van Chris van Leeuwen en Doing Kraft zijn de volgende gegevens.

In profielen zijn weergegeven de ligging van de belangrijkste grondsoorten met de bijbehorende bosvegetatie. De gebruikte profielen zijn schematisch voorgesteld en komen in werkelijkheid nooit zo voor. Zij zijn een illustratie van de onderlinge rangschikking van een aantal Nederlandse landschappen op verschillende plaatsen. Voor de werkelijke situatie moet de bodemkaart geraadpleegd worden. De bijbehorende bostypen zijn die van het oorspronkelijke landschap en zijn derhalve in de meeste gevallen al lang verdwenen en door allerlei cultuursoorten vervangen.

De botanische samenstelling van de voorkomende bostypen wordt niet uitputtend beschreven; hiervoor moet specifieke literatuur geraadpleegd worden. De voornaamste bomen worden wel gegeven evenals hun plaats in het landschap en de voornaamste milieufactoren.

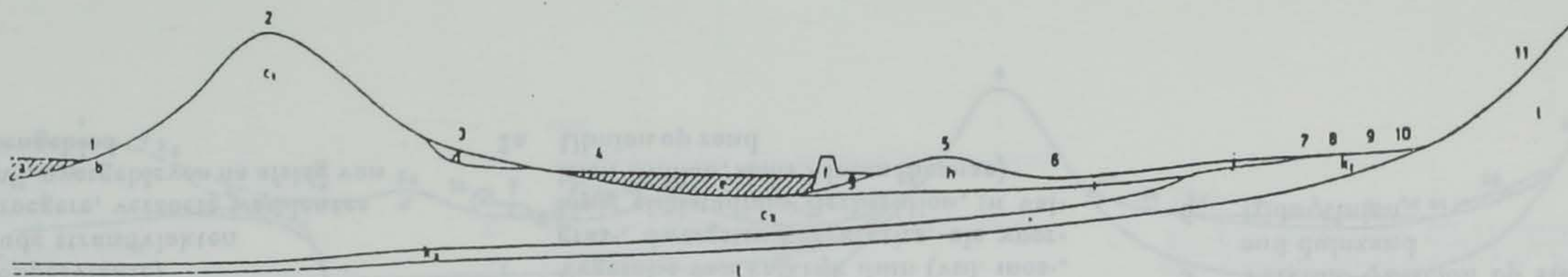
1. Salicion. Wilgen- en populierenbossen. Deze bossen vinden we op regelmatig door rivieren overstroomde gebieden, zoals de uiterwaarden. Deze gronden zijn van nature zeer voedselrijk. Als hakhoutcultuur worden deze bossen op grienden aangeplant. Tijdelijk worden deze bossen ook op andere rijke gronden aangetroffen als een zogenaamde pioniervegetatie.
2. Alnion incanae. Elzen- en essenbossen met dichte ondergroei op terreinen met hoge en vaak iets wisselende grondwaterstand of in de buurt van stromend water. Deze bossen bevatten vaak ook wat eiken en populieren. De bodem bestaat uit klei of zand en is voedselrijk. Zij komen voor in beekdalen, vochtige

DE VARIATIE GEMETEN IN METERS

- laagten in dekzandgebieden en oude duinlandschappen, laaggelegen rivier- en zeekeigonden, niet regelmatig overstroomd buitendijks rivierlandschap, bemeste en iets ontwaterde veengonden.
3. *Ulmion*. Eiken-, essen- (soms iepen- of esdoorn-)bossen op vochtige terreinen met voedselrijke gronden. De grondwaterstand ligt binnen het bereik van de wortels van de bomen. Voedselrijke, vochtige zand- en niet te zware kleigonden: stroomruggronden in het rivierkleigebied, kreekrug- en kwelderwalgronden in het zeekeigebied grensstroken tussen droge, zandige heuvels en vochtige dalen.
 4. *Rubion*. Heggen en struwelen (meidoorn, sleedoorn, rozen, bramen) op voedselrijke, maar niet uitgesproken kalkrijke gronden in het rivieren gebied op de leem- en losgronden in Limburg. Vroeger werden ze ook veel gevonden in de oudere zeekeigebieden zoals op Walcheren.
 5. *Sambuco-Berberidion*. Heggen en struwelen op de kalkrijkste gronden van het *Ulmion*. Vooral in de kalkrijke jonge duinen, ook in Zuid Limburg en hier en daar langs de rivieren, waar de grond kalkrijk is.
 6. *Carpino-Berberidion*. Heggen en struwelen op de kalkrijkste gronden van het *Carpinion*. Zij komen voor in Zuid-Limburg.
 7. *Carpinion*. Eiken-, essen- (soms ook esdoorn- of beuken)bossen op voedselrijke, niet te natte leemgronden in Oost Nederland, Zuid Limburg, Achterhoek, Twente, plaatselijk in het Nijmeegs heuvelland, Veluwezoom, Drente en Noord Brabant. In hakhout struwelen vinden we ook hazelaar en haagbeuk.
 8. *Violeto-Quercion*. Eiken-(zelden berken- of beuken-)bossen of hakhout op zure, maar niet extreem voedselarme, vaak leemhoudende of iets vochtige zandgronden. Bovenste deel van hellingen in Zuid-Limburg, grensstrook tussen *Ulmion* en *Vaccinio-Quercion* in geaccidenteerd zandgebieden, hoogste gedeelte van de oude strandwallen, op dunnen zandgebieden, hoogste gedeelte van de oude strandwallen, op dunnen lagen dekzand op keileem, verlaten en beboste oude bouwlanden op zandgrond enz.
 9. *Vaccinio-Quercion*. Eiken-(soms berken- of beuken-)bossen of hakhout op zure zeer voedselarme zand- (soms leem) gronden. Vlakke plateaus in Zuid Limburg, het grootste gedeelte van de pleistocene zandgebieden in Oost en Zuid Nederland, plaatselijk in het jonge en oude duinlandschap.
 10. *Betulon Pubescentis*. IJle berkenbossen op iets ontwaterde veenterreinen in Oost en West Nederland. Zeer zeldzaam.
 11. *Sphagno-Alnion*. Berken-(soms elzen-)bossen, struiklaag van sporkehout, wilgen, gagel op zure veenterreinen. In de meeste streken thans vrij zeldzaam.
 12. *Irido-Alnion*. Elzen- of wilgenbossen (meestal hakhout) in veen gebieden met zeer hoog, stagnerend, niet te voedselarm grondwater; gewoonlijk met ijle ondergroei. Laagste gedeelten met slecht waterafvoer in de pleistocene zandgebieden, voedselrijkere delen van de veengebieden in Noord en Zuid Holland, Noord-West Overijssel en Friesland. In het cultuurlandschap meestal vervangen door *Alnion incanae*.

In de zes profielen op de volgende bladzijden is zeer schematisch de situatie van de Nederlandse bostypen weergegeven.

Behalve het oorspronkelijke landschap is soms de vegetatie van het 'natuurlijke landschap' aangegeven, dat wil zeggen die vegetatietypen, welke zouden verschijnen na ophouden van de menselijke invloed op de vegetatie van het huidige landschap. Vooral na zeer ingrijpende cultuurtechnische maatregelen zijn deze beiden vaak niet aan elkaar gelijk!



Profiel 1: KUSTLANDSCHAP NOORD-NEDERLAND

27

Bodem

- a Noordzee
- b Strand
- c₁ Duinen
- c₂ Wad-afzettingen
- d Zeeklei
- e Waddenzee
- f Dijk
- g Jonge polder
- h Lichte zeeklei (b.v. kwelderwal)
- i Zware zeeklei (knipklei, katteklei e.d.)
- j Zeeklei op veen
- k₁ Veen aan oppervlakte

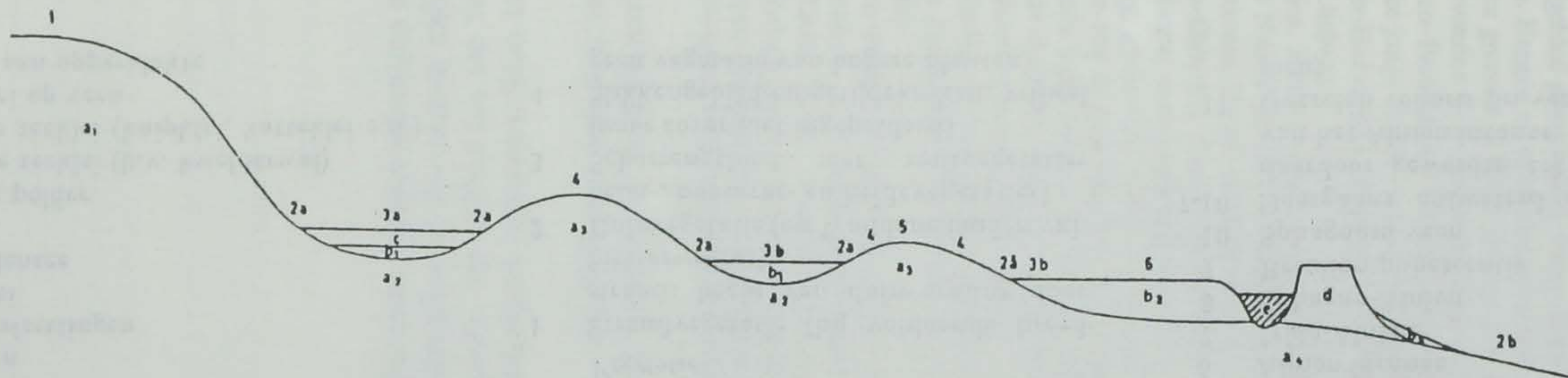
k₂ Veen op grotere diepte

1 Pleistoceen zand

Vegetatie

- 1 Strandvegetatie (bij voldoende breed strand: begin van duinvorming door biestarwegras)
- 2 Duinvegetatie (op Waddeneilanden vnl. helm-, buntgras- en heidevegetaties)
- 3 Schorrengebied met zoutvegetaties (voor zover niet ingepolderd)
- 4 Slikkengebied en getijdekreken, vrijwel geen vegetatie van hogere planten

- 5 Ulmion (theoretisch ook in de jonge polders; deze landschapselementen zijn echter nooit met bos begroeid geweest!)
- 6 Alnion incanae
- 7 Irido-Alnion
- 8 Sphagno-Alnion
- 9 Betulion pubescentis
- 10 Sphagnum-veen
- 7-10 Doorgaans ontwaterd en bemest en daardoor geworden tot standplaatsen van het Alnion incanae
- 11 Quercion roboris (in verschillende vormen)



Profiel 2: KUSTLANDSCHAP MIDDEN-NEDERLAND

25

Bodem

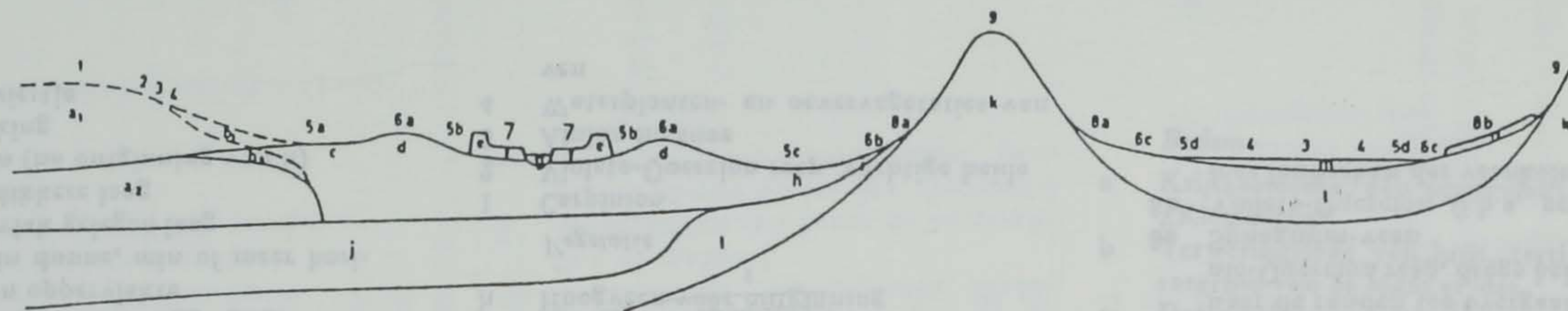
- a₁ Jonge duinen
- a₂ Oude strandvlakten
- a₃ Oude strandwallen
- a₄ Oude zeeklei (geheel rechts in droogma-
kerij aan oppervlakte)
- b₁ Veen in oude strandvlakten
- b₂ Veen in vroegere, verzoete waddenzee
- b₃ „Restveen”, overgebleven na afslag van
b₂ in plassengebied

- c Jonge zeeklei in oude strandvlakte
- d Dijk
- e Ringvaart van droogmakerij

Vegetatie

- 1 Vegetatie van kalkrijk duin (vnl. mos-,
gras-, dwergstruikvegetaties, als voor-
lopig eindstadium Berberidion, in val-
leien Ulmion, soms Alnion incanae)
- 2a Ulmion op zand

- 2b Ulmion op oude zeeklei in polder
- 3a Alnion incanae op jonge zeeklei op veen
- 3b Alnion incanae op zandig veen
- 4 Violeto-Quercion op relatief rijk oud
duinzand
- 5 Vaccinio-Quercion op sterk uitgelooft
oud duinzand
- 6 Irido-Alnion



Profiel 3: VEEN-, RIVIEREN- EN PLEISTOCEEN ZANDLANDSCHAP

29

Bodem

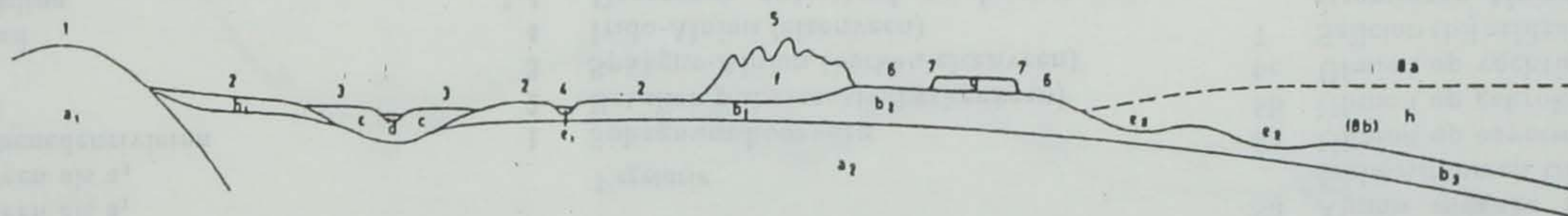
- a₁ Veen vóór ontwatering en ontginning
- a₂ Ingeklonken veen
- b₁ Klei op veen als a₁
- b₂ Klei op veen als a₂
- c Klei der benedenrivieren
- d Oeverwal
- e Dijk
- f Uiterwaard
- g Rivierbedding
- h Komklei
- i Gebroken gronden
- j Oude zeeafzettingen
- k Stuwwal of hoge heidegronden

- l Dekzand en fluvioglaciaal
- m Veen in moerassige laagte
- n Oud bouwland (esgronden)

Vegetatie

- 1 Sphagnum-hoogveen
- 2 Betulion pubescentis (berkenveen)
- 3 Sphagno-Alnion (berken-elzenveen)
- 4 Irido-Alnion (elzenveen)
- 1-4 Doorgaans ontwaterd en bemest en daardoor geworden tot standplaatsen van het Alnion incanae
- 5a Alnion incanae op laaggelegen kleigronden der benedenrivieren

- 5b Alnion incanae als overgang tussen Salicion en Ulmion
- 5c Alnion incanae der komkleigebieden
- 5d Alnion incanae als overgang tussen Irido-Alnion en Ulmion
- 6a Ulmion op oeverwal
- 6b Ulmion op gebroken gronden
- 6c Ulmion op vochtig dekzand
- 7 Salicion (bij zeldzamer worden der overstromingen Alnion incanae en Rubion)
- 8a Violeto-Quercion aan voet van heuvelrug
- 8b Violeto-Quercion op en rondom oud bouwland
- 9 Vaccinio-Quercion



Profiel 4: KEILEEMLANDSCHAP

30

Bodem

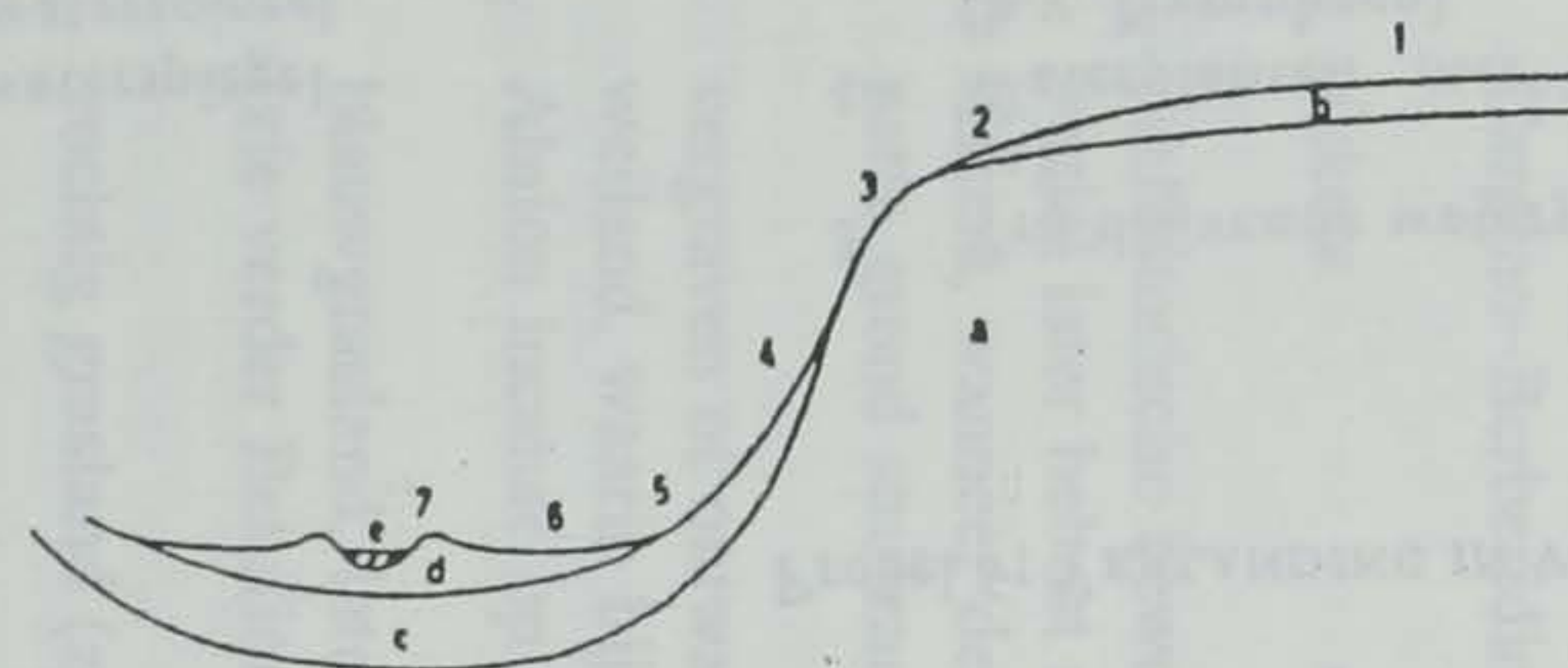
- a₁ Keileemheuvel of stuwwal van tertiair materiaal
- a₂ Keileem in ± vlakke ligging, gewoonlijk niet aan oppervlakte
- b₁ Dekzand, in dunne, min of meer horizontale en vlak gelegen laag
- b₂ Dekzand, dikkere laag
- b₃ Dalgronden (na ontginning van h)
- c Beekbezinking
- d Beek of riviértje

- e₁ Ven aan oppervlakte
- e₂ Vennen in pleistocene oppervlakte
- f Stuifzand
- g Oud bouwland (esgronden)
- h Hoogveen vóór ontginning

Vegetatie

- 1 Carpinion
- 2 Violeto-Quercion resp. vochtige heide
- 3 Alnion incanae
- 4 Waterplanten- en oevervegetaties van ven

- 5 Stuifzandvegetaties resp. Vaccinio-Quercion
- 6 Vaccinio-Quercion resp. droge heide
- 7 „Strubben” om es: Violeto-Quercion, naar de randen toe overgaand in Vaccinio-Quercion resp. droge heide
- 8a Sphagnum-veen
- 8b Violeto-Quercion (i.h.a. echter boomloos landschap der veenkoloniën)



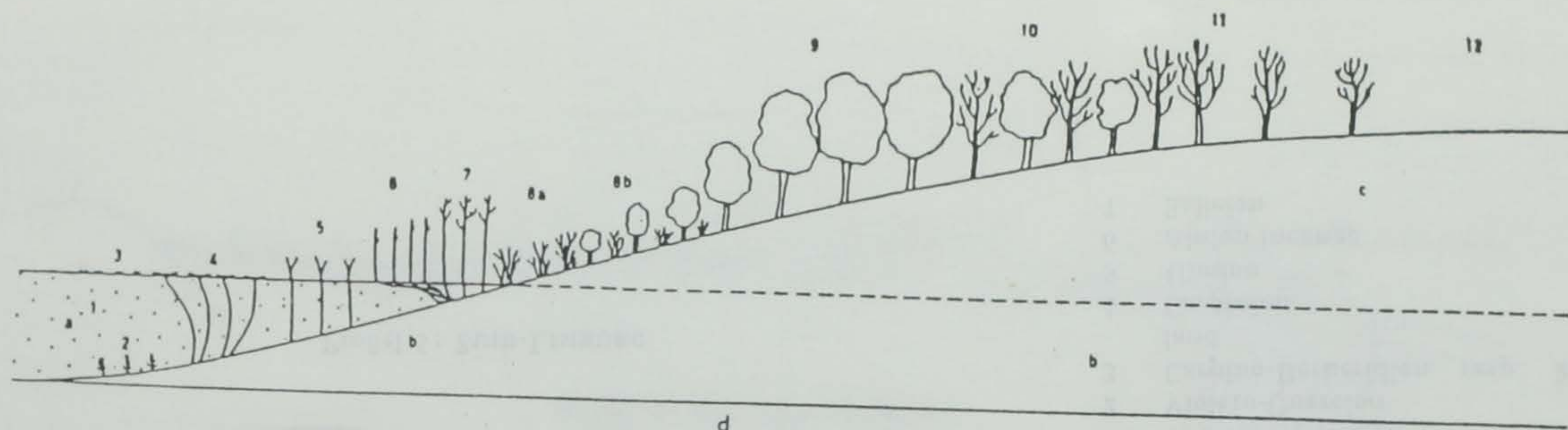
Profiel 5: ZUID-LIMBURG

Bodem

- a Krijtgesteente, aan oppervlakte: „Kleefaaarde”
- b Verweringslaag van krijt, tertiair, terrasgrind van de Maas of löss
- c Dalopvulling, afkomstig van geologische erosie en solifluctie
- d Beekafzettingen en recent erosiemateriaal (alluvium, colluvium)
- e Beek of riviertje

Vegetatie

- 1 Vaccinio-Quercion
- 2 Violeto-Quercion
- 3 Carpino-Berberidion resp. kalkgrasland
- 4 Carpinion
- 5 Ulmion
- 6 Alnion incanae
- 7 Salicion



Profiel 6: VERLANDING IN VOEDSELRIJK MILIEU

32

Bodem

- a Water
- b Veen onder grondwaterspiegel
- c Veen boven grondwaterspiegel
- d Minerale ondergrond (b.v. zecklei)

Vegetatie

- 1 Plankton
- 2 Ondergedoken waterplanten (b.v. Chara)

- 3 Vrij drijvende waterplanten (b.v. Lemna)
- 4 Waterplanten met drijvende bladen (b.v. Nymphaea)
- 5 Waterplanten met boven de waterspiegel uitstekende bladen (b.v. Sagittaria)
- 6 „Drijfstil” van wortelstokken (b.v. Phragmites)

- 7 Oevervegetatie (b.v. Phragmites)
- 8a Moerasvegetatie (b.v. grote Carex-soorten)
- 8b Idem met opslag van houtige gewassen
- 9 Irido-Alnion
- 10 Sphagno-Alnion
- 11 Betulion pubescentis
- 12 Sphagnum-veen

DE VARIATIE GEMETEN IN METERS

Nederland is een bosarm land. De bostypen, aangegeven in de profielen, zijn in de regel vervangen door verschillende soorten cultuurland. Bij beplantingen met houtige gewassen op vegetatiekundige grondslag volgt men als het ware weer de omgekeerde richting; men plant de van nature daar behorende boom weer aan.

Het volgende schema geeft de verwantschap tussen het oorspronkelijke vegetatietype en het cultuurlandschap aan.

bostype	bijbehorend cultuurlandschap
Salicion	grasland op de uiterwaarden en grienden
Alnion incanae	vochtig grasland (wie- of hooiland) eventueel met heggen (Rubion) of elzenhagen; knotwilgen populierenlandschappen
Ulmion	nederzettingen, tuinbouw, boomgaarden, akkers en grasland; iepenlanen, buitenplaatsen en duibebossingen
Carpinion	nederzettingen, boomgaarden en akkers op relatief droge gronden; grasland op relatief vochtige of zeer kalkrijke gronden, eventueel met heggen (Carpino-Rubion en Carpino-Berberidion)
Violeto-Quercion	akkers
Vaccinio-Quercion	prehistorische bewoning (neolithicum) heidevelden, veelal later bebost met naaldhout of ontgonnen tot akkers, wanneer de grond droog is en tot weiland bij natte grond stuifzandbebossingen
Betulion pubescentis	vergraven of ontwaterd en bemest en ontgonnen tot weiland, waarin bij beplanting de soorten van het Alnion incanae op hun plaats zijn
Spagno-Alnion	blauwgrasland, later gewoonlijk ontwaterd en bemest (zie verder Betulion pubescentis)
Iriod-Alnion	vochtig grasland (zie verder Betulion pubescentis)

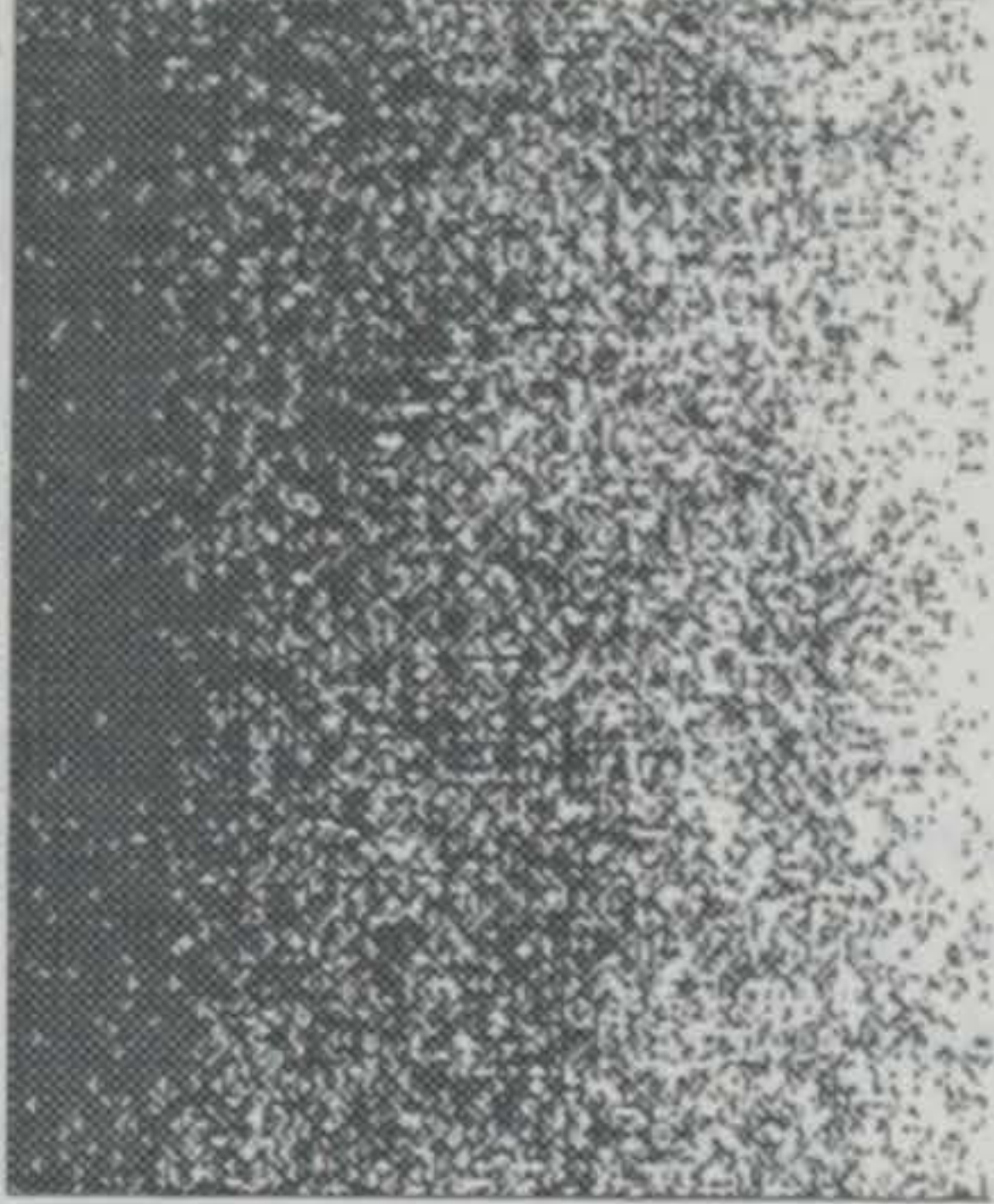
3.6 Systeem-ecologische variatie

De systeem-ecologie bestudeert de onderlinge betrekkingen tussen ecosystemen. Doordat systeem B topografisch boven de systemen A en C ligt, beïnvloedt B >> A en C meer dan omgekeerd. B is in de terminologie van Van Leeuwen dominant (>>) over A en C. Als B bijvoorbeeld voedselrijk en nat is, en C voedselarm en droog, leidt dit tot verandering, storing, scherpe overgangen (limes convergens, door homogeen aaneensluitende vegetaties) en verlies van bijzondere soorten. In de omgekeerde situatie ontstaat bijvoorbeeld tussen B en C een brede overgangszone (limes divergens) die bijzondere situaties kan opleveren:

EXTREME DOMINANTIES VOLGENS VAN LEEUWEN		
GRADIENT (LIMES DIVERGENS)	Zuur, voedselarm >> Basisch, voedselrijk Organisch, humus, veen >> Mineraal Droog >> Nat	HUMIFICATIE ZWAKKE DYNAMIEK RIJK PATROON SOORTEN-RIJKDOM ZELDZAAMHEDEN
STORING (LIMES CONVERGENS)	Basisch, voedselrijk >> Zuur, voedselarm Mineraal >> Organisch, humus, veen Nat >> Droog	MINERALISATIE STERKE DYNAMIEK ARM PATROON SOORTEN-ARMOEDE GEWONE SOORTEN
Van Leeuwen (1971)		

De merkwaardige conclusie dringt zich op, dat niet de levensgemeenschappen zelf, maar een bijzonder soort grensmilieus tussen hun ecosystemen onderling ecologisch kansrijke gebieden opleveren.

Van Leeuwen⁸ verlegde de aandacht van het natuurbeheer in Nederland van biotopen naar ecotones⁹, de grenzen tussen biotopen. Waar deze grenzen scherp zijn trof hij altijd een dynamiek aan waar bijzondere planten aan concurrentie ten onder gingen. Scherpe grenzen (fronten¹⁰) in de vegetatie gaan altijd samen met éénvormigheid (weinig soorten). Golffronten en vage grenzen (gradiënten¹¹) bleken juist bijzondere soorten op te leveren die in de homogene biotopen aan weerszijden van de grens niet gevonden werden.

FRONT	GOLFFRONT	GRADIENT
		
Van Leeuwen (1971), Ekologie		

Het golffront biedt niet alleen een grotere grenslengte dan de rechte grens, maar ook met het oog op verschillende (zonne-) oriëntatie een grotere verscheidenheid aan levensmogelijkheden voor verschillende soorten.

"Gradiënten zijn smalle zones waar zich geleidelijke overgangen bevinden tussen landschappen met onderling sterk verschillende levensomstandigheden.

Voorbeelden hiervan zijn de contactstroken tussen zout-water- en zoet-watervmilieus, tussen relatief droge en relatief vochtige gebieden, tussen landschappen met voedselarme en niet-voedselrijke bodems en de hellingen van hooggelegen terreinen.

In of direct bij deze overgangsgordels vindt men een grote schakering in milieutypen binnen klein bestek, en in samenhang daarmee, een grote rijkdom aan soorten planten en dieren.

Hiertoe behoren o.a. nagenoeg alle zeldzame, d.w.z. in slechts weinig exemplaren aanwezige, plantensoorten uit ons land. Verder bevinden zich hier die streken waar in Nederland natuurlijke bosrandstruwelen tot ontwikkeling kunnen komen.

Kenmerkend is voorts het "conservatieve" karakter van het milieu in deze overnagszone. Dit verzekert het voortbestaan van de betreffende soorten ter plaatse, mits geen door de moderne cultuurtechniek e.d. veroorzaakte veranderingen het overgangsmilieu volledig verstoren."¹²

Van Leeuwen heeft voor de Tweede Nota Ruimtelijke Ordening (1967) de ecologisch meest interessante grensmilieus geïnventariseerd in de "gradientenkaart"^a:

^a Hoe ontstaan volgens Van Leeuwen een limes divergens en een limes convergens in het landschap? Welke vorm is uit het oogpunt van natuurontwikkeling wenselijk en waarom? Geef een voorbeeld met beschrijving van een grensrijk gebied uit de Gradientenkaart van

GRADIENTENKAART VOLGENS VAN LEEUWEN



smalle zones waar zich geleidelijke overgangen bevinden tussen landschappen met onderling sterk verschillende levensomstandigheden

Voorbeelden hiervan zijn de contactstroken tussen zout-water- en zoet-watervmilieus, tussen relatief droge en relatief vochtige gebieden, tussen landschappen met voedselarme en niet-voedselrijke bodems en de hellingen van hooggelegen terreinen.

In of direct bij deze overgangsgordels vindt men een grote schakering in milieutypen binnen klein bestek en, in samenhang daarmee, een grote rijkdom aan soorten van planten en dieren.

Hier toe behoren o.a. nagenoeg alle zeldzame, d.w.z. in slechts weinig exemplaren aanwezige, plantensoorten uit ons land. Verder bevinden zich hier die streken waar in Nederland natuurlijke bosrandstruwelen tot ontwikkeling kunnen komen.

Kenmerkend is voorts het 'conservatieve' karakter van het milieu in deze overgangszone. Dit verzekert het voortbestaan van de betreffende soorten ter plaatse, mits geen door de moderne cultuurtechniek e.d. veroorzaakte veranderingen het overgangsmilieu volledig verstoren.

Tweede Nota Ruimtelijke Ordening (1967) p

4 VARIATIE OP LANGE TERMIJN

De geschiedenis van de vegetatie is een ecologisch laboratorium. Zij geeft een beeld van de samenhang tussen abiotische en biotische variaties, reden om daarbij uitgebreid stil te staan. De historische ontwikkeling van de biosfeer in Nederland is van belang voor begrip van het zogenaamde "referentiemilieu" van Nederland: de reconstructie van de natuur die in Nederland was en zou zijn zonder menselijk ingrijpen.

De huidige ecologische rijkdom van Nederland is in belangrijke mate het gevolg van historisch menselijk ingrijpen, de meer recente aftakeling van deze rijkdom ook^{a, b}.

4.1 Biologische veranderingen op de zeer lange termijn

De oudste levensvormen zijn eencellige zeeplanten die later zich aaneenrijgen tot algen. Zij produceren vanaf meer dan een miljard jaar geleden zuurstof uit koolzuurgas. Dit leven stagneert wanneer het koolzuurgas na uitbundige groei in het carboon en perm op raakt en de koolstof niet meer spontaan oxideert. De fauna neemt een deel van de oxiderende taak op zich. Koolzuurbemesting vindt in de tuinbouw nog altijd plaats om een uitbundige groei te bewerkstelligen. Het toenemende CO₂-gehalte van de atmosfeer leidt niet alleen tot een broeikas-effect, maar ook tot een uitbundiger groei en grotere landbouwkundige opbrengsten. Ecologisch is dit geen voordeel uit het oogpunt van biodiversiteit.

De afgelopen miljard jaar kent vier belangrijke revoluties:

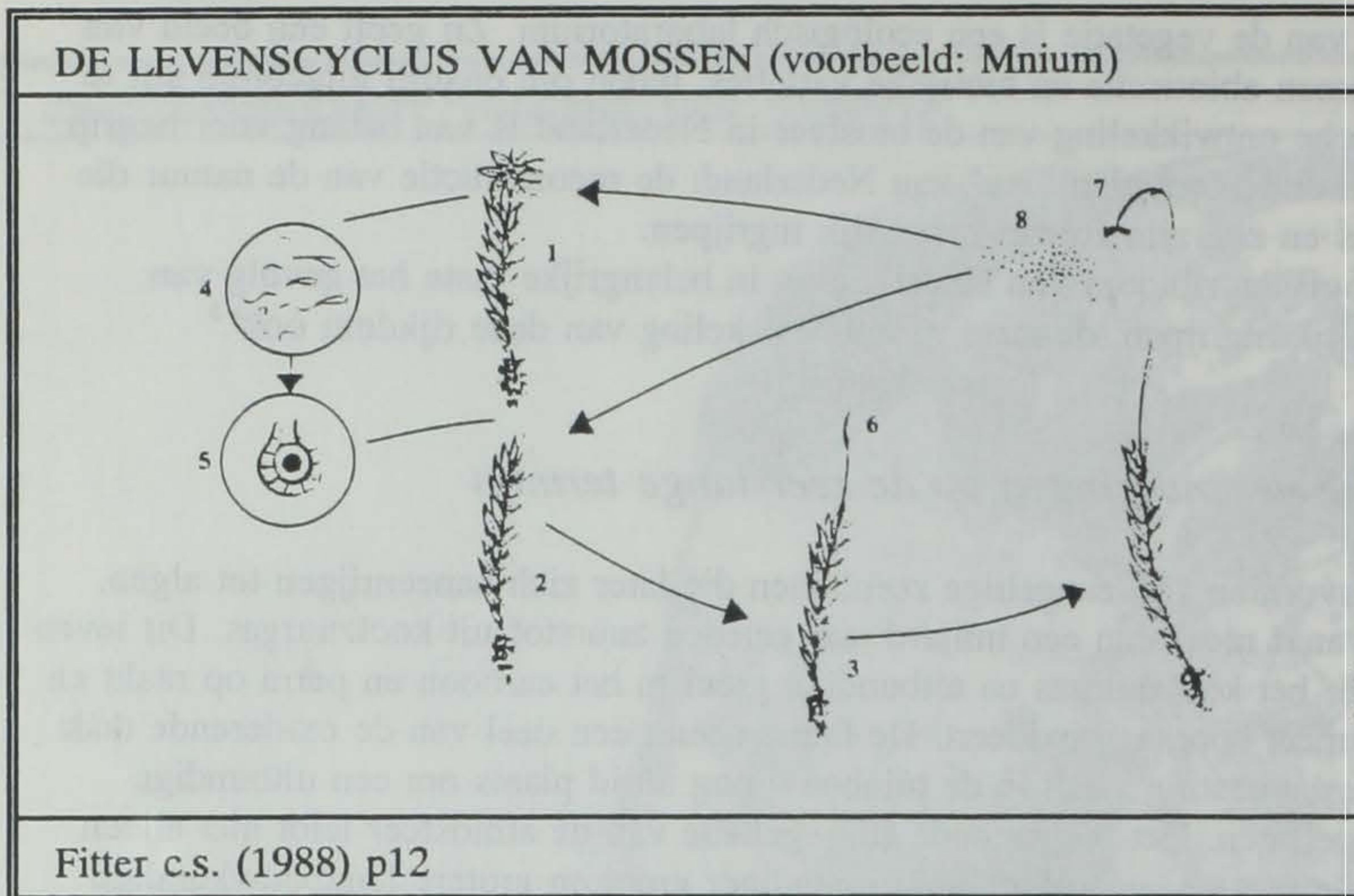
- A (600Mj) De fauna leert kalkskeletten te gebruiken, zodat haar geschiedenis plotseling in sedimenten leesbaar wordt.
- B (400Mj) Het leven ontstijgt de zee.
De mossen en levermossen (bryofyten) kleuren de natte gedeelten van het land groen.

Zij kunnen de drogere gedeelten niet bezetten, omdat ze weinig structuren ontwikkeld hebben om water op te nemen bij droogte (ze hebben geen wortels) en de opslag ervan, bovendien is hun voortplanting van zwemmende mannelijke gameten afhankelijk. Mossen halveren aanvankelijk hun genetisch materiaal niet in geslachtscellen, maar verdubbelen ze soms op een deel (6) van de vrouwelijke plant (2). Pas dan wordt dit verdubbelde (diploid) genetische materiaal gedeeld en als enkelvoudige sporen verspreid (7) die met enkelvoudig genetisch materiaal uitgroeien

^a Waarom is de historische ontwikkeling van de Nederlandse biosfeer thans nog van belang? Waaraan is ecologische rijkdom van Nederland vooral te danken en waardoor takelt hij de afgelopen eeuw af?

^b Kies tussen het Praeboreale, Boreale, Atlantische, Subboreale en Subatlantische Nederlandse landschap het landschap dat jou het meest aanspreekt als woonomgeving. Beschrijf dit landschap en licht je voorkeur toe. Zou dit landschap als referentie kunnen dienen voor de toekomstige ecologische ontwikkeling van Nederland? Hoe werd Nederland in die perioden bewoond?

(haploide organismen). De mosvegetatie is overwegend haploid. De mossen komen niet in Heukels' Flora voor.



Vervolgens verschijnen de eerste Wolfsklauw-achtigen, Paardestaarten en Varens (Pteridofyten, de eerste 15 families in Heukels' Flora). Het zijn de eerste vaatplanten die water kunnen vervoeren binnen het organisme en dus hoger kunnen worden dan mos. Hoewel de volwassen varens daardoor droge omstandigheden kunnen doorstaan hebben zij nog steeds water nodig voor hun seksuele voortplanting. De nu nog levende Pteridofyten zijn dan ook meestal op vochtige en beschaduwde plaatsen te vinden en/of reproduceren zich dikwijls vegetatief.

PTERIDOFYTEN EN HUN LEVENSCYCLUS		
WOLFSKLAUW	PAARDESTAART	MANNETJESVAREN
Kelle & Sturm (1981), Fitter (1988), p12		70 H42,43,47,62

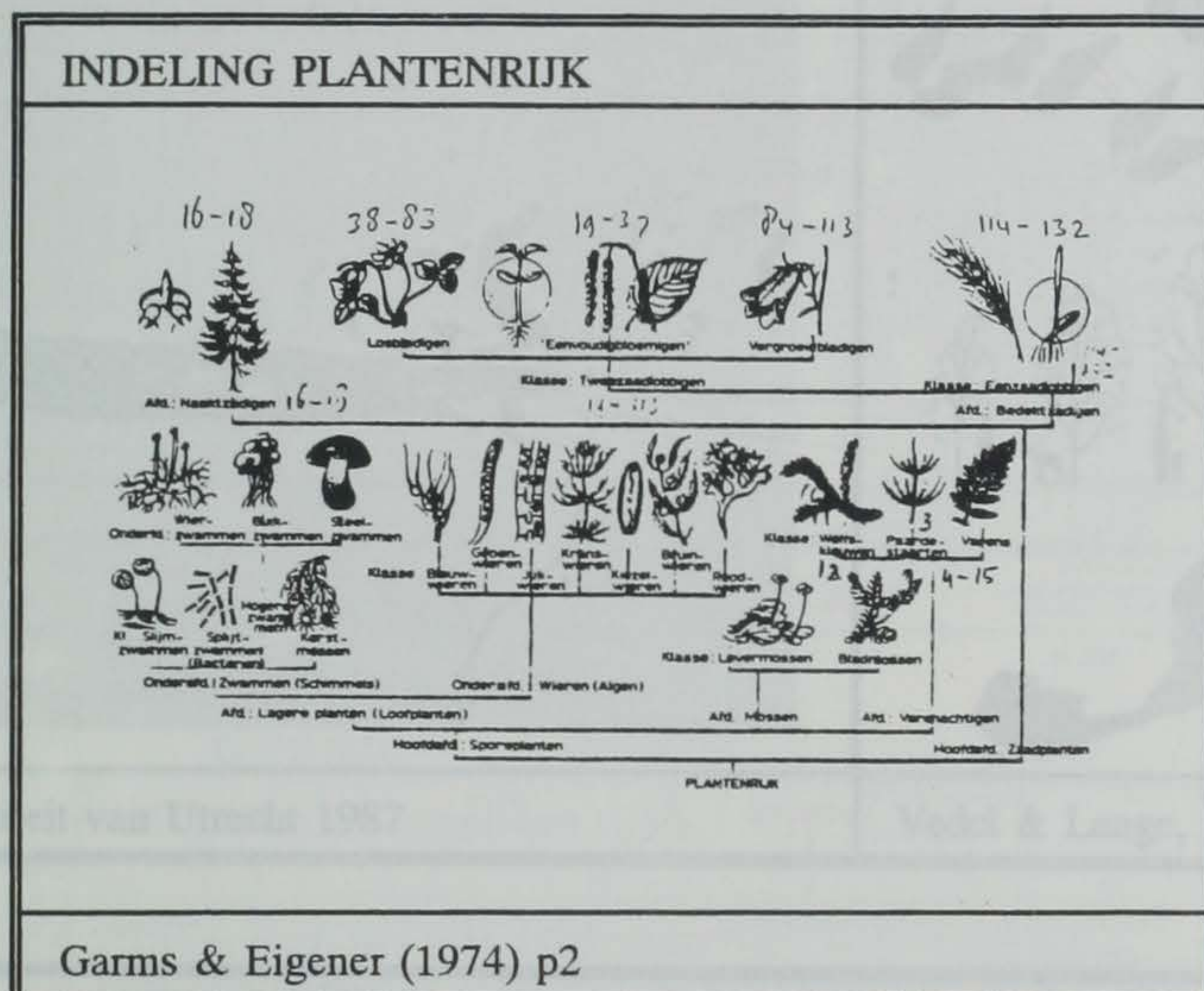
Hoewel kleine haploide vormen (3) voorkomen overwegen de diploide vormen die voor alle hogere planten model staan.

C (230Mj)

veel dier- en plantesoorten sterven plotseling uit: einde **palaeozoicum** en maken plaats voor het tijdperk der sauriërs, het **mezozoicum**. Er ontwikkelen zich zaadplanten die hun hele levenscyclus diploid zijn en na onderlinge bevruchting diploide zaden verspreiden.

Achtereenvolgens verschijnen:

de **naaktzadigen** (families 16 t/m 18 in Heukels' Flora: de naaldbomen),
de **eenvoudigbloemigen** (families 19 t/m 37, van wilg tot anjer),
de **losbladigen** (families 38 t/m 83, van waterlelie tot peen),
de **vergroeidbladigen** (families 84 t/m 113, van wintergroen tot composieten),
de **eenzaadlobbigen** (families 114 t/m 132, van waterweegbree tot orchidee, waartoe de grassen behoren):



Dit schema toont een didactisch wat eenvoudiger indeling in onderklassen dan de thans wetenschappelijk gebruikelijke die in de Heukels' Flora te vinden is. Bloemen maken meer gerichte bevruchting door tussenkomst van soortafhankelijke insecten mogelijk.

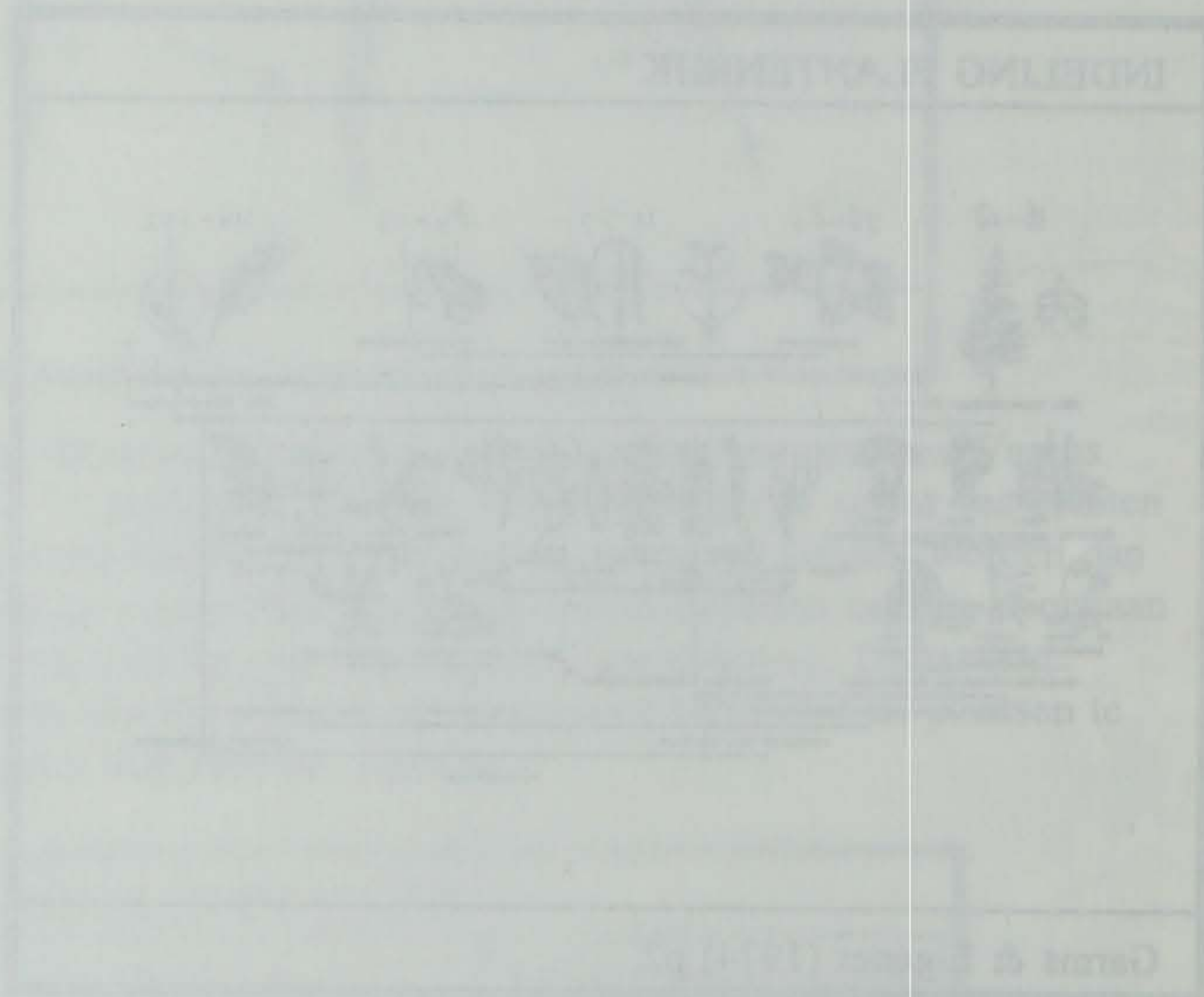
D (65Mj)

de laatste periode van deze tijdschaal, het **kenozoicum** breekt aan met het uitsterven der sauriërs en de opkomst van de zoogdieren^a.

^a Welke vier revoluties in de ontwikkeling van het leven kan men in de afgelopen miljard jaar onderscheiden? Wanneer zijn de meeste botanische families uit Heukels' Flora ontstaan? In welke vijf hoofdgroepen kan men de vaatplanten naar hun volgorde van ontstaan verdelen?

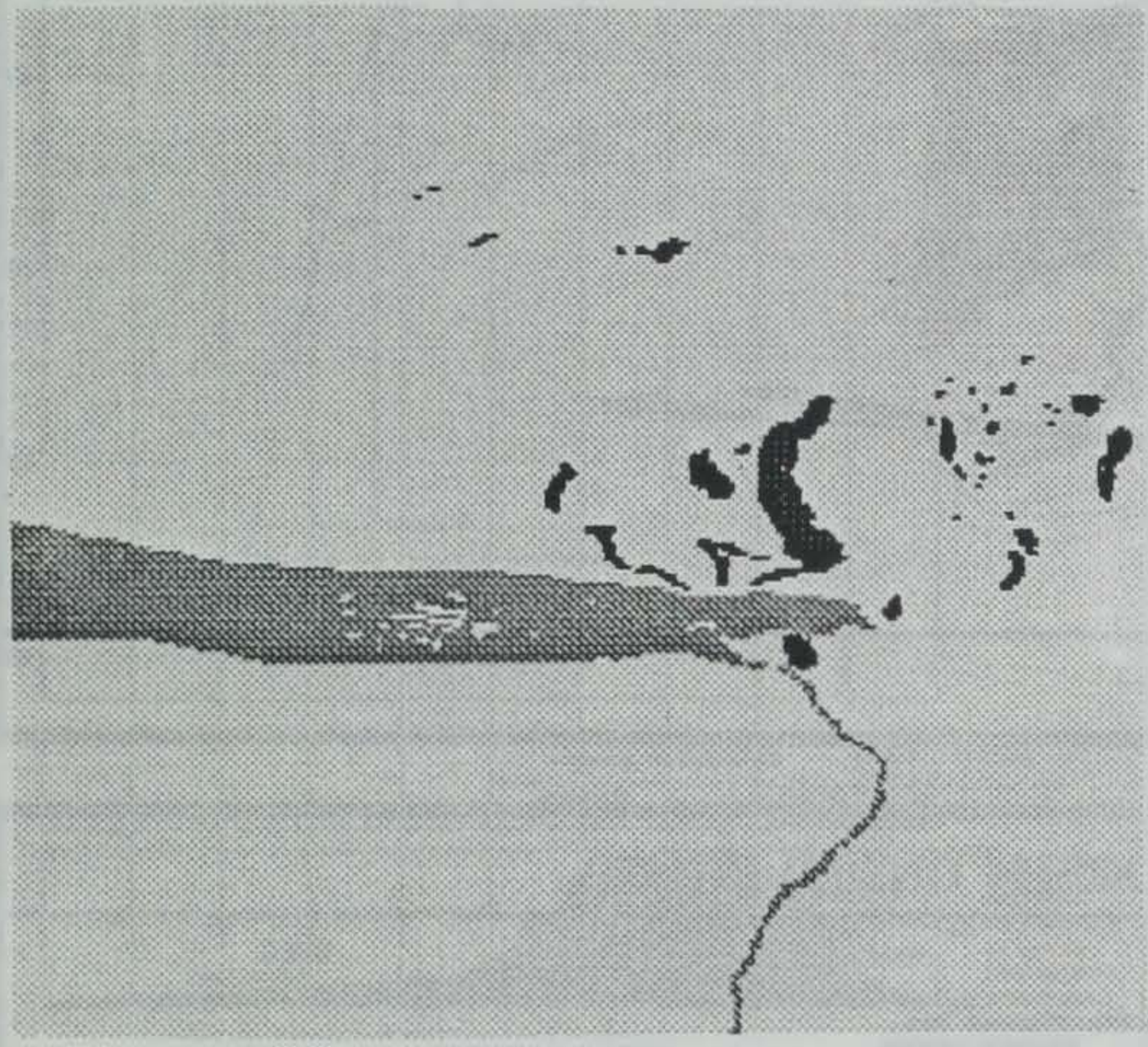
4.2 Nederland na de ijstijden

In het natuurbehoud treft men vaak de opvatting aan, dat Nederland weer in de "oorspronkelijke natuurlijke staat" moet worden teruggebracht. Wat is echter de "oorspronkelijke staat"? Wanneer wij de geo(bio)logische ontwikkeling van de afgelopen 10 000 jaar volgen, ontrolt zich een zeer dynamisch proces. De "referentie" bestaat dus niet. Toch vormen de momentopnamen in de volgende paragrafen een inspirerende reeks beelden die de biotische potenties van ons land bij verschillende klimatologische omstandigheden tonen.



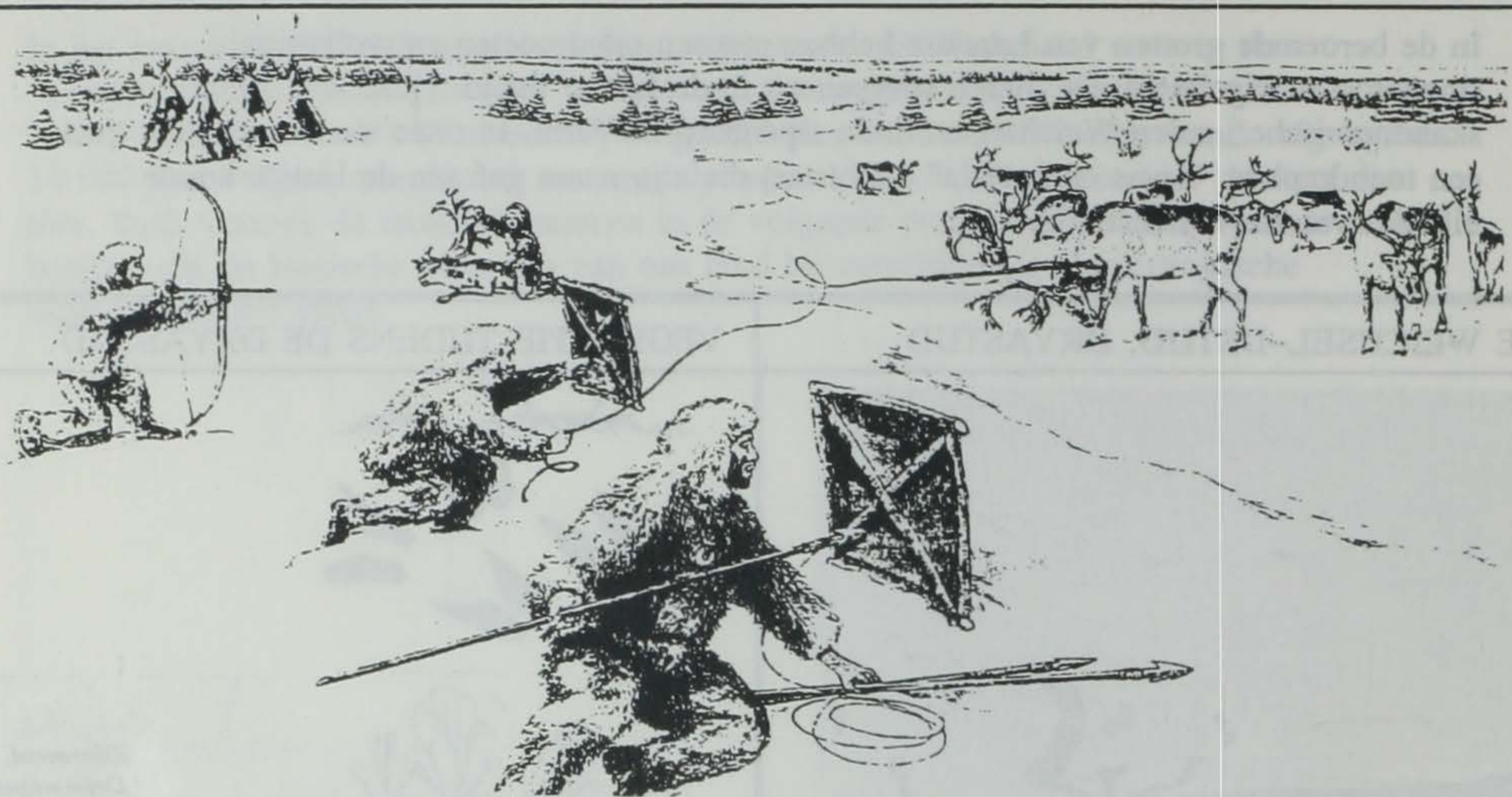
4.3 Dryas en Alleröd

In de beroemde grotten van Lascaux hebben mensen mammoeten en wolharige rinocerossen afgebeeld. De dieren stierven uit in de laatste ijstijd. Deze heet in de skandinavische landen Weichsel en in de alpenlanden Würm. In onze streken groeide toen een toendraplant "dryas octopetala" (Achtster) die zijn naam gaf aan de laatste koude uitloper van de Weichseltijd.

EINDE WEICHSEL-IJSTIJD, DRYASTIJD	VEGETATIE TIJDENS DE DRYASTIJD
	
Universiteit van Utrecht 1987	Vedel & Lange, 1958/1964/1970

ONDERVERDELING DRYAS		
 PERIODE I. Oudere Dryastijd (15.000-10.000 voor Christus). Genoemd naar de alpine plant Zilverwortel (afb. bij III). <i>Arctisch klimaat</i>. Grote oppervlakten zonder vegetatie. Schijngrassen, grassen, mossen, Dwergberk, Jeneverbes.	 PERIODE II. <i>Allerödtijd</i> (10.000-9.000 voor Christus). Het klimaat in deze tijd is <i>sub-arctisch</i> geweest met krachtige noordenwinden. Hier en daar ontwikkelden zich lichte bossen van Berk, Populier en Jeneverbes. Uit deze periode stammen de eerste sporen van aanwezigheid van mensen.	 PERIODE III. <i>Jongere Dryastijd</i> (9.000-8.000 voor Christus). Opnieuw <i>arctisch klimaat</i>. Terugkeer toendra's met Dwergen Poolwilg. Veel, overal verspreid: Dryas. <i>Afsluiting laatste ijstijd, aanvang post-glaciale tijdperk.</i>
Vedel & Lange (1970)	p 216	

Rendierjagers in Noord-Brabant ca. 11 000 jaar geleden^a

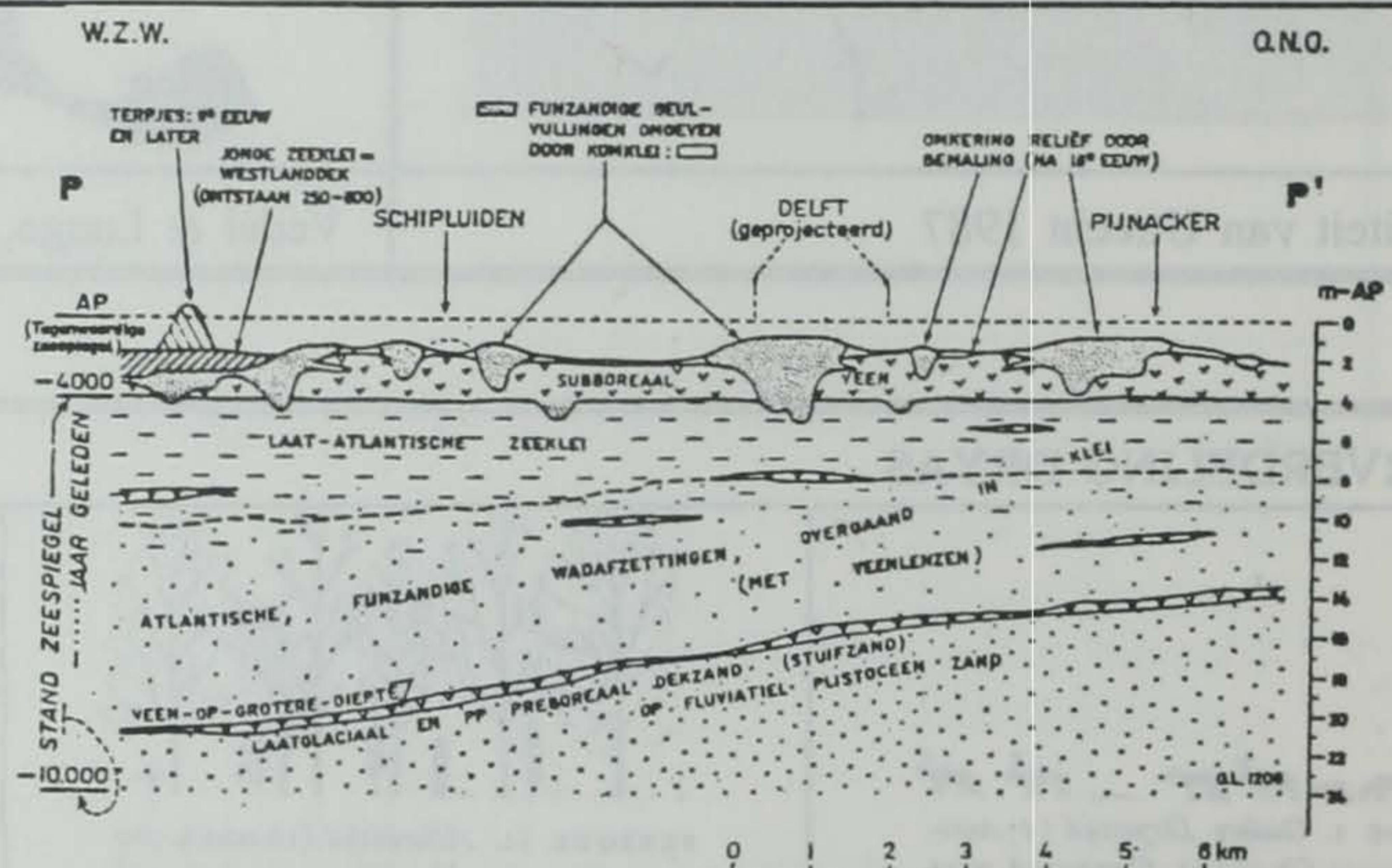


Bloemers c.s. 1981 p 30

ZEESPIEGELRIJZING IN HET HOLOCEEN

HOLOCEEN ONDER DELFT

Onder Delft ligt tot 18 meter
-NAP holoceen.
Het pleistoceen reikt tot
400 meter.



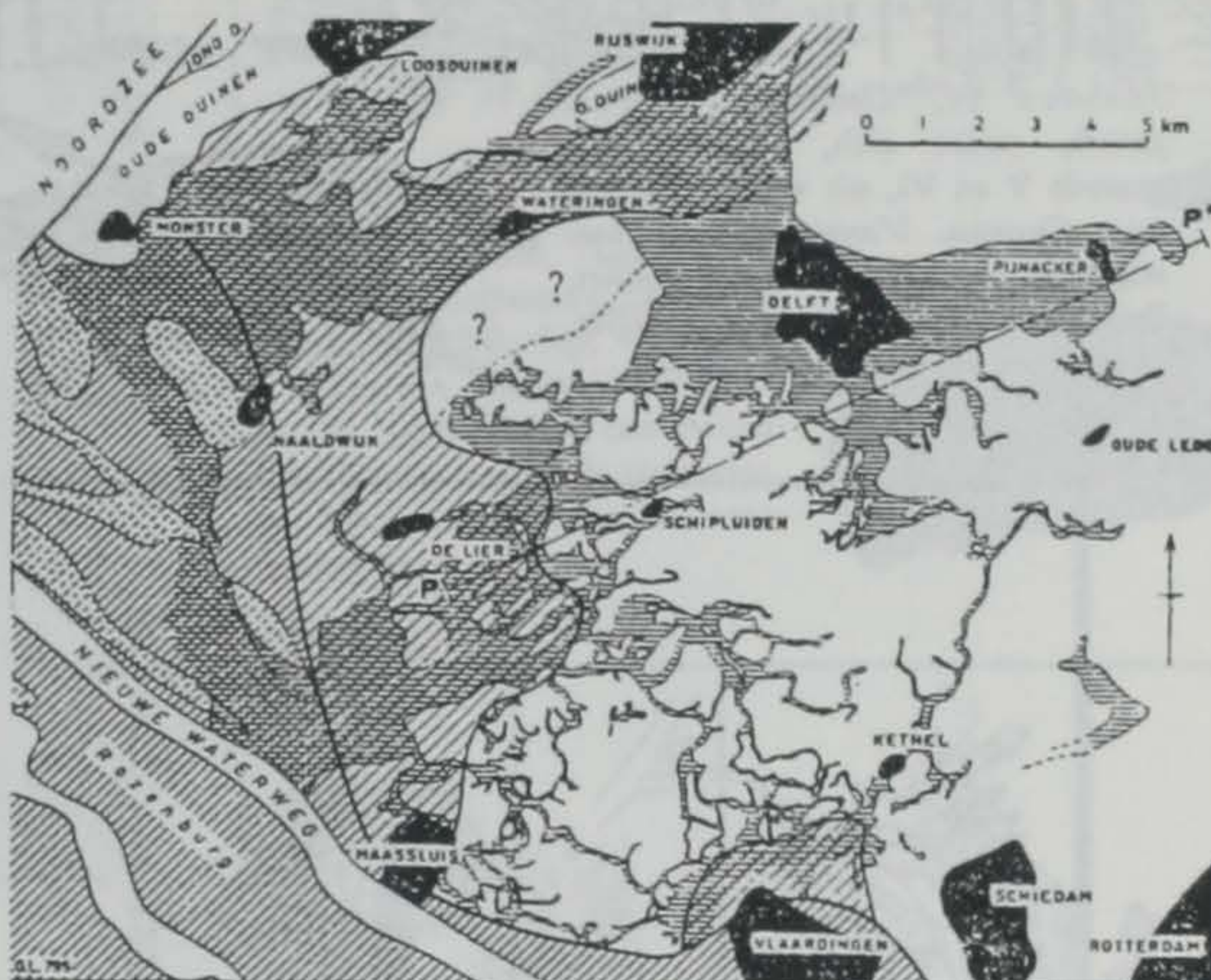
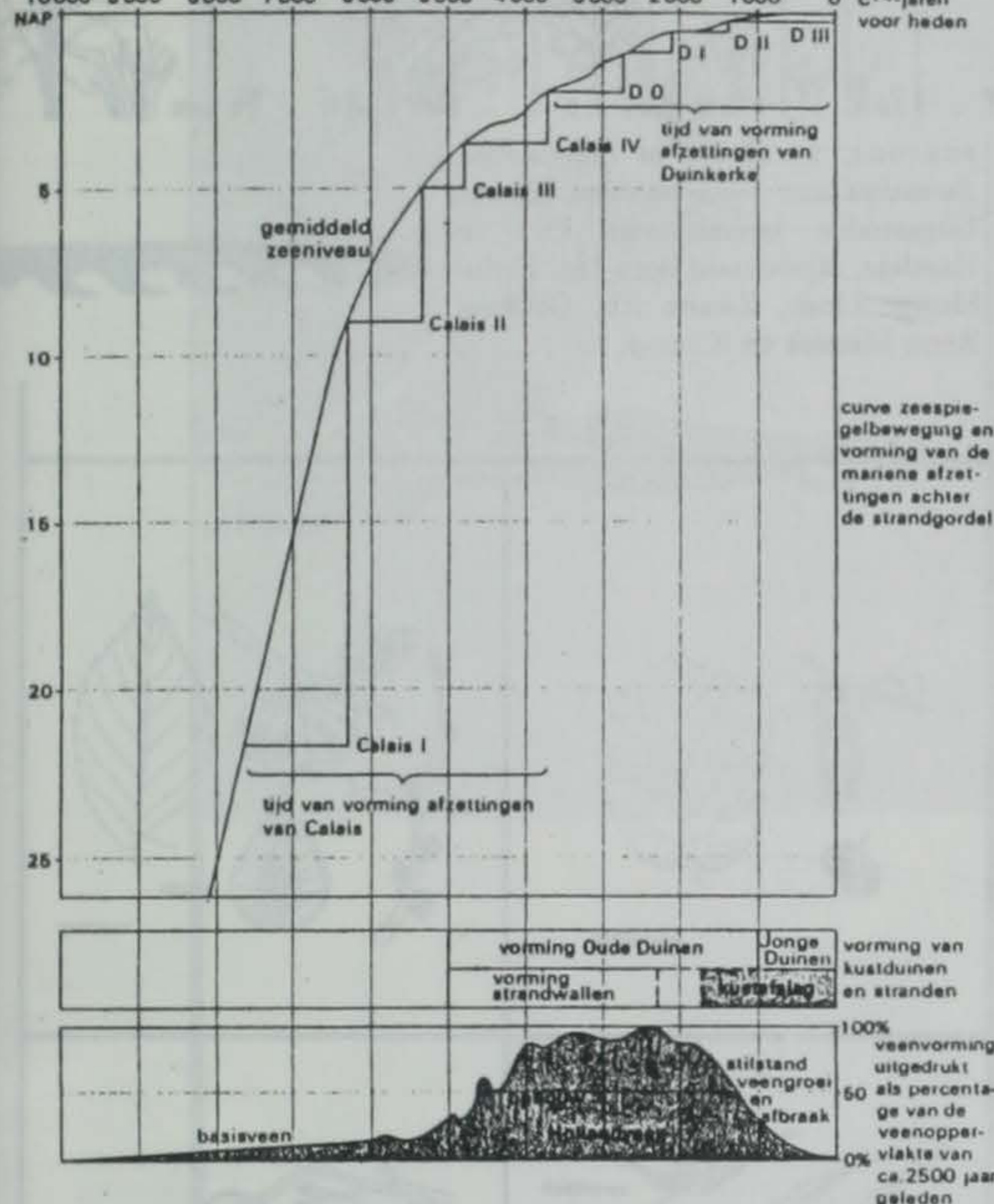
^a Waar in Nederland is het sedimentatiepakket dat sinds de laatste ijstijd is afgezet het dikst? Hoe dik is het daar? Hoe dik is het onder Delft? Uit welke tijd stamt de eerste menselijke aanwezigheid in Nederland na de laatste ijstijd? Woonden er eerder mensen in Nederland?

Preboreaal	Boreaal	Atlanticum	Subboreaal	Subatlanticum
den en berk dominant	*	els en eik belangrijk/lep veelvuldig/ten minder talrijk	lep in lage waarden/landbouw-invloed**/beuk vestigt zich	beuk breidt zich uit/na 2000 uitbreiding haagbeuk. Sterke toename landbouw***

* den dominant eik/lep veelvuldig/els schaars

** afname bos
*** open terreinen, heidevelden

Mesolithicum Neolithicum Bronstijd IJzer-Rom. Middel- Nieuwe
Tijd tijd eeuwen Tijd
10000 9000 8000 7000 6000 5000 4000 3000 2000 1000 0 C14-jaren voor heden



HEEL NA DE 14^e EEUW AFGEZET
ZANDRUGGEN, NA DE 14^e EEUW AFGEZET
WESTLANDEN, (ZIEDKLEI) ONTSTAAN TUSSEN 250 EN 800 NA CHR.
VÓÓR ROMENSE GEULEN, GEVULD MET ZANDO MATERIAAL DAARNAAST KOMT
SUBBOREAAL DUIN EN VEEN (PLAATSELUK KOMT)

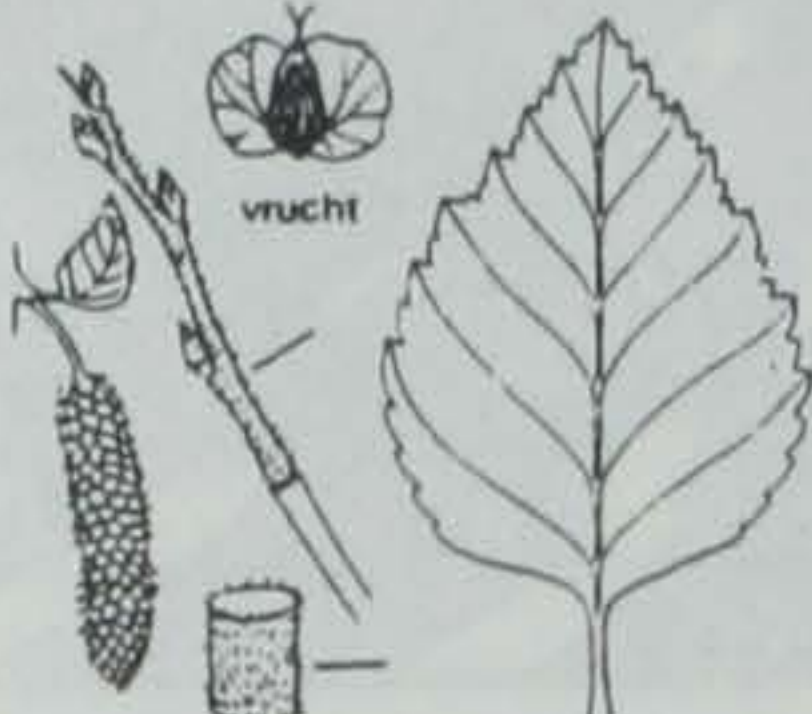
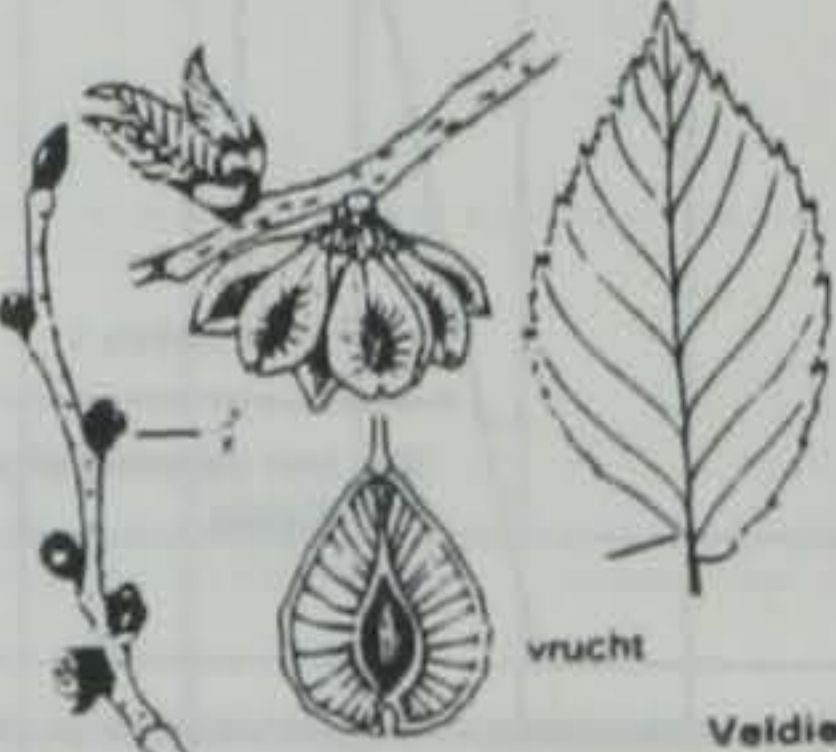
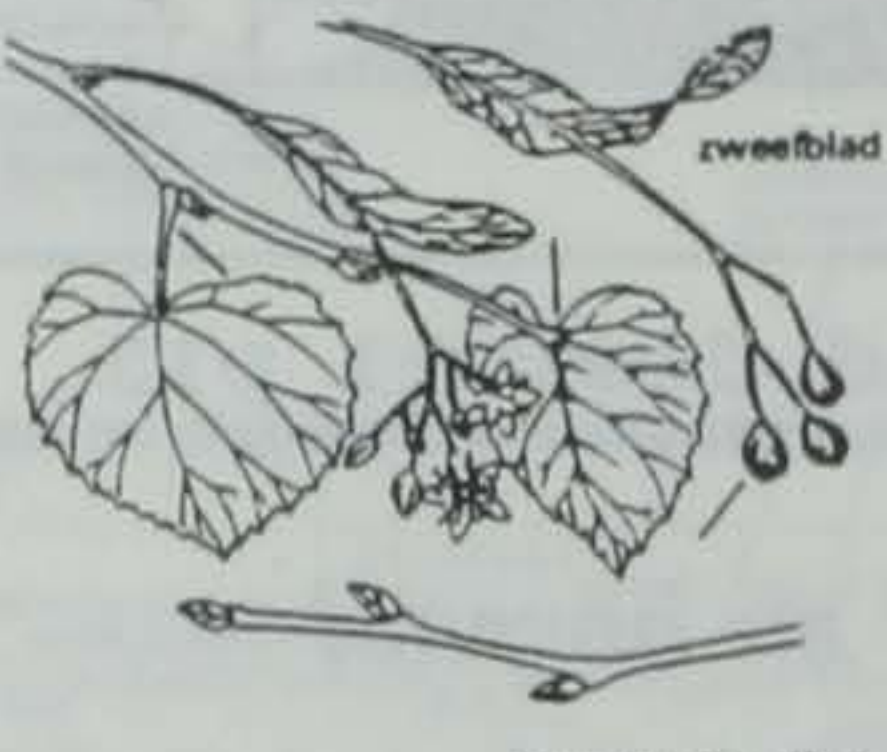
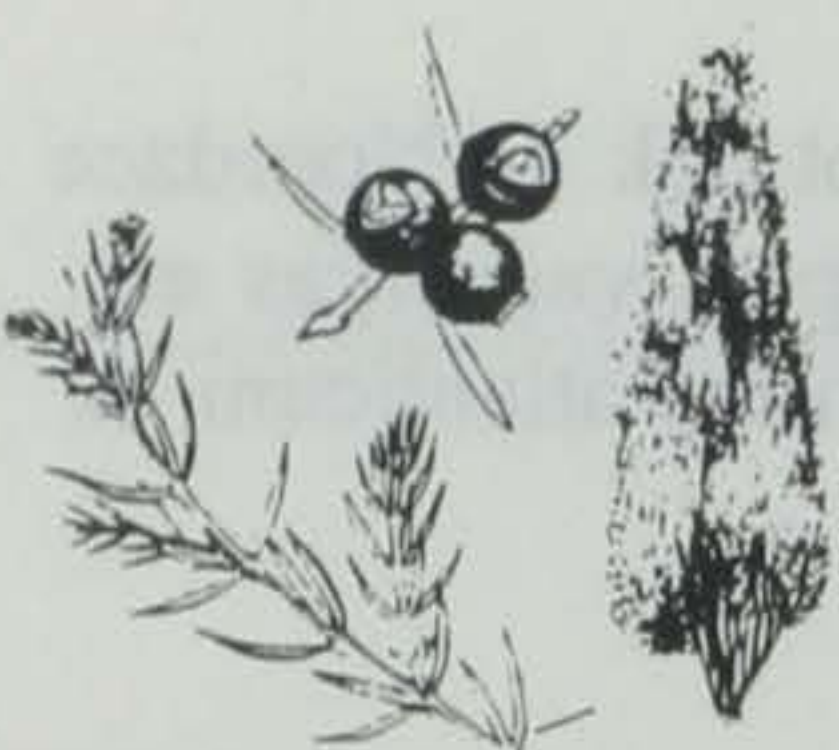
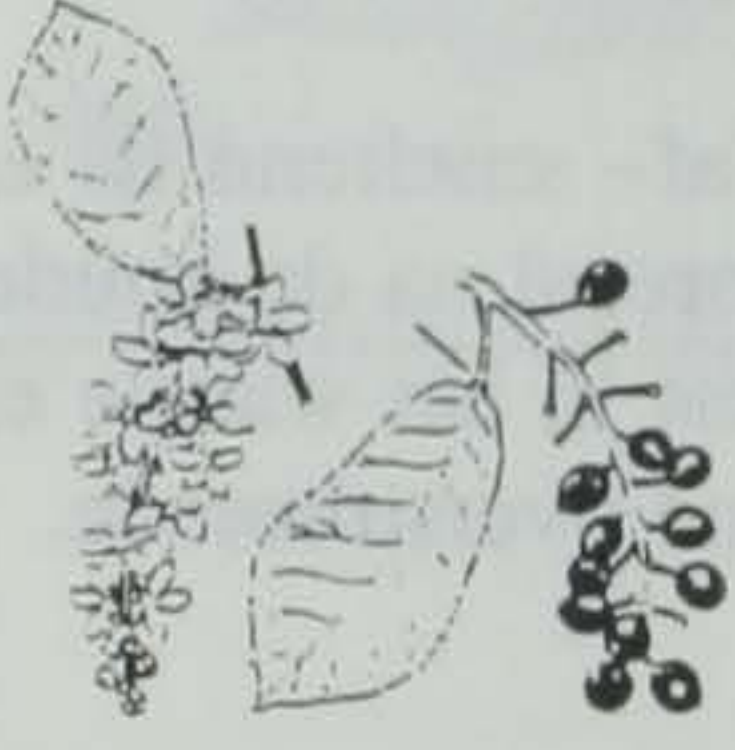
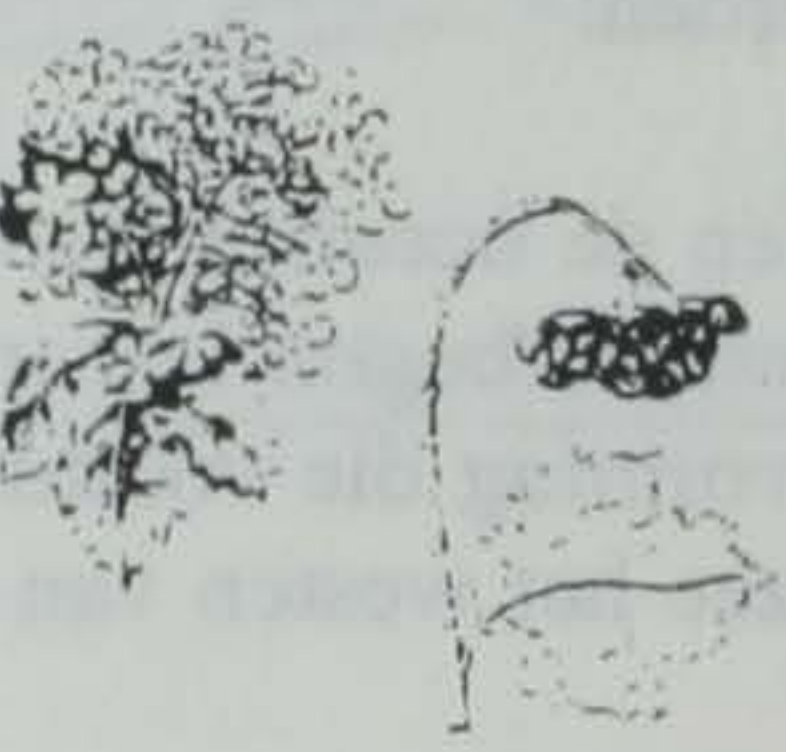
Atlas van Nederland deel 13 p13

Faber

4.4 Preboreaal en boreaal

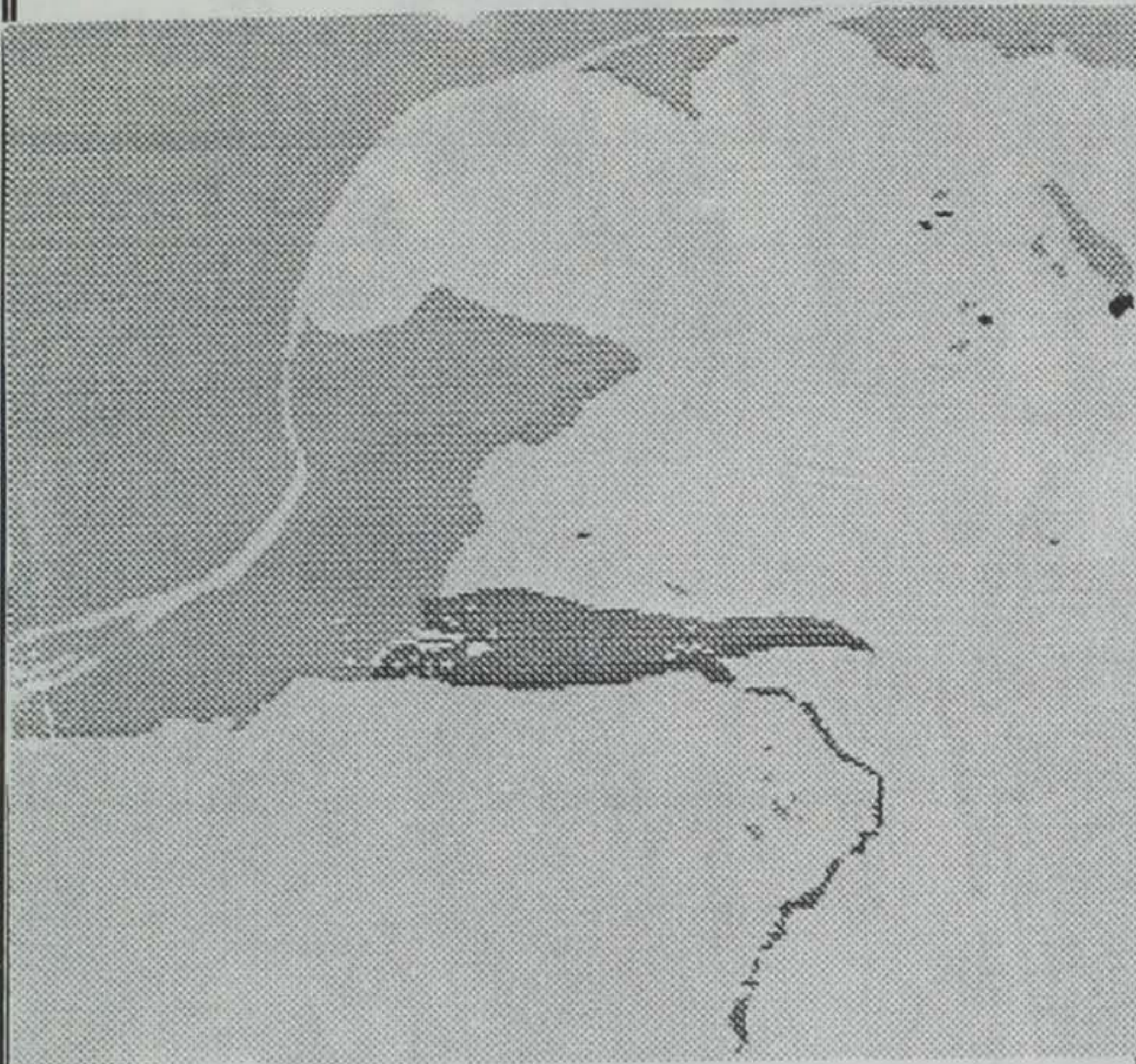
De warmere perioden die op het dryas volgden, leerden de mensen alhier op kleiner wild jagen met overeenkomstig kleinere stenen gereedschappen: het mesolithicum, de midden steentijd was begonnen evenals de nieuwe veenvorming die hier die door het warmere klimaat mogelijk werden.

Ca. 8.000 v Chr rijzen de oceanen weer door af- smeltend ijs en loopt ook de Noordzee opnieuw vol. In Nederland begon laat in het boreaal na de koude uitlopers van dryas en preboreaal een veenvorming die voortduurde tot in het warme en vochtige atlanticum en transgressie van de zee het westen van ons land overstroomde.

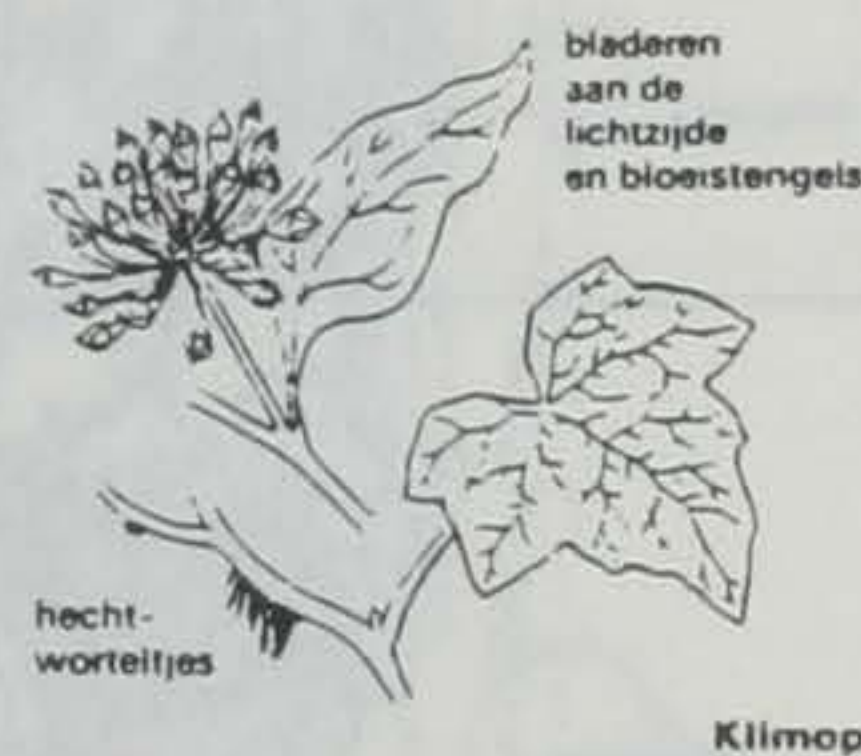
PREBOREAAL	8000 v.Chr.	VROEG BOREAAL	7000 v. Chr.
 PERIODE IV. <i>Dennetijd, Pre-boreale periode</i>, strekt zich, tezamen met periode V en VI, uit van 8.000-5.500 voor Christus. <i>Vastelandsklimaat</i> met stijgende temperatuur. Ratelpopulier, Berk, vooral Pijnboom met Wilg, Jeneverbes en Vogelkers ertussen.		 PERIODE V. <i>Denne- en Hazelaartijd, Boreaal</i>tijd met <i>warm vastelandsklimaat</i>. Uitgestrekte bossen van Pijn en Hazelaar, afgewisseld door Iep, Kleinbladige Linde, Zwarte Els, Gelderse Roos, Maretak en Klimop.	
 Ratelpopulier of esp	 Zachte berk	 Hazelaar	 Veldiep
 Grove den	 Schietwilg	 Kleinbladige linde	 Zwarte els
 Jeneverbes	 Vogelkers	 Gelderse roos	 Vogellijn of Maretak
Vedel & Lange		Kelle & Sturm	

BOREAAL

5500 v.Chr.



PERIODE VI. *Overgangperiode* naar Eik- en Ieptijdperk. *Boreaaltijd* met *warm vastelandsklimaat*. Uitgestrekte dennen- en hazelaarsbossen; toeneming Zwarte Els, ook Eik, Iep, Vuilboom, Rode Kornoelje. Aantal stuifmeelkorrels van kruiden daalt (zie pollen-diagram). Boomaantastende zwammen. Klimaat wordt kustklimaat (veel neerslag, zachte winters).



Universiteit van

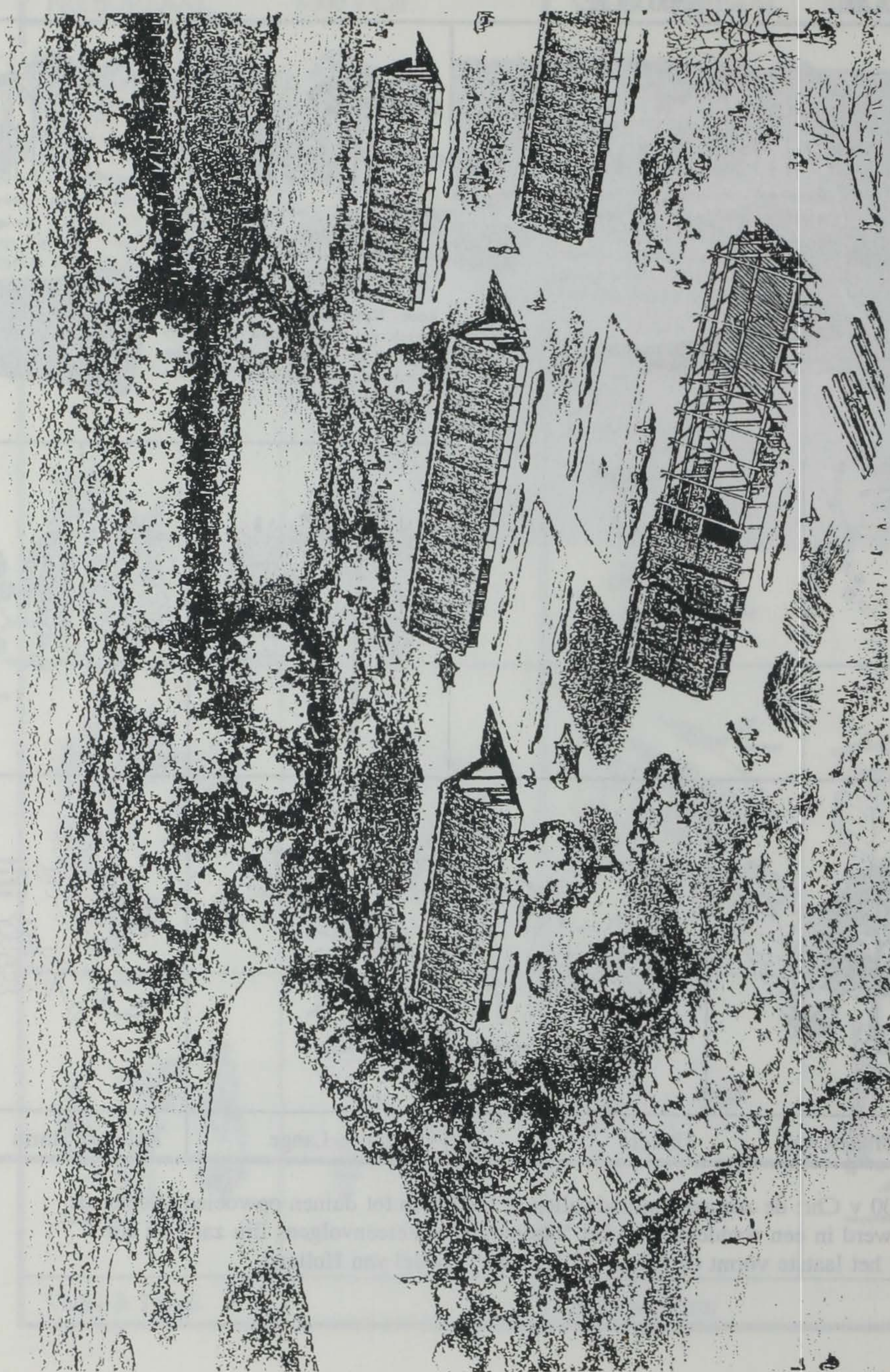
Utrecht

Vedel & Lange

Kelle & Sturm

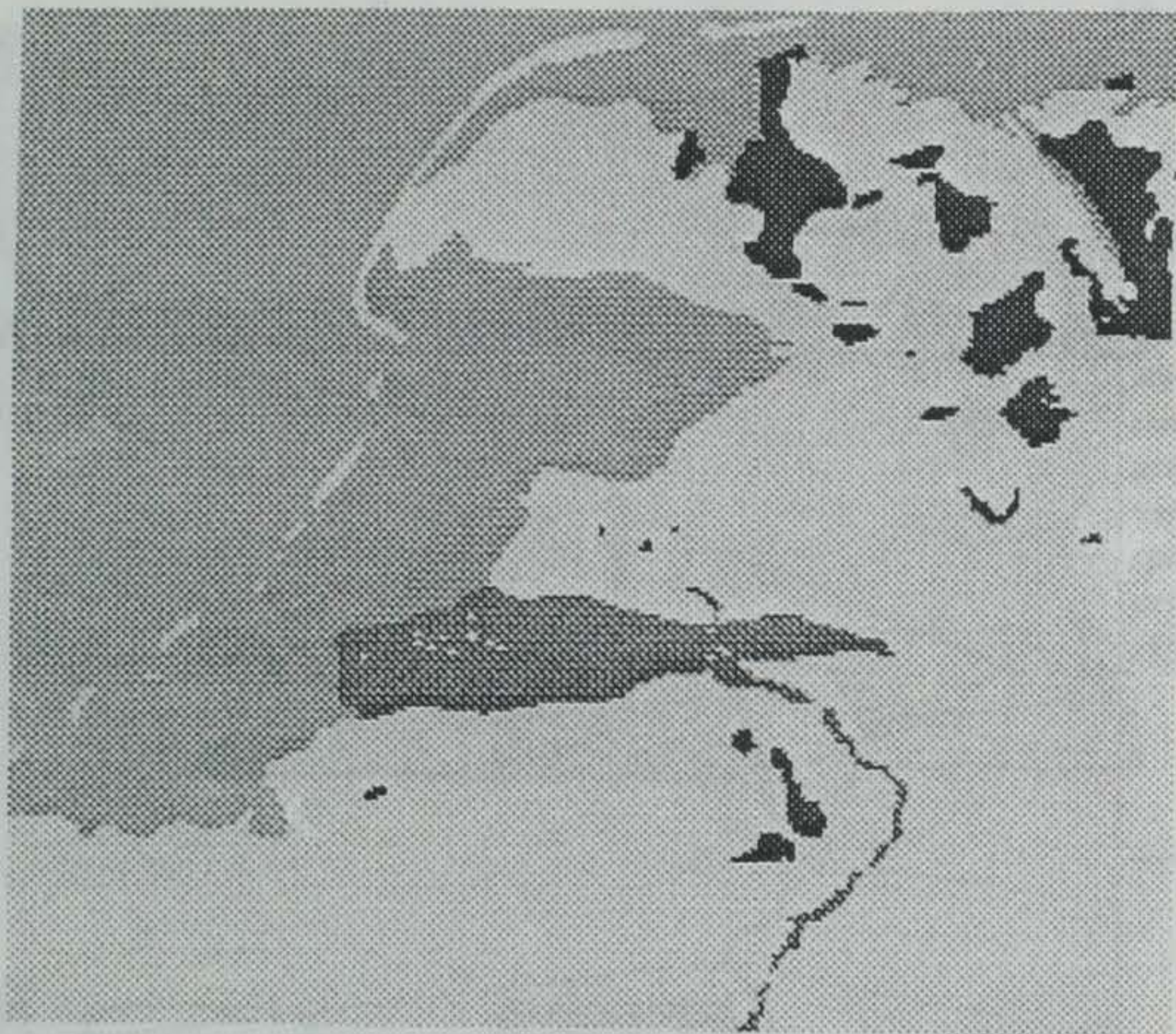
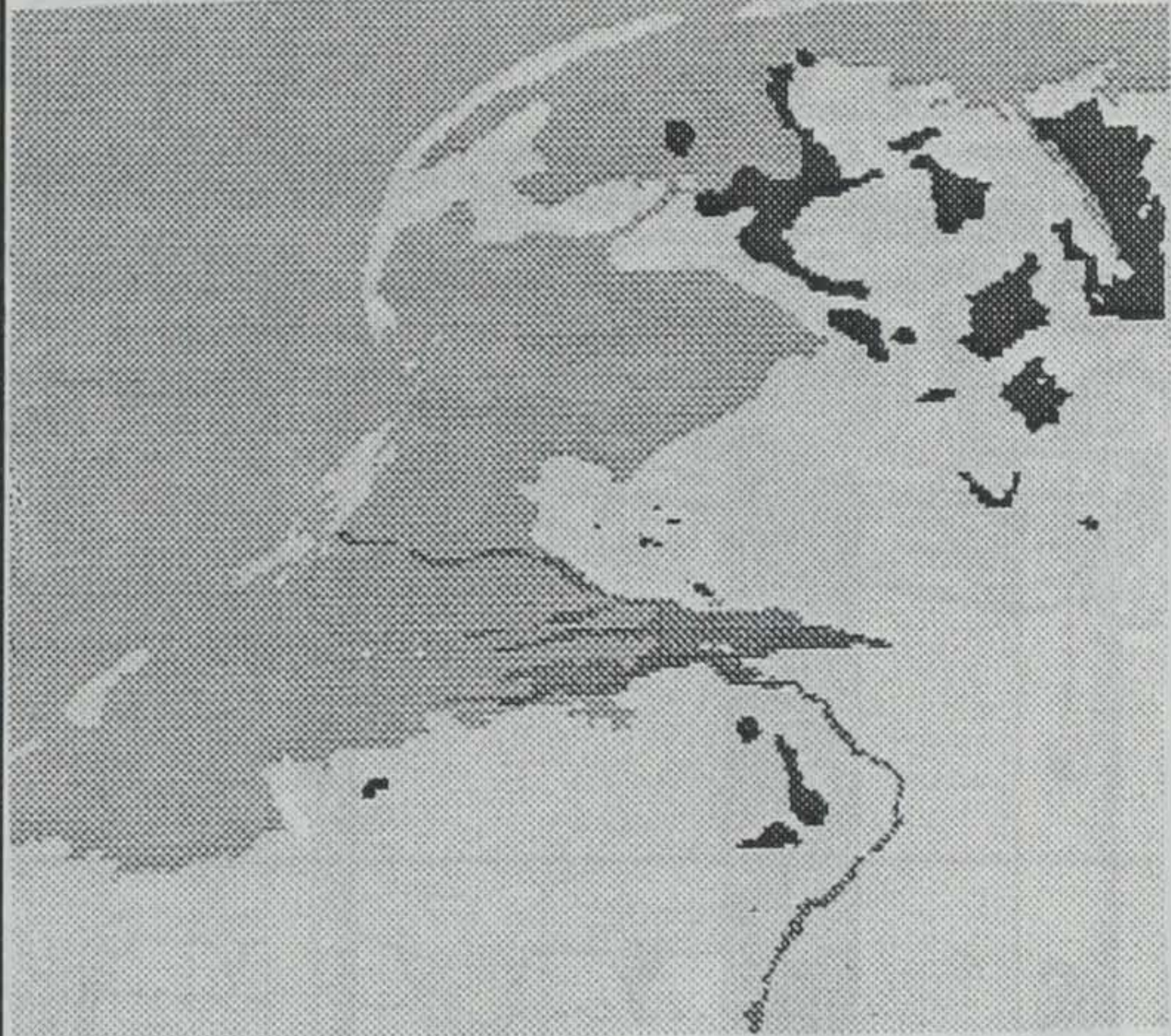
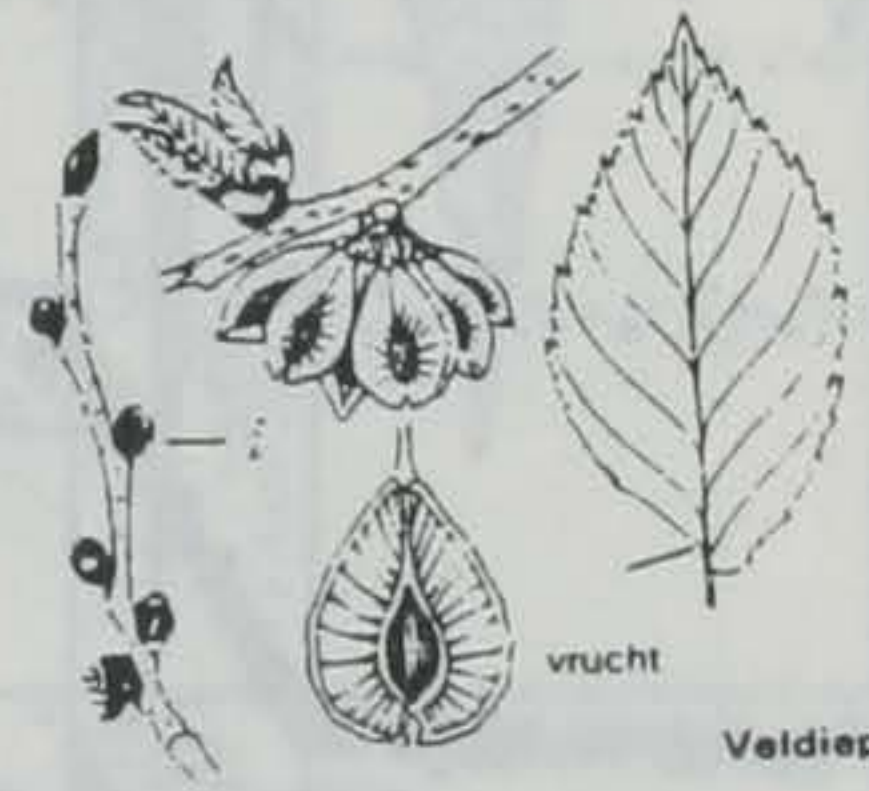
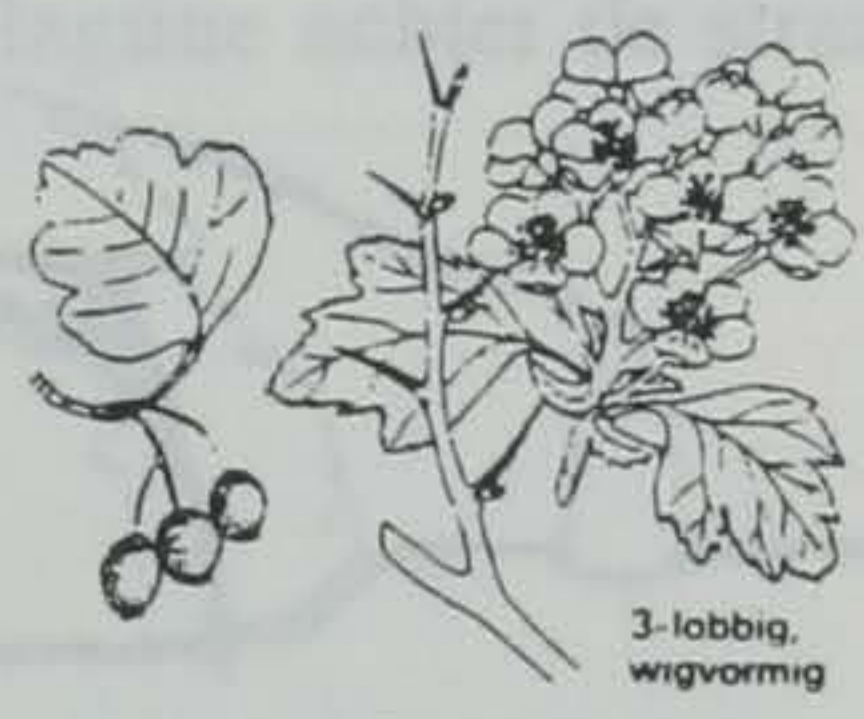
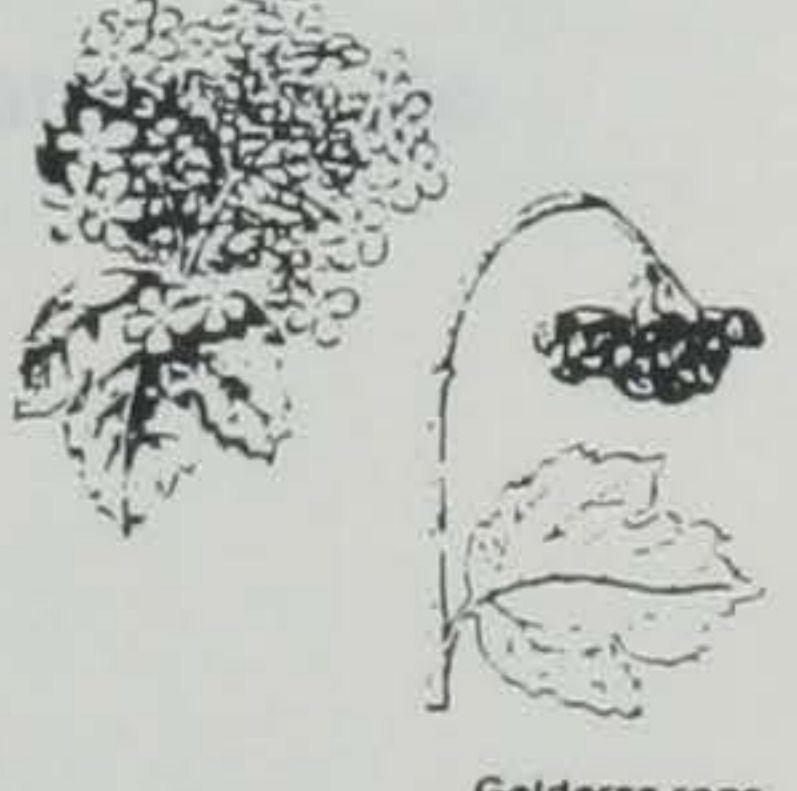
Ca. 5.500 v Chr: de zee zette strandwallen af die bij eb tot duinen opwoeien. Achter de duinen werd in een waddenzee op het "basisveen" achtereenvolgens fijn zand en slib afgezet: het laatste vormt de "oude" of "blauwe" zeeklei van Holland.

Een beeld van de eerste landbouwers 5300-4900 v.C. (Bloemers c.s.).



4.5 Atlanticum

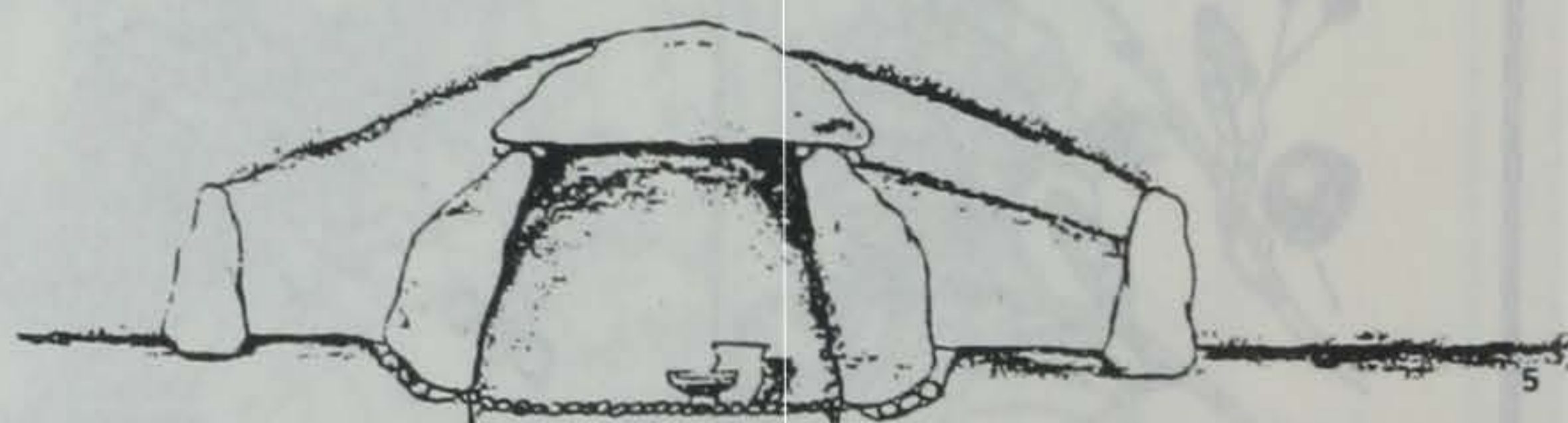
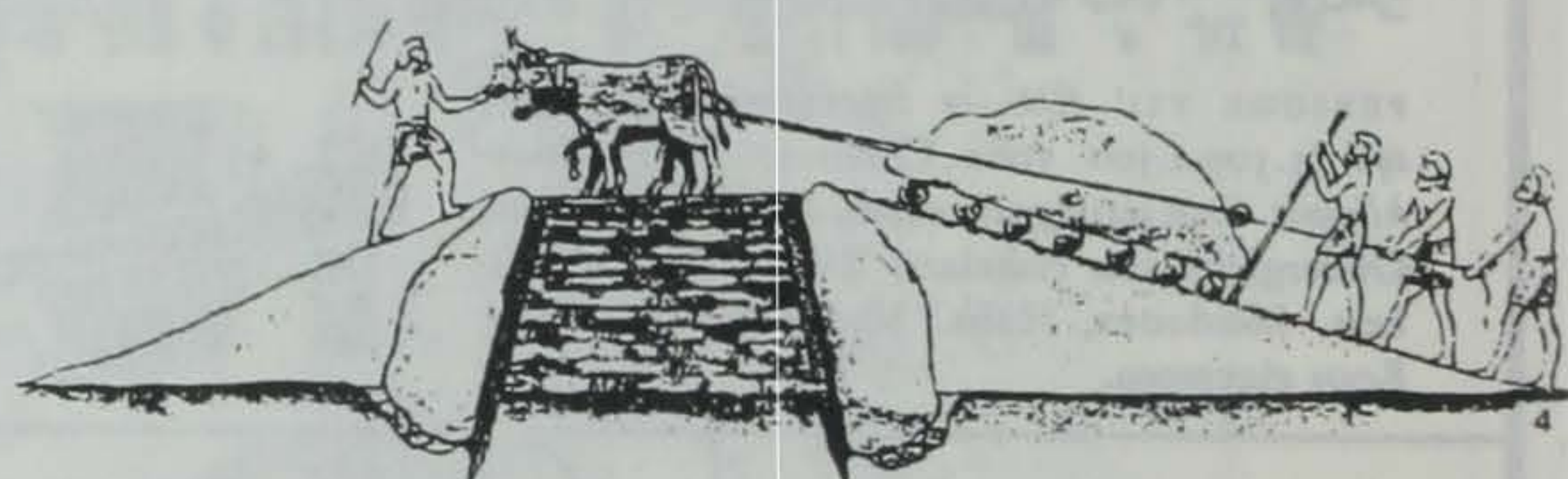
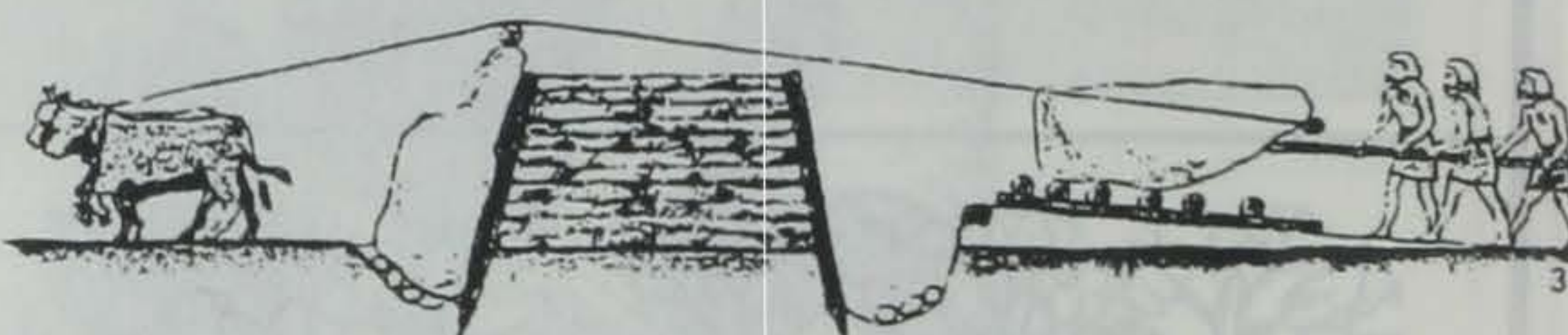
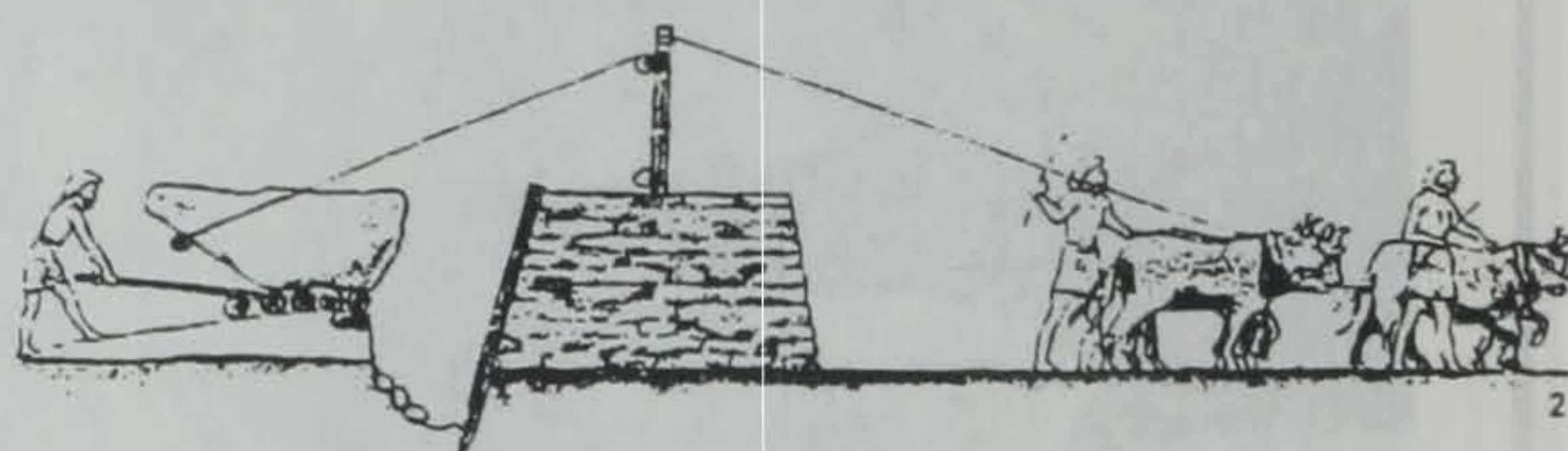
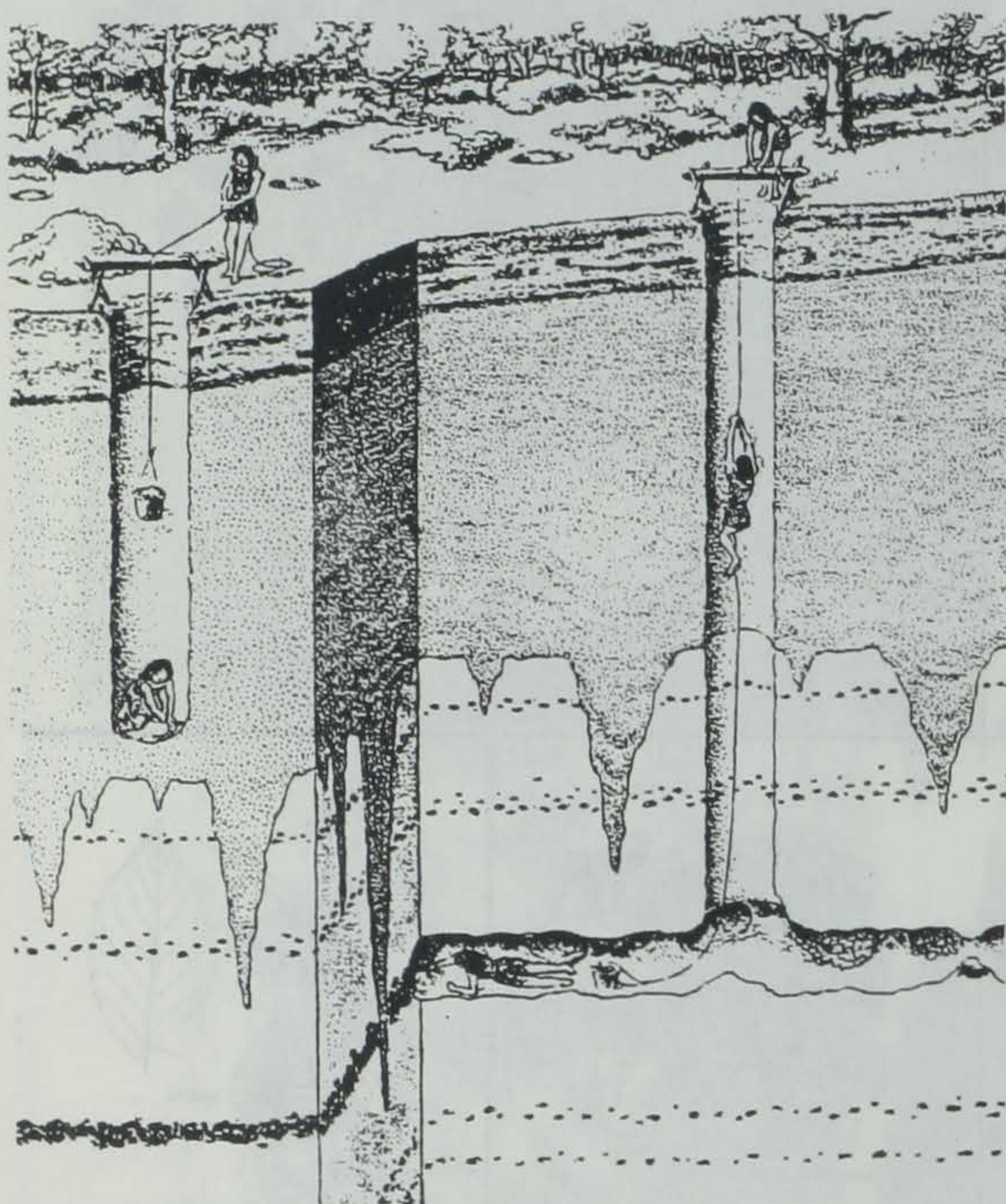
Kust en veen schuiven op zolang de zee opdringt. Ca. 3.000 v Chr: een afnemende zeestijging laat de strandwallen heel en deze breiden zeewaarts uit tot een sterke kust.

ATLANTICUM		ATLANTICUM	
4100 v.Chr.		3000 v.Chr.	
			
 PERIODE VII. <i>Eik- en Ieptijdperk, Atlantische tijd</i> (5.500-2.500 voor Christus). <i>Warm kustklimaat</i>. Den teruggedrongen. Eik, Iep en Linde. Ondergroei van Hazelaar, Zwarte Els, Vogelkers, Meidoorn, Hulst. Maretak en Gelderse Roos algemeen. 		 Zomereik	 vrucht Veldiep
 Grootbladige linde	 3-lobbig, wigvormig Tweestijlige meidoorn	 Hulst	 Gelderse roos
Universiteit van Utrecht		Vedel & Lange Kelle & Sturm	

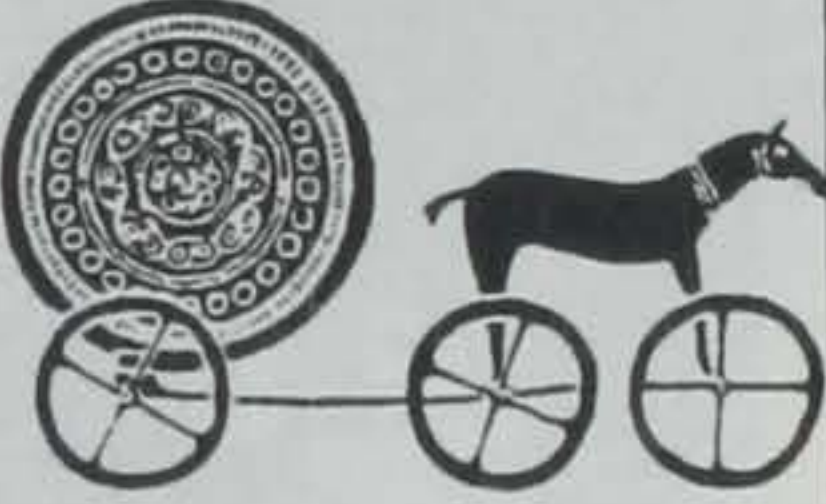
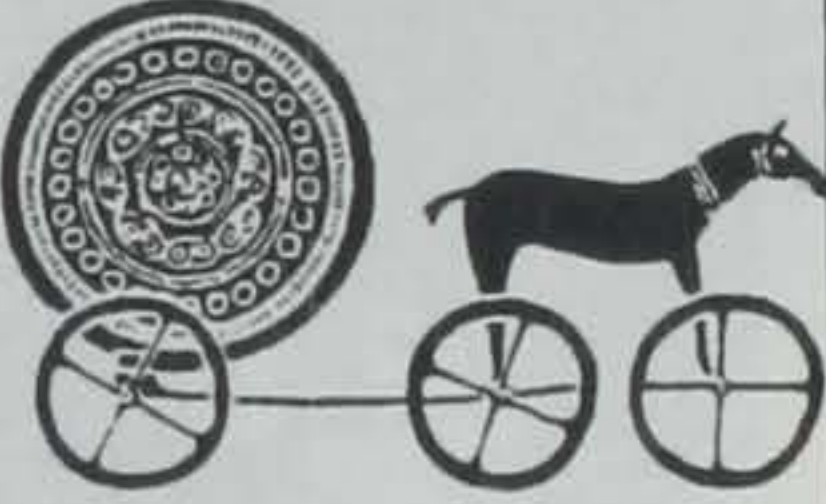
Een nieuwe duinenrij werd voor de oude gelegd en het veen dat op de blauwe zeeklei groeide is later, voor zover de zee het niet had weggeslagen, afgegraven. Veenstroom werd zeearm en

vervolgens weer veenstroom. Het subboreaal veen werd bij transgressies met geulen doorsneden waarin fijn zand werd afgezet dat na bemaling voor omkering van het relief zorgde.

Een beeld van vuursteengroeven en hunebedbouwers 4000-2700 v.C.
(Bloemers c.s.)

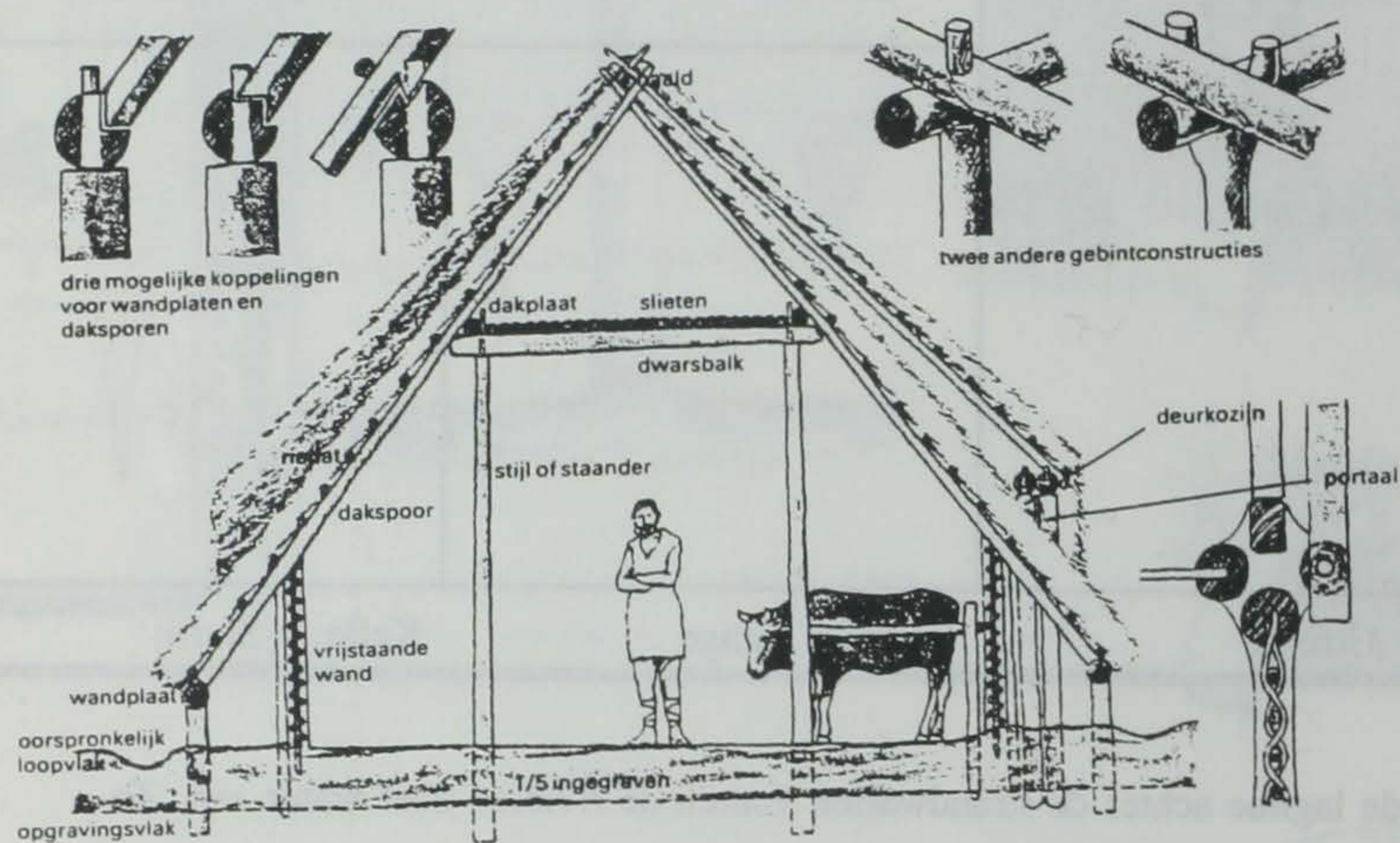
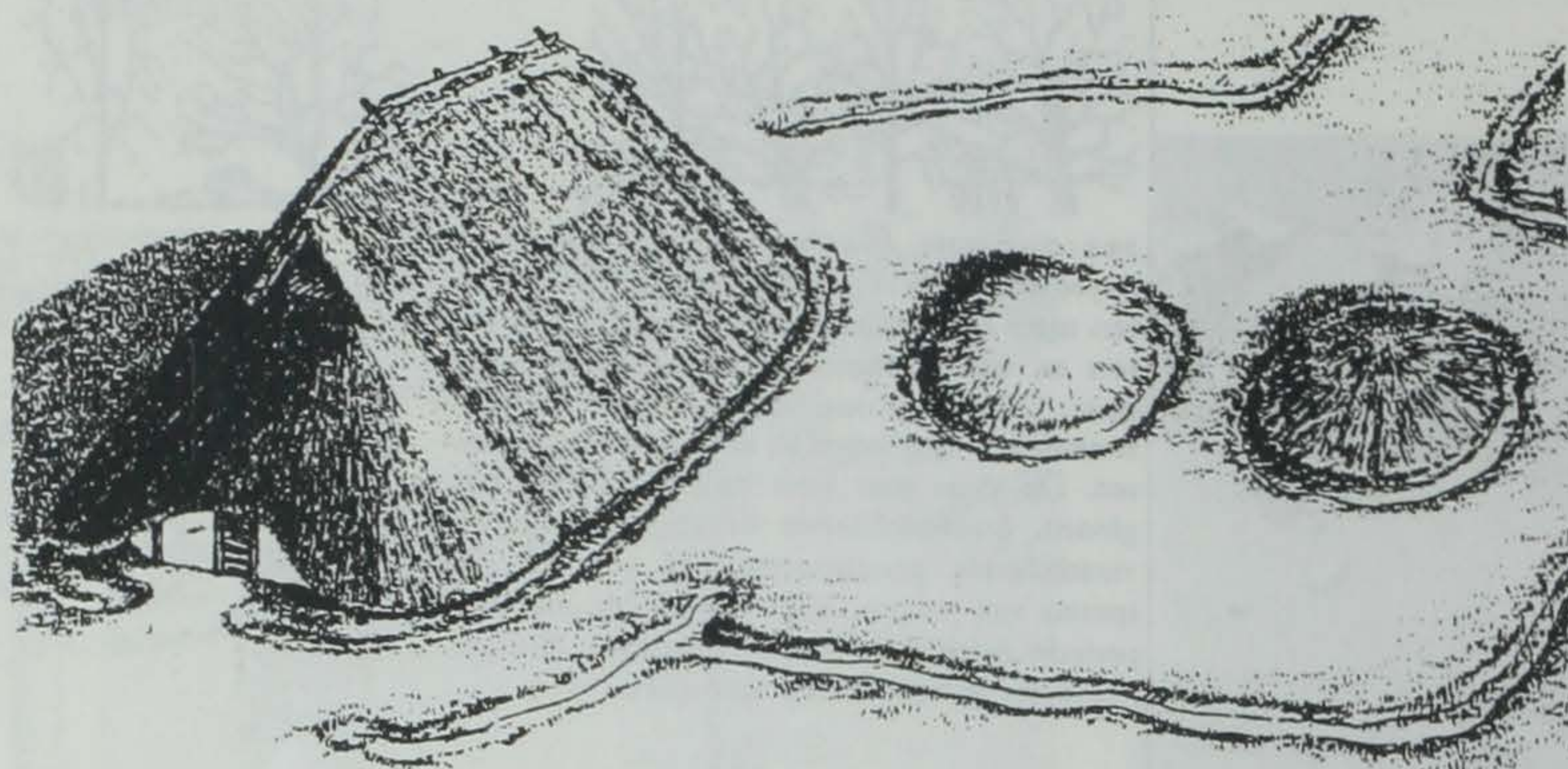


4.6 Subborea

SUBBOREAAL	2100 v.Chr.	VEGETATIE
	 PERIODE VIII. <i>Eik- en Esperiode, Subboreale tijd</i> (2.500-400 voor Christus). Het klimaat krijgt een meer <i>continentaal</i> karakter met koudere winters en warme zomers. Maretak houdt stand, maar Gelderse Roos, Iep en Linde verliezen terrein. Eik domineert in het beeld van de bossen. De mens gaat hout kappen en land ontginnen. Stuifmeel toont de aanwezigheid van verschillende graansoorten. Er zijn nu ook sporen van wegen. Tegen het einde van deze periode dalen de zomertemperaturen. Droger. <i>Afsluiting post-glaciale warmteperiode.</i> 	
Universiteit van	Utrecht	Vedel & Lange
		Kelle & Sturm

Ca. 2.100 v Chr In de lagune achter de strandwallen voeren de rivieren zoet water aan. Zo ontstaat er veel veen.

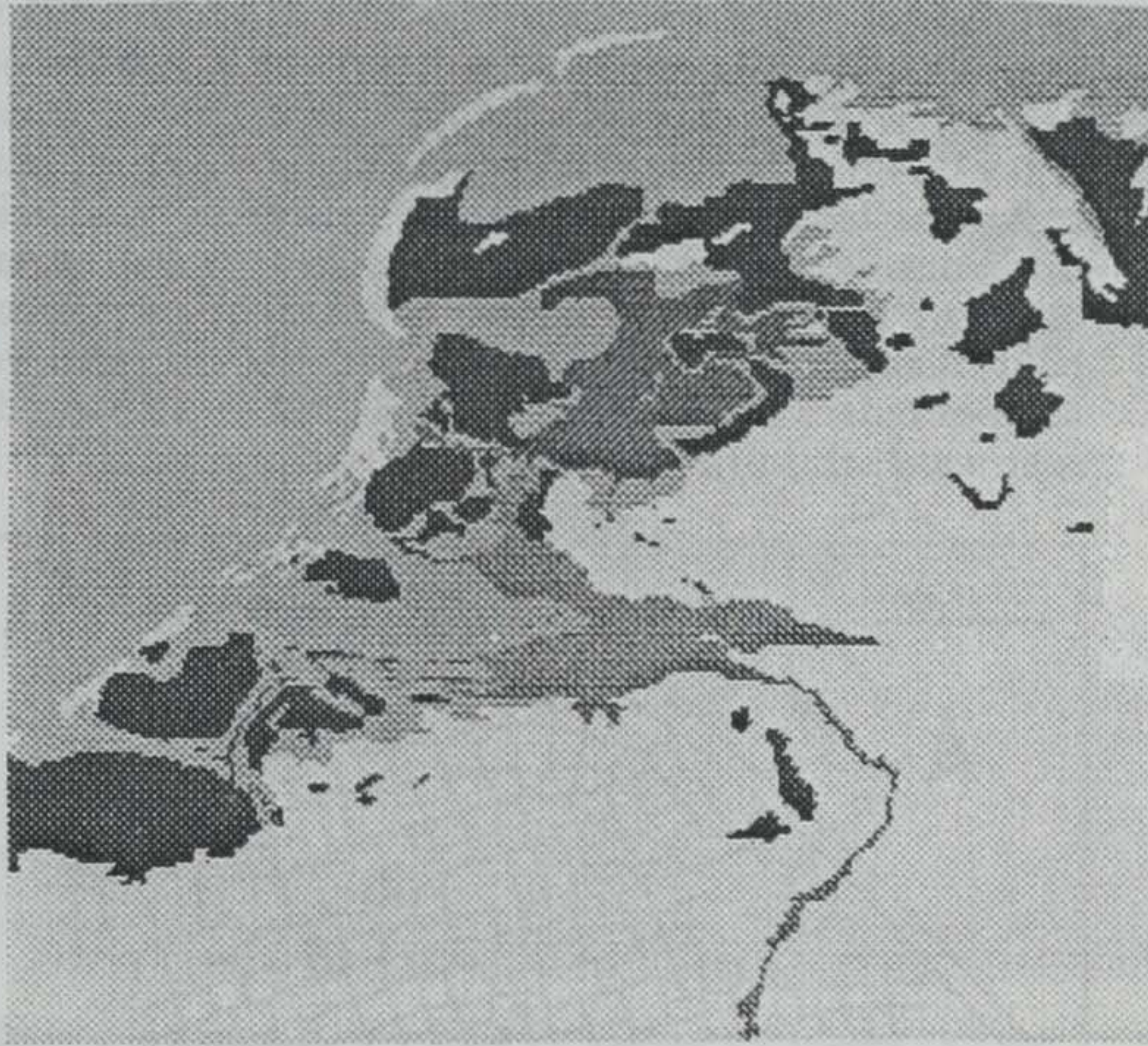
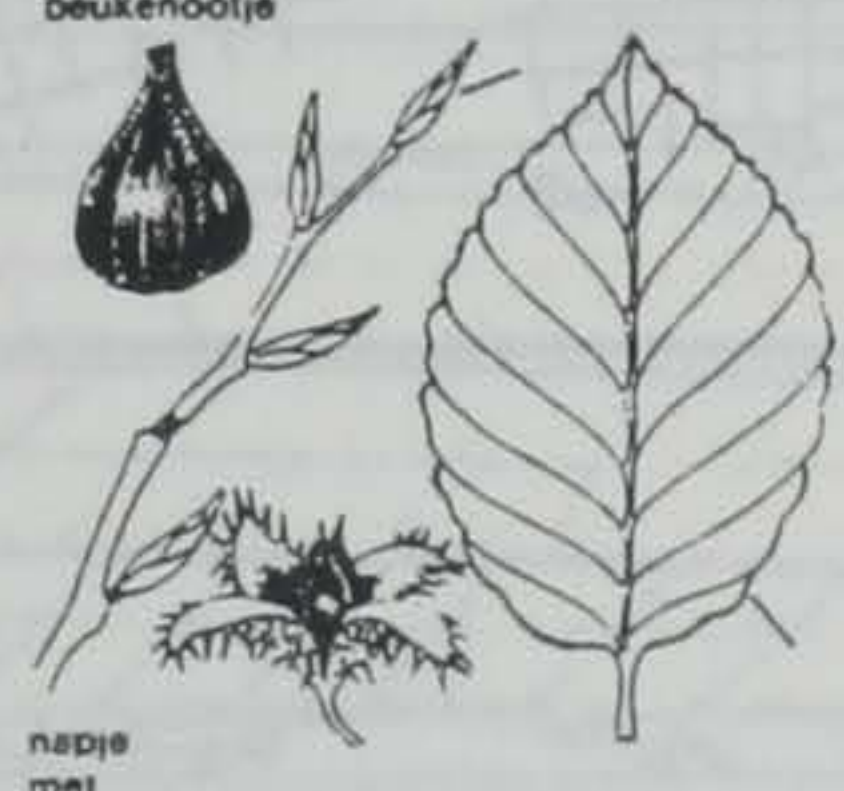
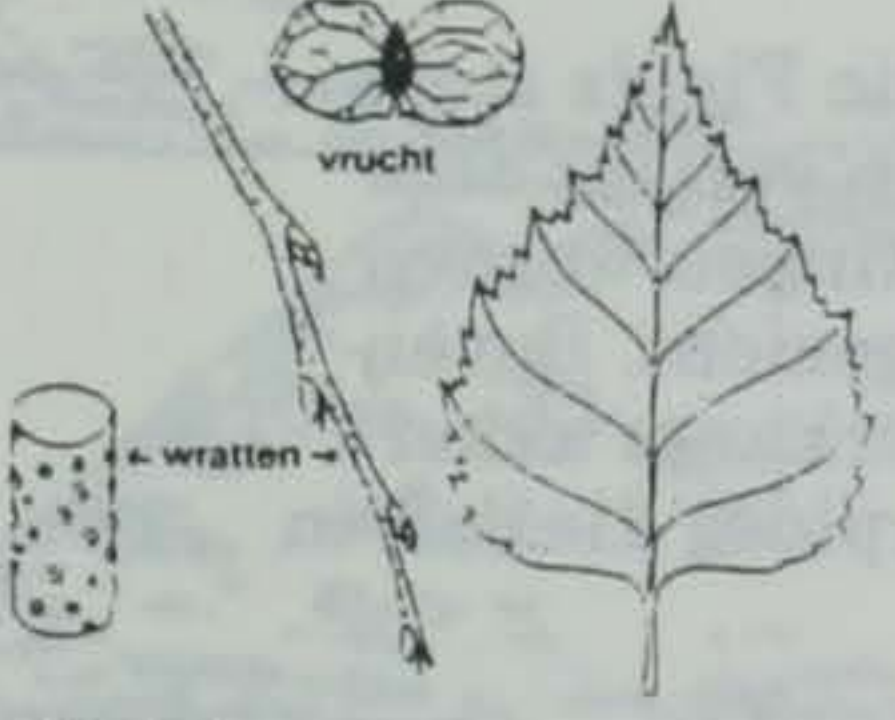
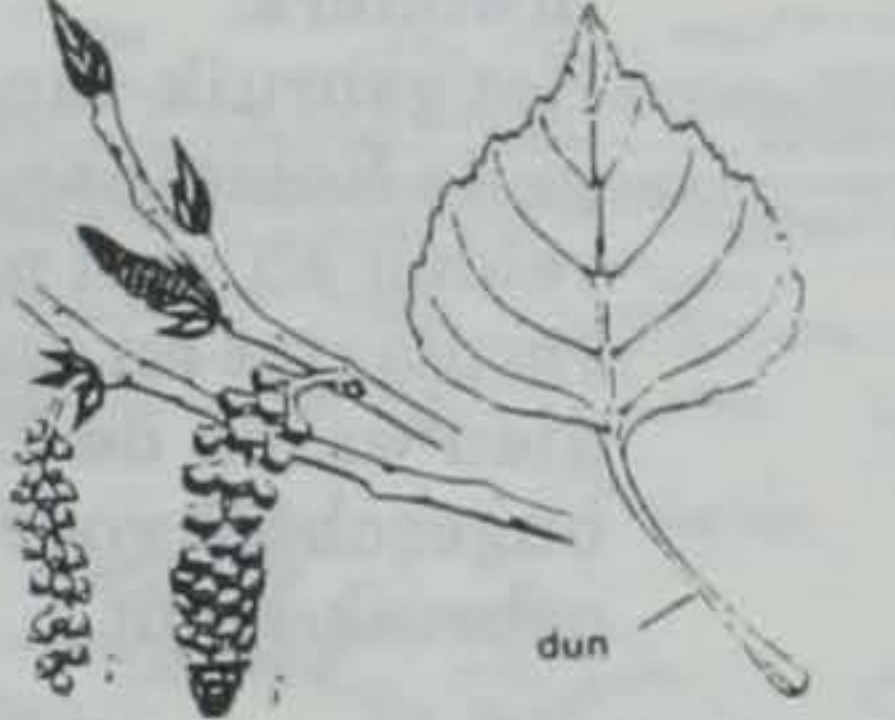
Een beeld van de brons- en ijzertijd 2100 – 0 v.Chr.
(Bloemers c.s. 1981 p 67)



4.7 Subatlanticum

Ca. 1.000 v Chr: beekwaterstagnatie doet ook hoogveen ontstaan op lagere delen van de zandgronden (bv Peel/Drente).

Ca. 200 v Chr: veenafslag komt voor aan de oevers van het meer Almere (Zuiderzeegebied), dat zo wordt vergroot.

LAAT SUBBOREAAL 1000 v.Chr.	SUBATLANTICUM 200 v.Chr.
	
 PERIODE IX. <i>Beukperiode, Subatlantische tijd</i> (vanaf ongeveer 400 voor Christus). In deze tijd neemt de neerslag toe en de zomertemperaturen dalen nog verder, waardoor voor Nederland een normaal, <i>koel kustklimaat</i> ontstaat. Beuk en Haagbeuk gaan domineren, Berk, Populier en Jeneverbes zijn algemeen geworden; het voorkomen van de Eik wordt minder.	 beukenootje napje met nootjes Beuk  vrucht met zweefblad Haagbeuk
 vrucht wratten Ruwe berk  dun Zwarte populier	 Jeneverbes

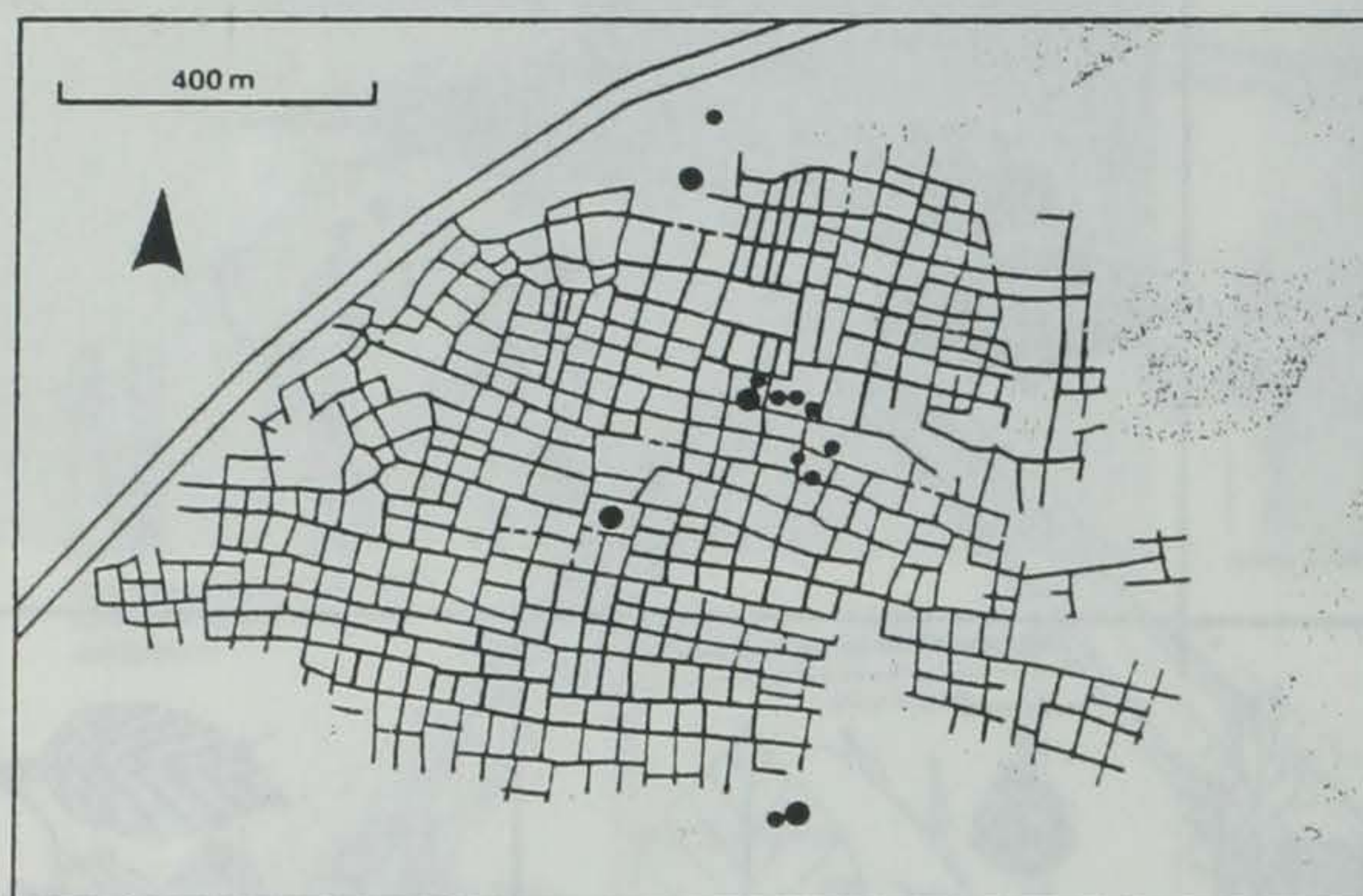
Een beeld van de ijzertijd: Celtic fields bij Vaassen (Bloemers c.s. p68)

IJzertijd-boeren op de zandgronden
In veel heidevelden waren vroeger Celtic Fields te zien, vooral langs de rand van de Veluwe en op het Drents Plateau. Een groot aantal is verdwenen zonder dat er enige aandacht aan werd geschonken. De lotgevallen van het Hijkerveld illustreren dit.

Het akkersysteem ontstond aan het begin van de ijzertijd, omstreeks 700 v.C., en dat lijkt geen toeval te zijn. In tegenstelling tot koper en tin, waaruit brons wordt gemaakt, was ijzer in ons land in ruime hoeveelheid beschikbaar. IJzeren gereedschap lag daardoor binnen ieders bereik. Bovendien is het zeer waarschijnlijk dat men via dezelf-

de contacten waardoor de fabricage van smeedijzer (→ 74) bekend werd, ook kennis nam van nieuwe landbouwmethoden en gewassen. We moeten de Celtic Fields dan ook niet zien als ontginningen van ongerept bos, maar veel meer als een nieuwe landindeling, die mogelijk werd door het gebruik van ijzer en een bittere noodzaak was wegens de verarming, uitloging en verstuiwing van de bodem.

Bij de hekken langs de akkers ontstonden hagen en werden wortelstronken en stenen neergeworpen. Deze afscheidingen waren tegelijk windsingels die stuifzand invingen, waardoor geleidelijk de lage walletjes ontstonden die



◀ Kaart van het Celtic Field bij Vaassen. De eerste kavelblokken zijn in geel aangegeven. De akkers daaromheen zijn latere toevoegingen. Het gehele akkercomplex ligt ingesloten tussen beekdalen

(donkergroen) en een prehistorische weg (grijs). In rood zijn enkele grafheuvels uit dezelfde tijd aangegeven.

nog steeds zichtbaar zijn.

Op grond van het aantal bekende Celtic Fields is de bevolking van Drenthe in de ijzertijd te schatten op vier- tot vijfduizend personen. Voor geheel Nederland komen we op ruwweg 25 000 inwoners.

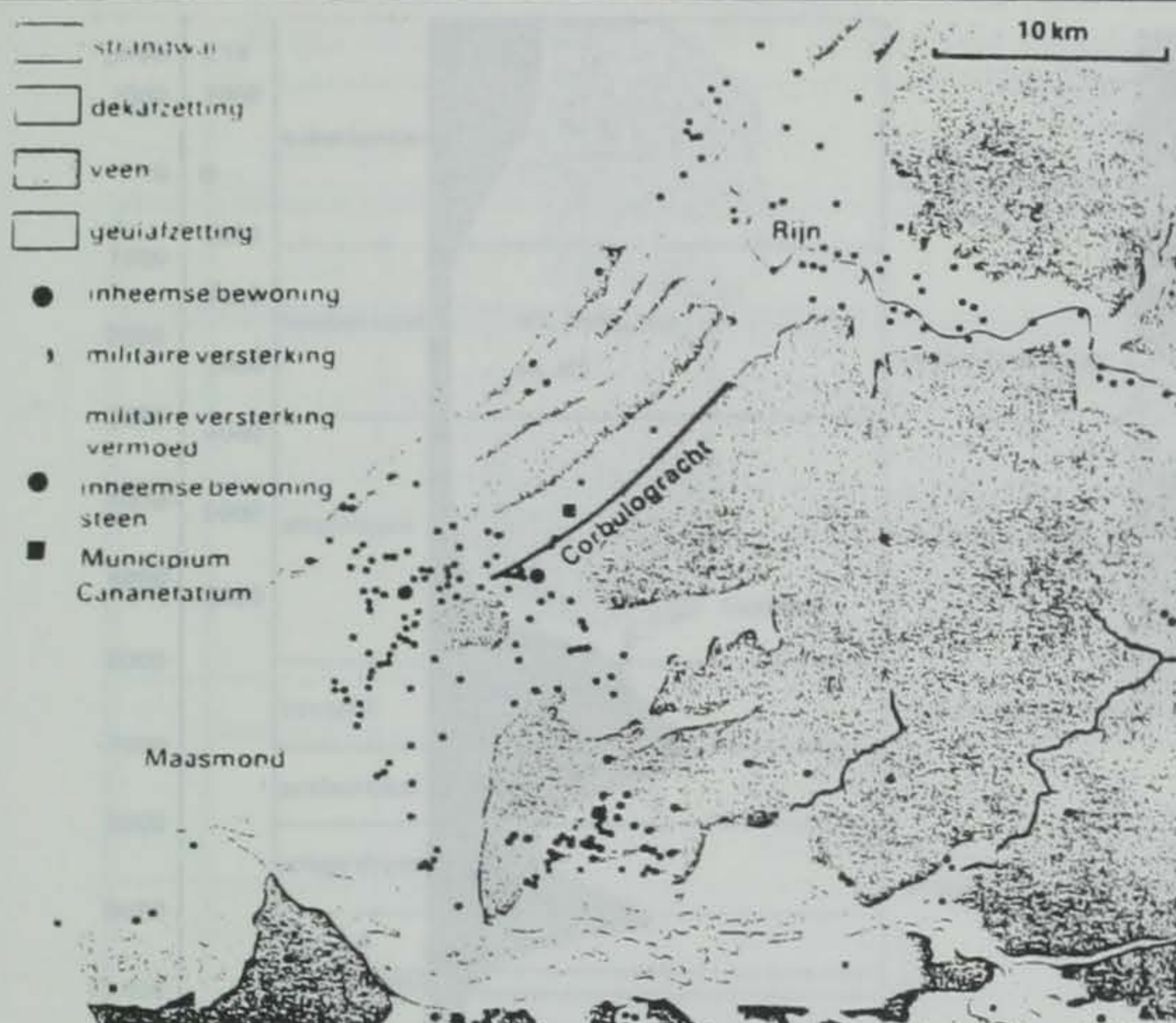
Het gebruik van de Celtic Fields stopt in de Romeinse tijd. Men verlaat deze velden en veel nederzettingen worden verplaatst en anders ingericht. Bovendien waren de kleine vierkante akkers ongeschikt voor de keerploeg die dan in gebruik komt.

4.8 Romeinse tijd en vroege middeleeuwen

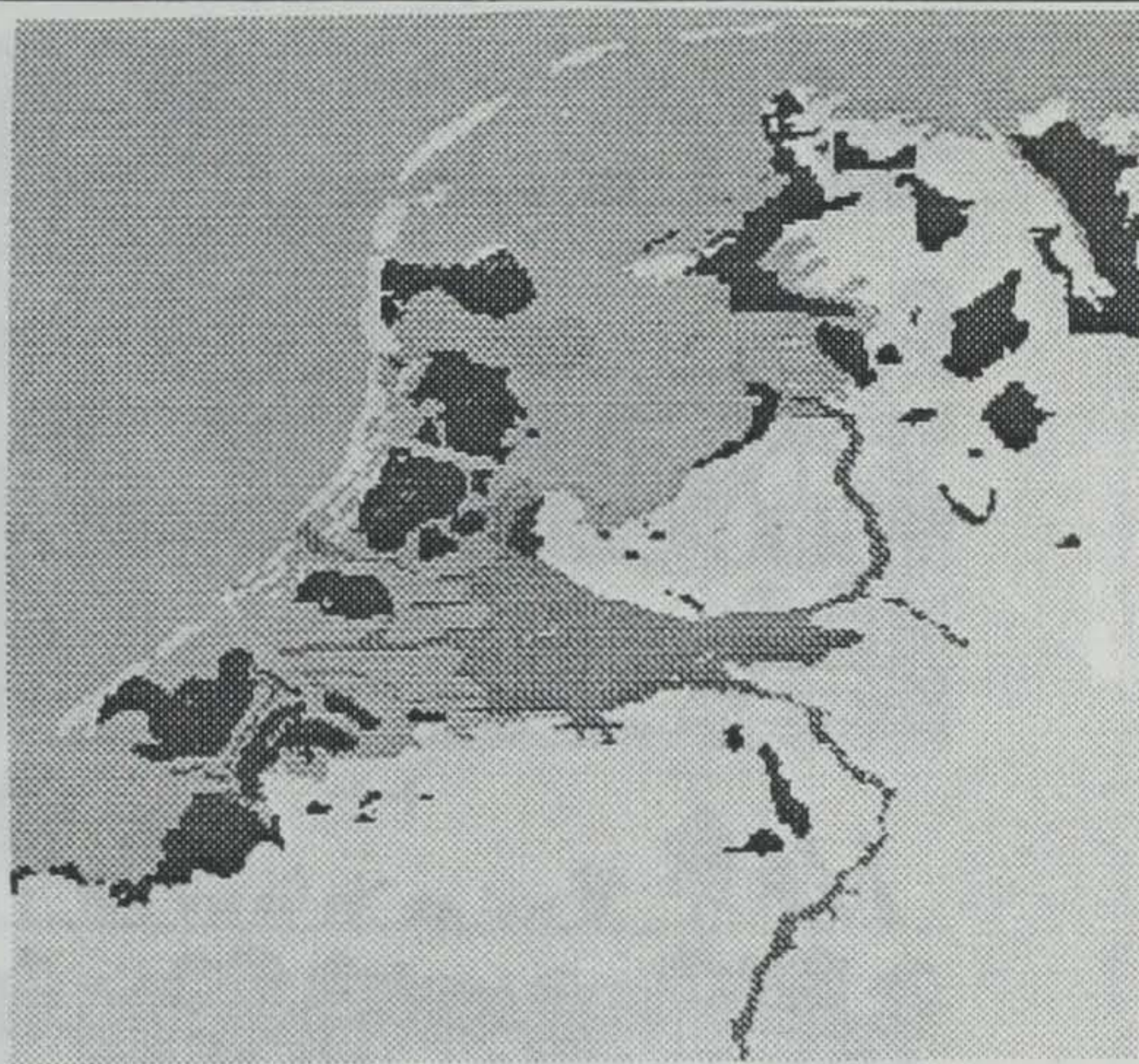
Ca. 100 v Chr: de zee valt weer aan en grote delen van het laagveen worden weggeslagen: dit duurt nog eeuwen.

Ca. 600 n Chr: de zee breekt het eerst door in het Noorden en zo ontstaan de Waddenzee en de Zuiderzee.

VINDPLAATSEN ROMEINSE TIJD

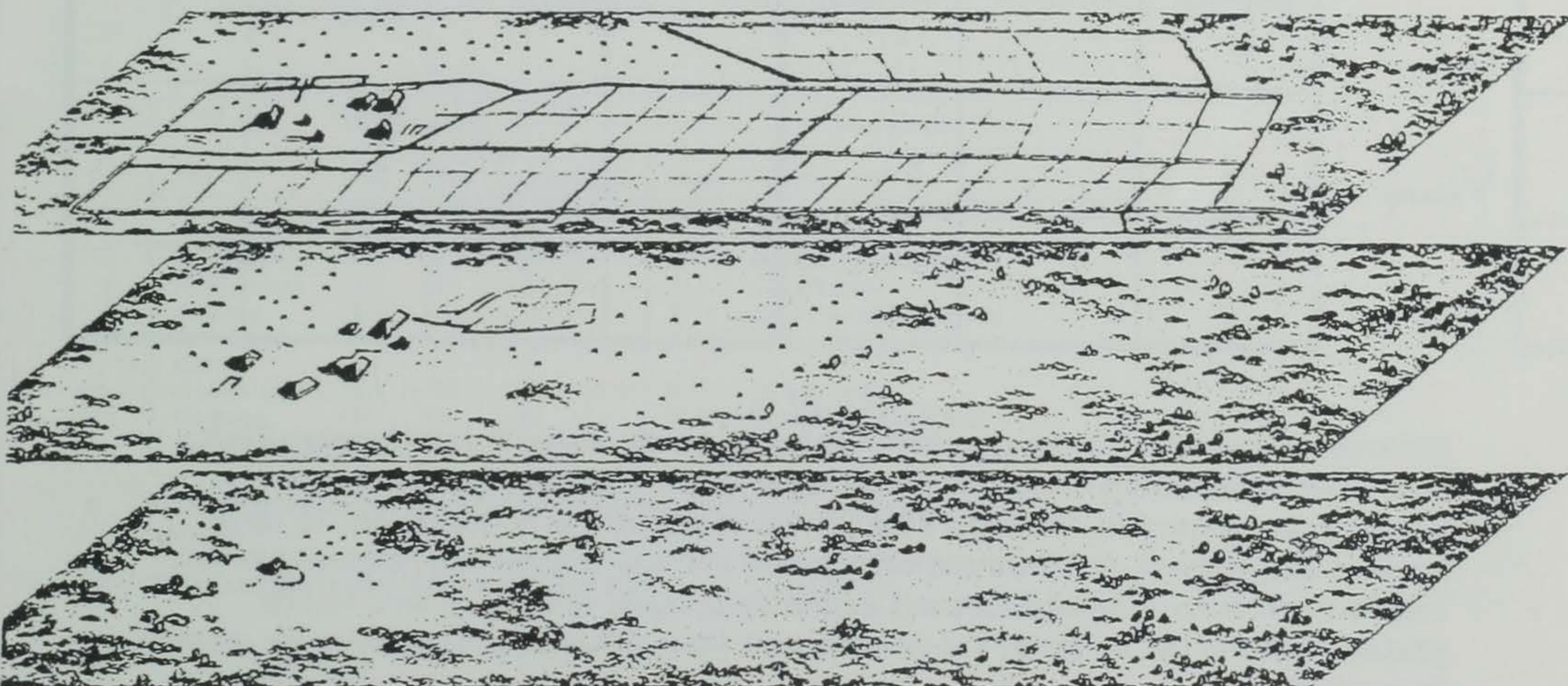


VROEGE MIDDELEEUWEN 600 n.Chr.



NEDERZETTING CANANEFATEN RIJSWIJK

2E EN 3E EEUW n.Chr.

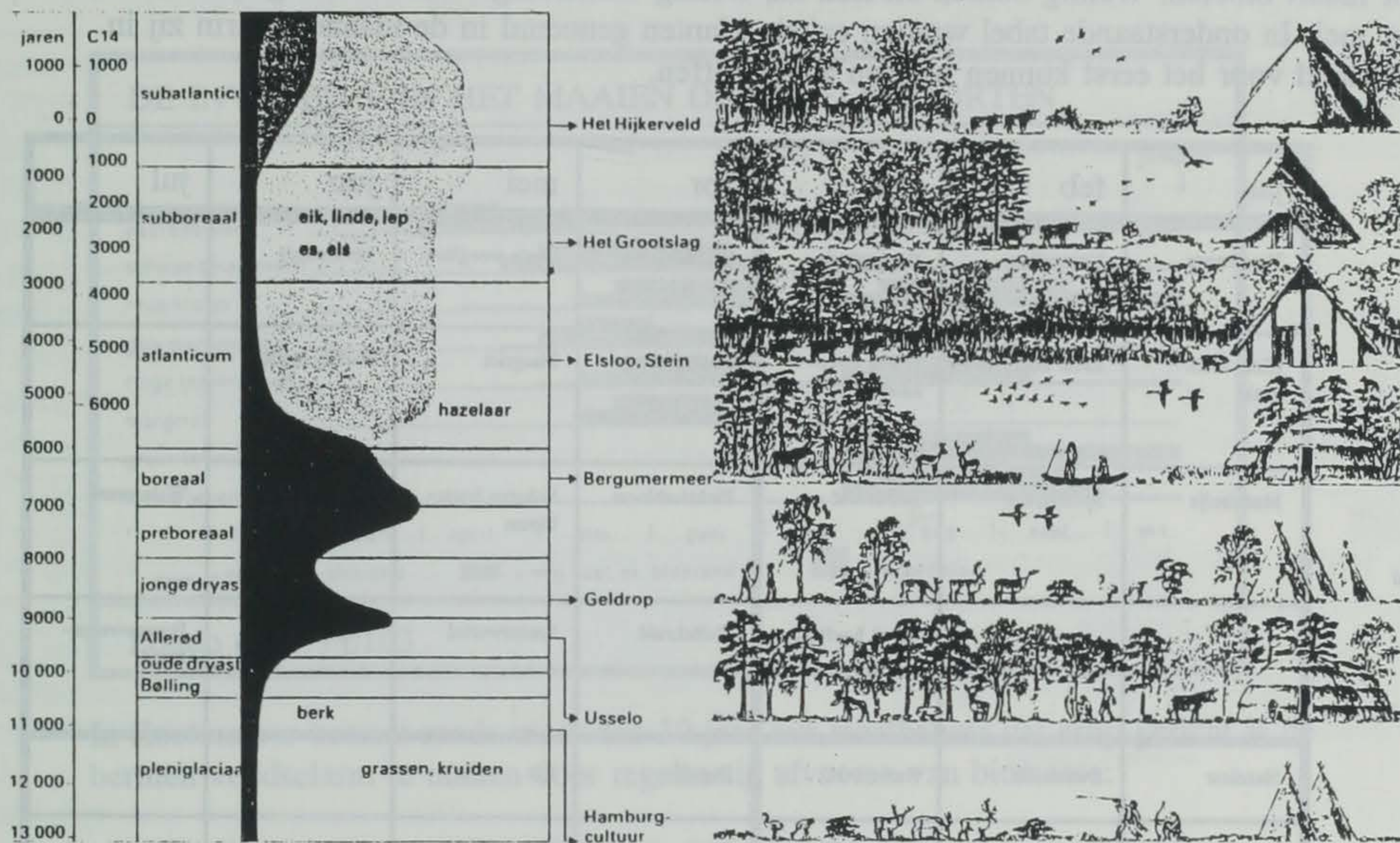


Bloemers c.s. 1981 p98,99

Universiteit van Amsterdam

4.9 De geschiedenis van onze bossen

Stuifmeeldiagram en beeld van de landschappelijke veranderingen vanaf de laatste ijstijd (Bloemers c.s. p32)



5 VARIATIE OP KORTERE TERMIJN

5.1 Seizoenvariatie

Er zijn weinig pioniers die in juli voor het eerst gaan bloeien, evenals ruigtebewoners die voor maart bloeien. Weinig bomen bloeien na, weinig verlandings- en watervegetaties voor mei. In onderstaande tabel worden enkele planten genoemd in de maand waarin zij in Nederland voor het eerst kunnen worden aangetroffen.

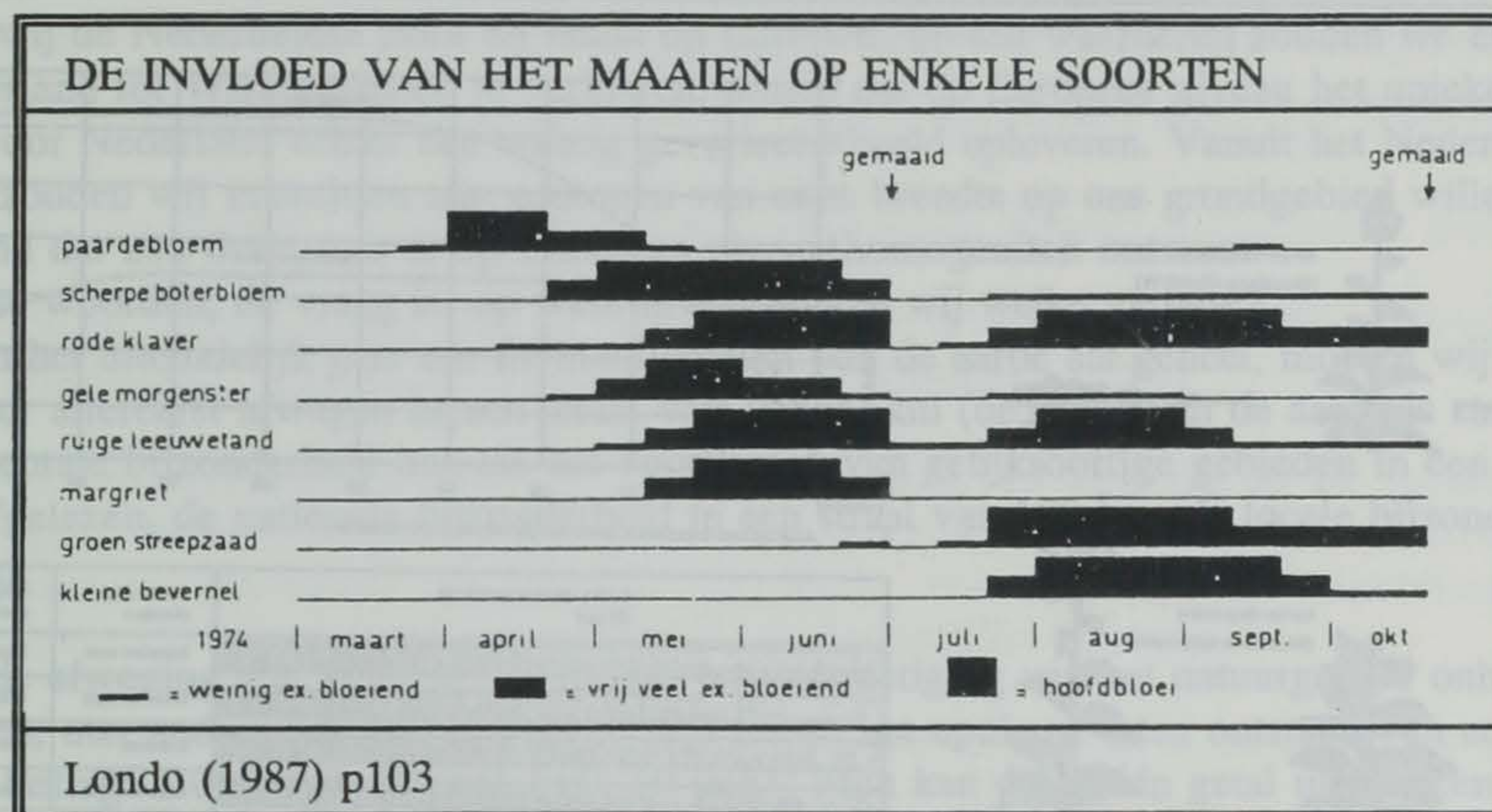
	jan	feb	mrt	apr	mei	jun	jul
Pionier	Vogelmuur	Vroegeling	Herderstasje	Paardebloem	Grote weegbree	Muurpeper	
	Klein kruis-kruid	Klein hoefblad	Paarse dove-netel	Koolzaad	Margriet	Perzik-kruid	
Grasland	Madeliefje	Speenkruid	Hondsdraf	Pinksterbloem	Scherpe boterbloem	Tormentil	Watermunt
Ruderaal			Groot hoefblad	Fluitekruid	Smeerwortel	Wilgeroosje	Boerenworm-kruid
	Hazelaar	Zwarte els	Ruwe berk	Populier	Eik		
Hout/bos	Sneeuwklokje	Gele kornoelje	Bosanemoon	Brem	Roberts-kruid	Wilde kam-perfoelie	Hop
					Gele lis	Lisdodde	Riet
Verlanding					Gele plomp	Pijlkruid	Aarveder-kruid
Water							

Bovenstaande planten zijn zo algemeen, dat het de moeite waard is ze te kennen. Treft men in het betreffende seizoen pioniervegetaties aan, dan kan men vermoeden dat de bodem recent geroerd is. Treft men ruigtebewoners aan, dan is de bodem een of meer jaren geleden geroerd, treft men een bosvegetatie aan, dan is de bodem langere tijd ongeroerd gebleven. Graslandbewoners duiden op geregeld maaien, de aard van de graslandvegetatie laat op grond van bovenstaande tabel voorzichtige conclusies toe omtrent de maaitijd.

VARIATIE OP KORTERE TERMIJN

5.2 Maaibeheer

De bloeitijd heeft consequenties voor het maaibeheer:



In Zoetermeer bestaat reeds meer dan 10 jaar een maaibeheer dat erop gericht is de bermen voedselarm te maken door regelmatig afvoeren van biomassa:

MAAIBEHEER IN ZOETERMEER (J. Vos, 1990)

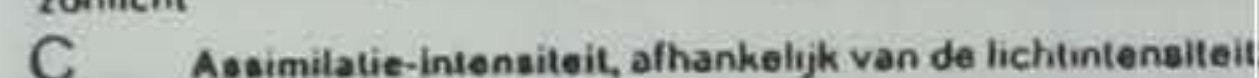
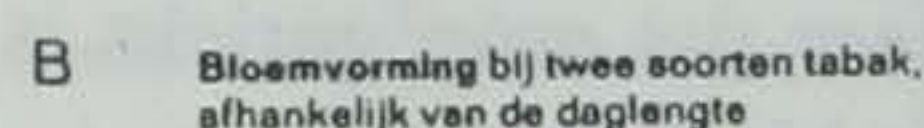
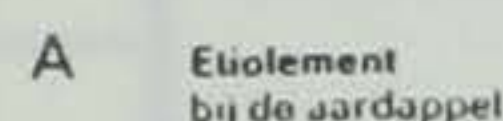
Tak	Aantal soorten			Maaibeheer	
	1982	1988	Verschil (%)	Freq.	Tijdvak
Afrikaweg	107	118	+9	1	2e helft augustus
Amerikaweg	96	124	+23	2	2e helft juli/2e helft sept.
Australiëweg	112	141	+21	1	1e helft sept.
Aziëweg	102	112	+9	2	2e helft juni/2e helft sept.
Aziëweg, natte					
middenberm ¹	83	76	-9	1	2e helft sept.
Oostweg	111	139	+20	2	2e helft juli/2e helft sept.
Europaweg ²	—	42	—	2	2e helft juni/2e helft sept.

Het totale aantal soorten over de het hele hoofdwegennet steeg in deze periode met $\pm 10\%$ van 200 naar 222.

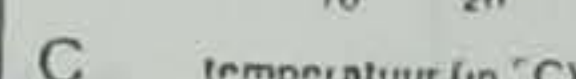
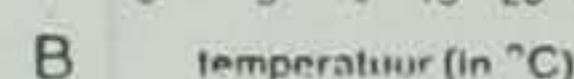
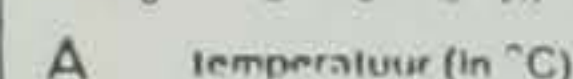
1) De brede, natte middenberm van de Aziëweg is in deze periode van een drainage voorzien.

2) De Europaweg was in 1982 nog niet aangelegd.

De verarming van de bodem blijkt in 10 jaar tijd nog niet tot een grote vermeerdering van soorten te hebben geleid. Blijkbaar is daar meer tijd voor nodig.



D Onderbreking van licht- en donkerperiode en hun werking op kort- en lange-dag planten

D

^a Waarom zijn bloeitijden voor het natuurbeheer van belang? Welke biotooptypen kennen een vroege bloei, welke een late bloei? Bij welke biotooptypen is de bloei laat in de zomer beperkt? In hoeverre kunnen dagelijkse variaties in groei-omstandigheden een rol spelen bij het natuurbeheer?

6 DE AFWEGING VAN BIOTISCHE WAARDEN

In de "Inleiding technische ecologie en milieuplanning" (deel 20 uit deze reeks) is biodiversiteit als "risicodekking van het leven" gepostuleerd en het verlies aan biotopen voor mens, dier en plant als afwegingskader van de ernst van milieuproblemen. Wij stellen dat hier niet ter discussie, maar behandelen een methode waarmee deze waarde kan worden gemeten. De waardering is met deze uitgangspunten eenvoudig hoe bijzonder of uniek is het natuur-element op verschillende schaal- en tijdniveaus.

Wanneer wij de Nederlandse flora en fauna op Europees niveau waarderen zouden we ervoor moeten pleiten heel Nederland tot Waddengebied te verklaren, omdat dat op Europees niveau het unieke is van onze regio. Dat zou voor Nederland echter een weinig gevarieerd beeld opleveren. Vanuit het Nederlandse niveau gerekend zouden wij misschien alle ecotopen van onze breedte op ons grondgebied willen verzamelen, maar als elk land dat zou doen, zou er op Europees niveau homogeniteit ontstaan.

Met andere woorden, de vraag is: op welk niveau willen wij welke variatie?

Aangezien het uiteindelijk gaat om de biodiversiteit van de aarde als geheel, moeten wij de uniekheid van onze natuur allereerst afwegen in een straal van 10 000 km (de straal van de aarde is ca. 6 000 km).

De continentale bijzonderheid kan als het voorkomen van gelijksoortige gebieden in een straal van 1000 km worden afgelezen, de nationale bijzonderheid in een straal van 100 km, de locale bijzonderheid in een straal van 10 km.

Een tweede afweging zou kunnen zijn in hoeverre vernietiging van het natuurgebied onherstelbaar geacht kan worden, met andere woorden: "hoeveel tijd neemt het opnieuw laten ontstaan van een gelijkwaardig gebied in beslag: 1 000 000, 10 000, 100, 10 jaar?" Men kan dit in één getal uitdrukken door het potentieel aantal malen van opnieuw ontstaan per miljoen jaar te schatten. We noemen dit de herstelbaarheid.

Onherstelbaar heeft de waarde 0. Dit getal is hoger naarmate men op een hoger schaalniveau meet. Het moet het dus per schaalniveau schatten.

Aldus krijgt men de volgende tabel:

straal in km	voorkomen	herstelbaarheid per mln jaar	waardering
10 000			
1 000			
100			
10			

Als een bepaalde soort natuurgebied binnen een gegeven straal vaak voorkomt en bovendien bij herstel snel tot het climax-stadium kan worden gebracht, zal men het minder waarderen dan wanneer het weinig voorkomt en lange tijd nodig heeft om tot de huidige kwaliteit te geraken. Men zou dus als waardering de reciproke waarde van het produkt kunnen nemen en deze per schaalniveau gewogen kunnen optellen. Er zijn echter tal van varianten en preciseringen mogelijk. Een dergelijke waardering is door Joosten c.s. voor de Peel voorgesteld en verdient nadere uitwerking.

Merkwaardig genoeg is deze benadering ook zinvol gebleken bij de vastlegging van de stedenbouwkundige en architectonische beeldkwaliteit van een stadsvernieuwingsplan (De Jong en Ravesloot).

7 DE BIOTISCHE LEGENDA

Deze monografie geeft enig inzicht in de soorten natuurgebieden die men kan onderscheiden. Het is de taak van de (regionaal, stedenbouwkundig of architectonisch) ontwerper op het geëigende schaalniveau uit deze vormen die combinaties als legenda-aanheid te kiezen die een uitgesproken, een begrijpelijk, veelzeggend en uitvoerbaar plan mogelijk maken.

AANTEKENINGEN

1. "Uitmergeling" is niet helemaal een juiste term. "Mergelen" werd toegepast om door extra kalkgift mineralen los te maken. Dit kon niet eindeloos doorgaan, op een gegeven moment was de grond "uitgemergeld". "Uitmergelen" is dus een bijzondere vorm van verarming, maar wordt hier in zijn algemeenheid gebruikt.
2. Kunstmest is omstreeks 1900 in Amerika uitgevonden door Kellogg.
3. Rijksplanologisch dienst, "Tweede Nota Ruimtelijke Ordening", Den Haag, 1966
4. Baaijens, G.J., "Over grenzen", De levende Natuur, 's-Graveland, mei 1985
5. Bladzijdenummer van de afgebeelde plant in R. van der Meijden, *Heukels' flora van Nederland*, 21ste druk, Wolters-Noordhoff, Groningen, 1990.
6. Specialisten zijn vaak "wettelijk beschermd", een term die op dit moment nog steeds geen biotoop-bescherming inhoudt, maar slechts een plukverbod. Bijzondere biotopen dienen beschermd te worden op basis van maatregelen, voortvloeiend uit het Natuurbeleidsplan middels de Wet op de Ruimtelijke Ordening.
7. "Koolmees zwelgt in verzuurde bossen", Bio Nieuws nr. 5, 22 november 1991.
8. Van Leeuwen maakte voor de Tweede Nota Ruimtelijke Ordening (1968) de "gradiëntenkaart" die nog altijd als onderlegger voor het natuurbeleid in Nederland fungeert.
9. Deze term wordt door Van Leeuwen vermeden omdat in de Angelsaksische literatuur daarmee slechts scherpe grenzen worden bedoeld waardoor concurrentie de nadruk krijgt.
10. De ecologische term is "limes convergens".
11. De ecologische term is "limes divergens".
12. Tekst bij de gradiëntenkaart uit de Tweede Nota Ruimtelijke Ordening (1967).

INDEX

achtster	41	hunebedbouwers	48
algen	37	jacobskruid	16
Almere	51	jacobsvlinder	16
basisveen	45	kalkrijk	21
beuk	11	kationen-uitwisseling	19
bevruchting	17	kattestaart	16
bicarbonaatgehalte	19	kenozoicum	39
biomen	9	kleine kaardebol	10
biotooptypen	19	koolmees	17
bochtige smele	11	levermossen	37
bosvegetatie	56	limes convergens	34
brons- en ijzertijd	50	limes divergens	34
bryofyten	37	losbladigen	39
celmembraan	16	löss	10
cholesterol	16	mannetjesvaren	38
climax-stadium	14	meidoorn	11
competitors	14	mesolithicum	43
diploid	37	mezozoicum	39
dryas octopetala	41	midden steentijd	43
ecologische infrastructuur	17	mineralen	16
eenvoudigbloemigen	39	minimum-areaal	17
eenzaadlobbigen	39	mossen	37
eik	11	muurvegetaties	21
es	11	naaktzadigen	39
esdoorn	11	nutrientencycli	15
eutrofe	21	Odum	15
facilitatie	23	oligotrofe	21
floradistrict	13	ooievaar	16
floragebied	10	"oude" of "blauwe" zeeklei	45
genenbank	17	overlevingsstrategieën	14
genenvariatie	17	paardestaarten	38
genetische verarming	17	palaeozoicum	39
gradientenkaart	35	pioniersstadium	14
grazers	23	pioniervegetaties	56
grime	14	plantengeografische districten	13
grote klis	11	pleistoceen	10
gulden sleutelbloem	14	polysaprob	21
hafdistrict	11	pteridofyten	38
haploid	38	ratelpopulier	11
hazelaar	11	referentiemilieu	37
helm	11	reukgras	22
herfsttijloos	10	rivierendistrict	11
holoceen	10	robinia pseudo-acacia, Amerikaanse rode	
homeostase	15	kornoelje	11
hulst	11	ruderals	14
		ruigtebewoners	56
		salicion	24
		sauriers	39

INDEX

selectiedruk	15
sitosterol	16
stress-tolerators	14
stuifmeeldiagram	55
transgressie	43
vaatplanten	38
varens	38
veenstroom	47
vergroeidbladigen	39
vliegenorchis	10
voedselarme omgeving	16
vogelkers	11
vogelmuur	14
vuurvlinder	16
waterzuring	16
wilg	11
wilgeroosje	14
wolfsklauw	38
zaadverspreiding	17
zeespiegelrijzing	42

