

DE VOCHTGEBONDENHEID VAN PLANTENSOORTEN

J. van Nugteren

Doct. verslag Plantenoecologie

Haren 1984

D 317

135

Doktoraalverslag

Vakgroep Plantenoecologie R.U.G.
Biologisch Centrum
Haren (Gn).

Doktoraalverslagen van de Vakgroep Plantenoecologie zijn interne rapporten, dus geen officiële publikaties.

De inhoud varieert van een eenvoudige bespreking van onderzoeksresultaten tot een concluderende discussie van gegevens in wijder verband.

De konklusies, veelal slechts gesteund door kortlopend onderzoek, zijn meestal van voorlopige aard en komen voor rekening van de auteur(s).

Overname en gebruik van gegevens slechts toegestaan na overleg met auteur(s) en/of Vakgroepbestuur.

DE VOCHTGEBONDENHEID VAN PLANTENSOORTEN

Jacqueline van Nugteren

Doktoraalverslag plantenoecologie

Begeleid door: Latzi Fresco

Ab Grootjans

Piet Schipper

Laboratorium voor Plantenoecologie

Rijksuniversiteit Groningen

MEI 1984

INHOUD

SAMENVATTING	1
1. INLEIDING	2
2. METHODEN	5
2.1. Het databestand	5
2.2. Het bepalen van de responsie van plantensoorten	6
2.3. Gegevensverwerking	8
3. RESULTATEN	11
3.1. De responsie van plantensoorten op de diverse grondwaterstandsparameters	11
3.1.1. Het optimum van plantensoorten en een vergelijking met de vochtgetallen van Ellenberg en die van Kruijne, de Vries en Mooi	11
3.1.2. De gevoeligheid van plantensoorten	14
3.2. Het grondwaterregime van vegetatietypes en de responsie van ken- en differentiërende soorten van deze types	17
4. DISKUSSIE	19
LITERATUUR	23
BIJLAGE	

SAMENVATTING.

Het voorkomen van plantenassociaties en plantensoorten wordt in sterke mate bepaald door het grondwaterregime. Binnen dit onderzoek wordt ingegaan op de relatie tussen enkele kwantitatieve aspecten van de waterhuishouding en de presentie van plantensoorten. Voor de Calthion pal. vegetaties van de Drentse A en het Reestdal is de responsie van plantensoorten op verschillende grondwaterstandskarakteristieken bepaald, aan de hand van een voor dit onderzoek ontwikkeld computerprogramma.

De soorten die op de natste standplaatsen optimaal voorkomen blijken het gevoeligst te zijn voor grotere grondwaterstandsfluctuaties. De verschillende grondwaterstandskarakteristieken (gemidd. hoogste, gemidd. laagste, mediane en gemiddelde grondwaterstand) blijken alle aan elkaar gekorreleerd te zijn, hetgeen betekent dat de vochtgebondenheid van plantensoorten bepaald kan worden aan een willekeurige (één van de vier genoemde) grondwaterstandskarakteristiek.

Het grondwaterregime van vegetatietypes blijkt goed beschreven te kunnen worden met de optimale mediane en gemiddelde grondwaterstand van de ken- en differentiërende soorten van deze types.

1. INLEIDING.

Ingrepen in de waterhuishouding vinden de laatste jaren regelmatig plaats. Dit betreft over het algemeen een verlaging van de grondwaterstand in landbouwgebieden in het kader van ruilverkavelingen en andere ingrepen ten behoeve van de landbouw. Ook wateronttrekking uit de diepe ondergrond ten behoeve van de drinkwatervoorziening kan een verlaging van de grondwaterstand tot gevolg hebben. Deze ingrepen leiden ook tot grondwaterstandsverlagingen in de aangesloten en aangrenzende natuurgebieden, waardoor met name vegetaties die sterk afhankelijk zijn van het grondwaterpeil veranderen (Grootjans, 1975).

Uit onderzoek van Klötzli (1969) blijkt dat de vegetatie die zich op een bepaalde bodem vestigt, bepaald wordt door een samenspel van milieufactoren. De grondwaterspiegel speelt een belangrijke rol in de mineralenbeschikbaarheid en het zuurstofgehalte in de bodem en heeft als gevolg daarvan ook een grote invloed op de vegetatie. Tüxen (1954) heeft voor veel plantengemeenschappen het nivo en de fluktuaties van het grondwater gemeten. Hij konkludeert dat veel plantengemeenschappen sterk afhankelijk zijn van het grondwater, zowel wat het nivo als de fluktuaties betreft. Sommige plantengemeenschappen, vooral die welke het hele jaar door beïnvloed worden door het grondwater, hebben zeer scherpe grenzen voor wat betreft de minimale en maximale stijghoogten. Bij andere plantengemeenschappen zijn deze grenzen minder scherp of helemaal niet te onderscheiden. Tüxen (1954), Niemann (1963), Klötzli (1969) en Grootjans e.a. (1980) hebben de relatie tussen de vegetatie en het daarbij behorende verloop van de grondwaterspiegel aan kunnen tonen. De ter plaatse voorkomende plantenassociatie blijkt in sterke mate bepaald te worden door:

- de grondwaterspiegel
 - de grondwaterstandsfluktuaties
 - het tijdstip en de duur van de overstromingen
- Uiteraard wijzen deze auteurs ook op het belang van de grondwaterkwaliteit.

Uit het voorgaande zal duidelijk zijn dat een ingreep in de waterhuishouding zal leiden tot een verandering van de vegetatie; er kunnen verschuivingen in vegetatietypes optreden en er kunnen binnen vegetatie-

types veranderingen op soortsnivo optreden. Schipper en Grootjans (1984) vinden in de Drentse A dat veranderingen op vegetatienivo samenhangen met sterke grondwaterstandsdalingen. (Een verminderde toestroom van diep grondwater door gedeeltelijke drainage blijkt de verdroging van de nattere vegetatietypes te kunnen verklaren.)

Elke soort stelt karakteristieke eisen aan het milieu en blijkt zich alleen te kunnen handhaven binnen minimaal vereiste en maximaal toelaatbare milieuomstandigheden. Voor verschillende plantensoorten is water hierbij een bepalende faktor. Het is dan ook van belang in hoeverre een soort zich kan aanpassen aan een verlaging van de grondwaterstand en de daardoor veroorzaakte neveneffecten. Bij een verandering van de milieuomstandigheden kunnen soorten echter ook verdrongen worden door andere soorten die beter aangepast zijn aan de nieuw ontstane situatie. Soorten verdwijnen dus niet alleen doordat groei (fysiologisch) onmogelijk wordt, maar ook door de toenemende concurrentie van andere soorten (Ellenberg, 1954).

Het bepalen van de gevoeligheid van gebieden voor grondwaterstandsdalingen aan de hand van plantensoorten heeft voordelen boven het gebruik van plantengemeenschappen; een verandering in de presentie van meerdere soorten ten gevolge van een grondwaterstandsdaling, betekent weliswaar een kwalitatieve achteruitgang van de plantengemeenschap, maar hoeft niet te leiden tot een verschuiving van de gemeenschap. Bovendien maakt deze werkwijze het mogelijk om een voorspelling te doen over de gevolgen van een ingreep in de waterhuishouding voor de vegetatiesamenstelling, in plaats van voor een vegetatietype.

Binnen dit onderzoek zal dan ook getracht worden de relatie tussen enkele kwantitatieve aspecten van de waterhuishouding en de presentie van plantensoorten vast te leggen. Hiertoe wordt de responsie van plantensoorten op verschillende grondwaterstandskarakteristieken bepaald, hetgeen het oecologisch optimum van plantensoorten m.b.t. het grondwaterregime oplevert. Deze optima worden vergeleken met literatuurgegevens (vochtgetallen van Ellenberg en van Kruijne, de Vries en Mooi), zodat inzicht verkregen wordt in de mate waarin de verschillende grondwaterstandskarakteristieken de vochtgebondenheid van plantensoorten bepalen.

Hiernaast wordt binnen het onderzoeksgebied nagegaan hoe soorten reageren op de verschillende grondwaterstandskarakteristieken en wordt de gevoeligheid voor grondwaterstandsveranderingen bepaald.

Gezien het feit dat bij ingrepen in de waterhuishouding veranderingen binnen vegetatietypes (op soortsnivo) op kunnen treden, zal tevens nagegaan worden of het grondwaterregime van een vegetatietype beschreven kan worden door de ken- en differentiërende soorten van deze types.

2. METHODEN.

2.1. Het databestand.

Voor het bepalen van de relatie tussen de presentie van plantensoorten en de waterhuishouding is het van belang het onderzoeksgebied te beperken, zodat de variatie van standplaatsen niet te groot is. Een beperking tot een klimatologisch en bodemkundig homogeen gebied en tot beperkte vegetatieeenheden is dan ook van belang (Tüxen 1954, Niemann 1963, Klötzli 1979 en Kleinke e.a. 1974). Dit onderzoek is beperkt tot de *Calthion palustris* (dotterbloemverbond) vegetaties in de vochtige tot natte hooilanden van de middenloop van de Drentse A en het Reestdal. Het *Calthion pal.* verbond komt hier voor op de veengronden van de madelanden, tussen de beek en de beekdalrand.

Er zijn gegevens verzameld uit onderzoeken die in de periode 1966 - 1981 verricht zijn. Dit betekent dat er binnen dit onderzoek ook extreem natte en extreem droge jaren betrokken zijn.

Bij het selekteren van de gegevens is de voorwaarde gesteld dat er gedurende het vegetatieseizoen (hiervoor is de periode 15 maart tot 20 oktober genomen) minimaal één maal per maand grondwaterstanden gemeten zijn en dat er een vegetatieopname in de direkte nabijheid van de grondwaterbuis gemaakt is. Op deze wijze zijn in totaal 101 vegetatieopnames met bijbehorende grondwaterstandsmetingen verzameld.

De vegetatieopnames waren alle in de Braun-Blanquet en Londo schaal. Deze zijn getransformeerd naar bedekkingspercentages (methode zie bijlage 1).

De grondwaterstandsgegevens zijn per grondwaterbuis omgezet in duurlijnen (een duurlijn geeft een kumulatieve frequentieverdeling van stijghoogten weer), zodat de mediane grondwaterstand, de gemiddelde grondwaterstand en de overstromingsduur bepaald konden worden. De gemiddelde hoogste en de gemiddelde laagste grondwaterstand zijn bepaald door de drie uiterste grondwaterstanden te middelen. Tenslotte is er een onderscheid in de mate (en duur) van de overstroming. Hiertoe is onderscheid gemaakt in plaatsen waar het grondwater gedurende minimaal 30 dagen van het

groeiseizoen 10 cm. of meer boven het maaiveld heeft gestaan (op deze plaatsen heeft het grondwater gedurende het vegetatie seizoen minimaal 100 dagen op of boven het maaiveld gestaan) en plaatsen waar het grondwater altijd minder dan 10 cm boven het maaiveld heeft gestaan. (Dit onderscheid zal in het vervolg aangegeven worden met de mate van de overstroming.)

2.2. Het bepalen van de responsie van plantensoorten.

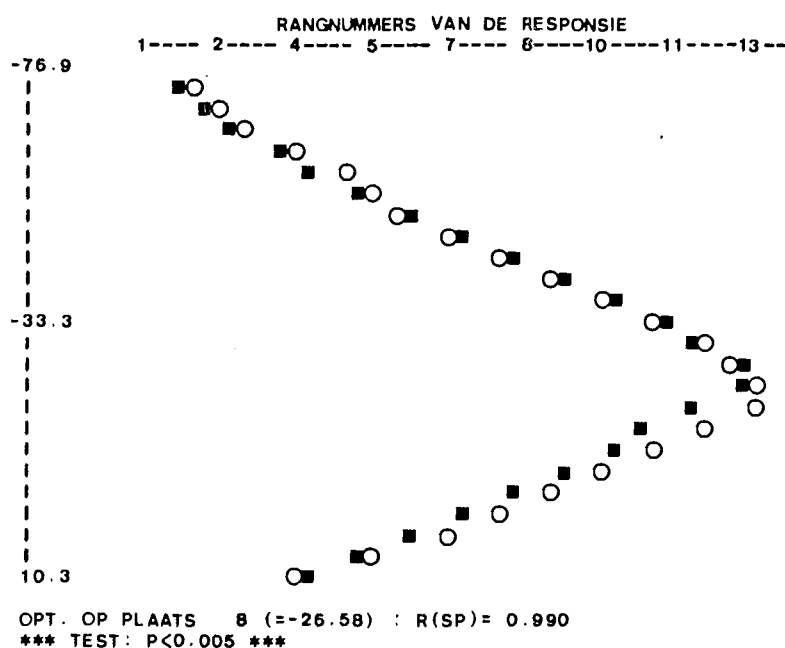
De relatie tussen het voorkomen van plantensoorten en de diverse grondwaterstandskarakteristieken is onderzocht aan de hand van responsiecurven. Een oecologische responsiecurve geeft de relatie weer tussen een soort en een omgevingsvariabele en is de resultante van de fysiologische responsiecurve en interferentie; sterke konkurrenten kunnen soorten ver van hun fysiologisch optimum verdringen (Ellenberg 1978, Austin 1976, ter Braak 1983, Fresco 1980 en 1982). De responsiecurve geeft de verwachte waarde van de responsie bij een gegeven waarde van de milieuvariabele onder een gegeven stelsel van aannamen (andere factoren zijn, binnen zekere grenzen, optimaal). Hierbij wordt aangenomen dat een soort die een hoge presentie heeft op een bepaalde plaats, dichter bij z'n optimum zit voor een bepaalde omgevingsfactor, dan een soort met een lager bedekkingspercentage.

De responsiecurven zijn verkregen en 'gefit' met normale verdelingen met behulp van het voor dit onderzoek ontwikkelde computerprogramma 'respons'. Dit programma vervangt een gegeven responsiecurve (die bepaald wordt door de diverse opnames met bijbehorende waarden van een grondwaterstandskarakteristiek) door een rangnummercurve en vergelijkt deze met een aantal standaardcurven. De rangnummercurve komt als volgt tot stand: De (n) gegeven waarden van de hydrologische factor worden in een gewenst (k) aantal equidistantieklassen verdeeld. De bij iedere klasse (y) behorende importantiewaarde is:

$$x_{\max} \text{ in klasse } (y) \times 2 + x_{\max} \text{ in klasse } (y-1) + x_{\max} \text{ in klasse } (y+1) / 4 ,$$

waarbij x_{\max} = de hoogste aangetroffen waarde.

De rangnummerkurve wordt op deze wijze 'gesmoothed'. De importantiewaarden worden vervangen door rangnummers, waarna de rangnummerkurve weergegeven kan worden. Vervolgens worden er een aantal (k) standaardrangnummerkurven gekonstrueerd, waarbij het optimum achtereenvolgens op plaats 1,2,...,k ligt. Deze kurven zijn 'afgeknot-symmetrisch'. Tussen de datakurven en de standaardkurven wordt een (Spearman) rangkorrelatie berekend. Deze korrelatiecoëfficiënt wordt getoetst, waarbij niet gecorrigeerd wordt voor gelijke waarden. Een voorbeeld van de uitvoer van het programma wordt gegeven in figuur 1.



Figuur 1. Voorbeeld van de uitvoer van het programma .

Het betreft hier de responsie van *Caltha pal.* op de gemiddelde grondwaterstand.

○ = datakurve

■ = standaardkurve

Hoewel het programma de datakurven slechts met unimodale standaardkurven toetst, kan uit de grafische weergave van de datakurve wel de

vorm van de responsiekurven onderscheiden worden. De volgende vormen kunnen onderscheiden worden:

- konstant (d.w.z. dat de soort indifferent is voor de betreffende variabele)
- monotoon stijgend of dalend
- unimodaal (ééntoppig)
- bimodaal (tweetoppig)

2.3. Gegevensverwerking.

Voor alle plantensoorten die in minimaal 20 van de 101 vegetatie-opnames voorkomen is de responsie op de 5 hydrologische parameters (gemiddelde hoogste, gemiddelde laagste, mediane en gemiddelde grondwaterstand en de overstromingsduur) bepaald. Dit betreft 36 plantensoorten, welke vermeld zijn in tabel 2 (3.1.1.). Er is over het geheel genomen een hoge korrelatie gevonden tussen de datakurve en de standaardrangnummerkurve. De korrelaties waren, met uitzondering van soorten die een bimodale of konstante responsie voor een parameter vertoonden, vrijwel alle significant op nivo 0.05.

Aangezien binnen dit onderzoek extreem droge en extreem natte jaren betrokken zijn, is het van belang na te gaan of het optimum of een bimodale responsie van een soort niet bepaald wordt door een enkele opname in een extreem nat of extreem droog jaar, waarin de soort met een hoge bedekking aangetroffen is. De responsiekurves waarbij dit het geval bleek te zijn, zijn hiervoor gecorrigeerd door deze waarnemingen uit het bestand te verwijderen (zie tabel 1).

Aan de hand van de responsiekurven kan het optimum (die waarde van de hydrologische parameter waarbij de soort met het hoogste bedekkingspercentage aangetroffen wordt) en de amplitudo (de uiterste waarden van de hydrologische parameter waarbij de soort nog aangetroffen wordt) van de diverse soorten voor de verschillende hydrologische parameters bepaald worden.

Om duidelijkheid te verkrijgen op welke grondwaterstandskarakteristiek de vochtgebondenheid van plantensoorten gebaseerd is, zijn de gevonden

	gemidd. hoogste grondwaterstand		gemidd. laagste grondwaterstand		mediane grondwaterstand		gemiddelde grondwaterstand		overstromingsduur	
	V	N	V	N	V	N	V	N	V	N
Caltha pal.									0 / 50 / 70	0
Carex acutif.	+11 / -37	- 4	+ 6 / -65	-23	+ 9 / -46	-11	+10 / -42	-12	0 / 44	44
Carex aq.										
Carex nigra	-12 / -40	-12			-11 / -50	-11	-13 / -50	-13	0 / 60	60
Equisetum fl.	+ 5 / -12	+ 5	+ 6 / -43	-17	+11 / -32	+ 3	+ 3 / -30	+ 3	0 / 50	0
Festuca prat.									0 / 55	55
Galium pal.	-12	0	-54	-23	- 3 / -40	- 3	- 6 / -40	- 6	0 / 70	0
Glyceria max.			-19 / -55	-19						
Holcus lan.							-36 / -55	-36		
Mentha aq.	- 9	0	-39	-20	- 6 / -35	- 6	-29	- 7	0 / 58	58
Ranunculus rep.					-23 / -50	-37			0 / 50	0
Rhinanthus ang.					-19 / -40	-19				
Taraxacum off.									13	0
Trifolium rep.	0 / -49	0	-22 / -70	-22	- 8 / -54	- 8	-11 / -53	-11		

Tabel 1. Soorten waar het optimum of een bimodale responsie bepaald wordt door een enkele opname in een extreem nat of droog jaar.

V = voor correctie ; N = na correctie

- = beneden maaiveld ; + = boven maaiveld

optima van de soorten per hydrologische parameter vergeleken met de vochtgetallen van Ellenberg (1979) en met die van Kruijne, de Vries en Mooi (1967). Hiervoor is gebruik gemaakt van de Spearman rangkorrelatie, waarbij gekorrigeerd is voor gelijke waarden.

Ellenberg heeft vochtgetallen voor plantensoorten opgesteld in een schaal van 1 (zeer droog) tot en met 12 (onder water). Een soort is indifferent wanneer deze een grote amplitudo heeft of indien de soort in de verschillende gebieden op standplaatsen met een verschillend vochtgehalte voorkomt. Hiernaast geeft Ellenberg aan of een soort een overstromingsindicator of een indicator voor wisselende vochtigheid is. Binnen dit onderzoek zijn de vochtgetallen van Ellenberg verder gedifferentieerd. Hierbij is aangenomen dat, bij een zelfde vochtgetal, een overstromingsindicator een nattere standplaats bezet dan een indicator voor wisselende vochtigheid, welke weer een nattere standplaats bezet dan een soort die geen indicator voor deze hydrologische factoren is.

Voor wat betreft Kruijne, de Vries en Mooi is gebruik gemaakt van de vochtindicatiegetallen voor plantensoorten, met een schaal van -100 (zeer droog) tot +100 (zeer nat). Soorten met een indicatiegetal gelegen tussen -25 en +25 zijn niet in de vergelijking betrokken, omdat het onjuist is in het middengebied konklusies te trekken over de voorkeur van een soort. (Een waarde in het middengebied kan veroorzaakt worden door:

- Het voorkomen van een soort zowel in een zeer nat als in een zeer droog gebied.
- Het in gelijke mate voorkomen van een soort bij alle vochtigheidsgraden.
- Het voorkomen van een soort juist bij deze vochtigheidsgraad.)

Tevens is het effect van de mate van de overstromingen op het voorkomen van plantensoorten bekeken. Gezien de samenstelling van de gegevens (weinig waarnemingen van sterke overstromingen) is hier niet met responsiekurven gewerkt, maar is slechts de aan- of afwezigheid van soorten bekeken. Met behulp van de χ^2 -toets is bepaald of er werkelijk sprake is van een toe- of afname van een soort onder invloed van sterke overstroming.

De amplitudo is een maat voor de gevoeligheid van een soort voor een grondwaterstandsverandering. Voor alle soorten is de amplitudo (de uiterste grondwaterstanden waarbinnen de soort nog voorkomt) bepaald.

Tenslotte is het grondwaterregime van vegetatietypes vergeleken met de responsie van de ken- en differentiërende soorten van deze types. Dit om inzicht te krijgen in de mate waarin ken- en differentiërende soorten het grondwaterregime van een vegetatietype kunnen omschrijven. Voor een indeling van de verschillende vegetatietypes is gebruik gemaakt van de vegetatietypologie van de Drentse A (Everts e.a., 1980).

3. RESULTATEN.

3.1. De responsie van plantensoorten op de diverse grondwaterstandsparameters.

3.1.1. Het optimum van plantensoorten en een vergelijking met de vochtgetallen van Ellenberg en die van Kruijne, de Vries en Mooi.

Een overzicht van de optima van de soorten voor de verschillende hydrologische parameters is gegeven in tabel 2. Hierin zijn tevens de vochtgetallen van Ellenberg en van Kruijne, de Vries en Mooi opgenomen. De meeste soorten vertonen een unimodale responsie voor wat betreft de gemiddelde hoogste, gemiddelde laagste mediane en gemiddelde grondwaterstand. Slechts enkele soorten vertonen een bimodale responsie of zijn indifferent voor een parameter. Voor wat betreft de overstromingsduur blijken de meeste soorten de voorkeur te geven aan geen overstroming. Slechts enkele soorten hebben wel een voorkeur voor overstroming of zijn indifferent. De optima van de soorten zijn voor elke hydrologische parameter afzonderlijk vergeleken met de vochtgetallen van Ellenberg en van Kruijne, de Vries en Mooi. Het verband tussen deze is bepaald aan de hand van de Spearman-rangkorrelatiecoëfficiënt. Soorten met een bimodale responsie en indifferente soorten kunnen niet in de vergelijking betrokken worden. De vergelijking met de gemiddelde hoogste, gemiddelde laagste, mediane en gemiddelde grondwaterstand levert de volgende resultaten op:

	vochtgetallen van Ellenberg		vochtgetallen van Kruijne e.a.	
gemidd. hoogste grondwaterstand	n=23	$r_s=0.75$	n=19	$r_s=0.80$
gemidd. laagste grondwaterstand	n=23	$r_s=0.82$	n=20	$r_s=0.89$
mediane grondwaterstand	n=23	$r_s=0.80$	n=20	$r_s=0.76$
gemiddelde grondwaterstand	n=23	$r_s=0.85$	n=20	$r_s=0.82$

(De korrelatiecoëfficiënten zijn alle significant op nivo 0.0005.)

Plantensoort	vochtgetal v. Ellenb.	vochtgetal v. Kruijne e.a.	opt. gemidd. hoogste stand	opt. gemidd. laagste stand	optimum mediane stand	optimum gemiddelde stand	opt. over- stromingsduur (dagen)
Glyceria max.	10 ~	+94	+14	-19	+ 7	- 3	70
Equisetum fluv.	10	+95	+ 5	-17	+ 3	+ 3	60
Carex aq.	9 =	+98	- 3	-24	- 7	- 6	44
Mentha aq.	9 =	+97	0	-20	- 6	- 7	58
Galium pal.	9 =	+90	0	-23	- 3	- 6	55
Ranunculus fl.	9 ~	+89	- 3	-39	-14	-15	25 tot 50
Carex acutif.	9 ~		- 4	-23	-11	-12	0
Caltha pal.	8 =	+95	- 9	-43	-22	-27	0
Phalaris ar.	8 =	+83	+ 5 / -45	indiff.	- 7 / -61	indiff.	64
Myosotis pal.	8 ~	+85	0 / -17	-17 / -64	- 4 / -35	- 6 / -36	0 / 60
Lotus ul.	8 ~	+85	-12	-36	-19	-25	0
Galium ul.	8 ~	+85	-15	-50	-26	-25	0
Cirsium pal.	8 ~	+80	-12	-45	-29	-27	0
Carex nigra	8 ~	+73	-12	-32	-11	-13	indiff.
Filipendula ulm.	8	+83	indiff.	-54	-29	-33	0
Juncus eff.	7 ~	+79	-12	-49	-32	-30	0
Ranunculus rep.	7 ~	+30	-11 tot -40	-58	-37	-50	0
Cardamine prat.	7	+39	-23	-20 / -60	- 8 / -45	- 7 / -45	0
Poa triv.	7		-15	-48	-26	-27	0
Lychnis flos-cuc.	6 ~	+84	- 6	-38	-16	-24	0
Rhinanthus ang.	6 ~	+64	-15	-54	-19	-33	0
Agrostis stol.	6 ~		0	-20 / -114	0 / -76	- 6 / -40	indiff.
Ajuga rept.	6	+36	- 9	-46	-22	-27	0
Festuca prat.	6	+33	-18	-59	-29	-33	0
Holcus lan.	6		-45	-54	-36	-36	0
Cynosurus crist.	5		-22	-49	-32	-33	0
Cerastium font.	5	-29	-15	-60	-40	-41	0
Festuca rubra	x	-26	-18	-54	-29	-33	0
Trifolium rep.	x		0	-22	- 8	-11	0
Taraxacum off.	x		-12	-59	-32	-37	0
Anthoxanthum od.	x		-12	-58	-29	-33	0
Ranunculus acris	x		-15	-36	-23	-22	0
Bellis per.	x		-23	-69	-48	-49	0
Trifolium prat.	x		-27	-48	-32	-33	0
Rumex acetosa	x		-40	-108	-61	-74	0
Plantago lanc.	x		-40	-89	-61	-59	0

Tabel 2. De optima van de diverse plantensoorten voor de verschillende grondwaterstandskarakteristieken en de vochtgetallen van Ellenberg en van Kruijne, de Vries en Mooi.

= overstromingsindicator

~ indicator voor wisselende vochtigheid

x indifferent

+ :boven maaiveld , - :beneden maaiveld

De gevonden relaties zijn duidelijk. Bij nadere bestudering van de gegevens blijkt echter dat een aantal soorten voor 3 van de 4 of voor alle 4 de parameters een bimodale responsie vertonen, dan wel indifferent zijn voor de betreffende parameter. Dit is het geval bij *Agrostis stol.*, *Myosotis pal.*, *Phalaris ar.* en *Cardamine prat.*. Indien deze soorten uit de vergelijking weggelaten worden heeft dit slechts effect op de gemiddelde hoogste grondwaterstand en worden de volgende korrelaties gevonden:

	vochtgetallen van Ellenberg		vochtgetallen van Kruijne e.a.	
gemidd. hoogste grondwaterstand	n=21	$r_s=0.86$	n=18	$r_s=0.80$

(De korrelatiecoëfficiënten zijn significant op nivo 0.0005)

De korrelatiecoëfficiënt m.b.t. de vochtgetallen van Ellenberg is nu beduidend hoger.

De verbanden blijken voor de 4 verschillende parameters bij benadering gelijk te zijn; de vier grondwaterstandskarakteristieken blijken in gelijke mate de vochtgebondenheid van plantensoorten te bepalen.

Zoals reeds eerder vermeld, hebben de meeste soorten de voorkeur voor geen overstroming. Met uitzondering van *Caltha pal.* blijken de soorten die Ellenberg als overstromingsindikatoren aanduidt een voorkeur te hebben voor overstroming. *Glyceria max.* en *Equisetum fluv.* geeft Ellenberg het vochtgetal 10, hetgeen betekent dat deze soorten op vaak geïnundeerde standplaatsen voorkomen. Ook deze soorten blijken een voorkeur voor overstroming te hebben.

Het is aannemelijk dat niet alleen de duur van de overstroming, maar ook de mate van de overstroming van belang is voor plantensoorten. Tabel 3 geeft een overzicht van de invloed van sterke overstromingen op het voorkomen van de verschillende soorten. Met name indifferente soorten en soorten met een laag vochtgetal van Ellenberg verdwijnen bij een sterke overstroming. Een sterke overstroming blijkt geen invloed te hebben op het voorkomen van overstromingsindikatoren. *Phalaris ar.*, een overstromingsindikator, vormt hierop een uitzondering; *Phalaris ar.* wordt vaker aangetroffen op sterk overstromde standplaatsen.

	bij sterke overstroming			vochtgetal van Ellenberg
	toename	afname	verdwijnen	
Glyceria max.	p < 0.001			10 ~
Phalaris ar.	p < 0.001			8 =
Lychnis flos-cuc.		p < 0.05		6 ~
Holcus lan.			p < 0.001	6
Anthoxanthum od.			p < 0.001	x
Taraxacum off.			p < 0.005	x
Rumex acetosa			p < 0.001	x
Ranunculus acris			p < 0.002	x
Cirsium pal.			p < 0.05	8 ~
Festuca rubra			p < 0.01	x
Ajuga rept.			NS	6
Plantago lanc.			NS	x
Cynosurus crist.			NS	5
Juncus eff.			NS	7 ~
Bellis per.			NS	x
Trifolium prat.			NS	x
Rhinanthus ang.			NS	6 ~
Galium ul.			NS	8 ~

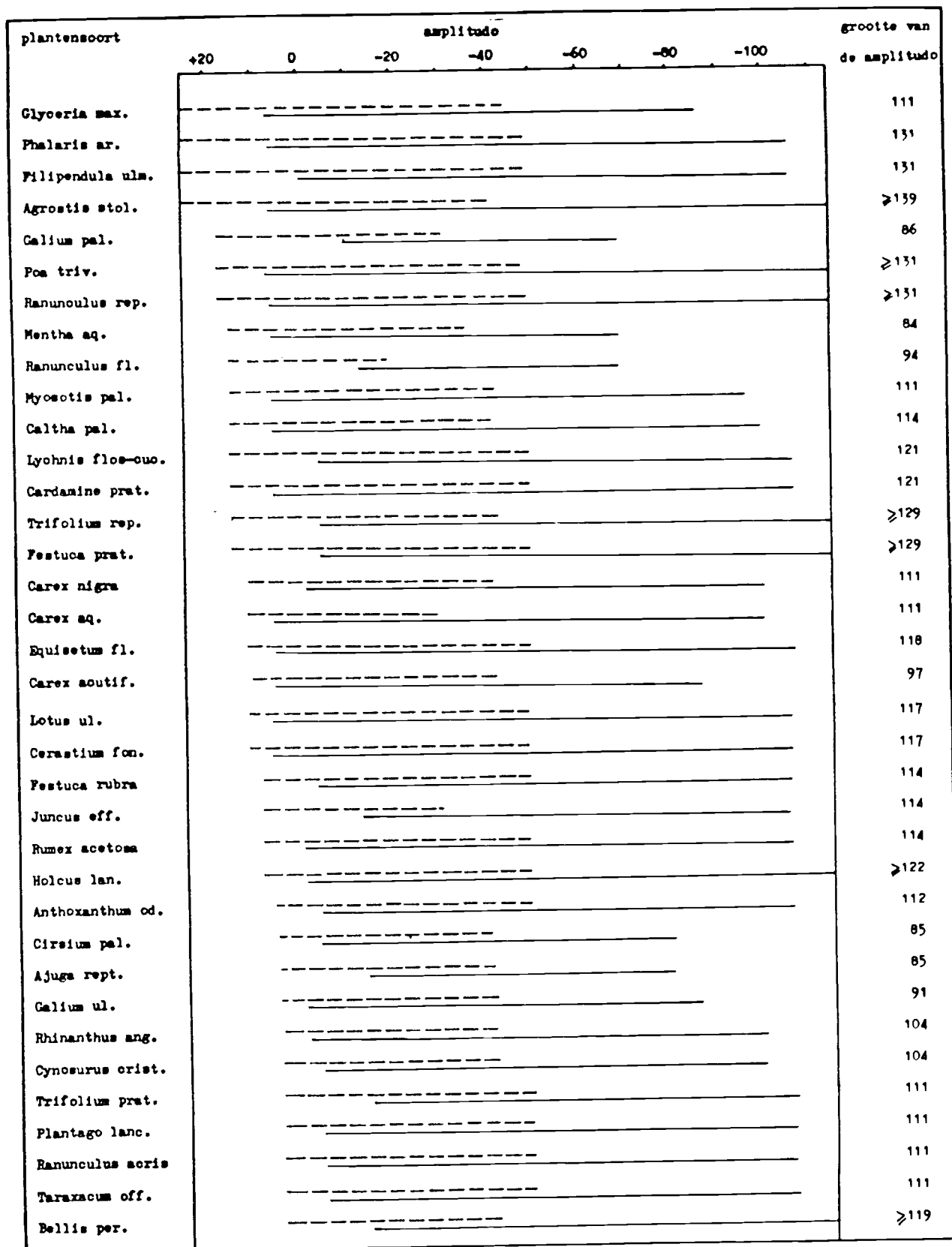
Overige soorten: Geen toe- of afname o.i.v. sterke overstroming.

Tabel 3. De invloed van sterke overstroming op het voorkomen van plantensoorten.

Verschillen zijn getoetst met de χ^2 -toets (n=101)

3.1.2. De gevoeligheid van plantensoorten.

Een maat voor de afhankelijkheid van een soort voor de grondwaterstand is de amplitudo van de grondwaterstand waarbij de soort nog aangetroffen wordt. Is deze amplitudo klein, dan betekent dit dat de soort erg afhankelijk is van de grondwaterstand. Is deze amplitudo erg groot, dan is het voorkomen van de soort niet gebonden aan de grondwaterstand. Figuur 2 geeft een overzicht van de amplitudo's van de diverse soorten. Van een aantal soorten is de gevoeligheid niet te bepalen, doordat deze soorten nog voorkomen bij de uiterste grondwaterstanden die in het databestand opgenomen zijn. De soorten die nog voorkomen bij de uiterste laagste grondwaterstand (Agrostis stol., Poa triv., Festuca prat.,



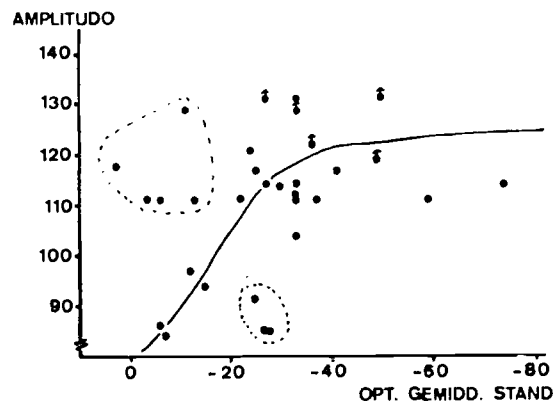
Figuur 2. De amplitudo van de verschillende plantensoorten.

----- gem. hoogste grondwaterstand

----- gem. laagste grondwaterstand

Bellis per., Holcus lan., Ranunculus rep. en Trifolium rep.) zijn mogelijk onafhankelijk van de grondwaterstand. (Slechts sterke overstromingen kunnen zij mogelijk niet verdragen.)

Wordt de grootte van de amplitudo vergeleken met de uiterste laagste grondwaterstand waar soorten nog voorkomen, dan blijkt dat de natste soorten de kleinste amplitudo vertonen en dus sterk gebonden zijn aan een hoge grondwaterstand ($n=36$, $r=0.90$, $p=0.02$). Op grond hiervan wordt verwacht dat soorten die optimaal voorkomen op natte standplaatsen een kleinere amplitudo vertonen dan soorten die op drogere standplaatsen optimaal voorkomen. Wordt de plaats van het optimum voor wat betreft de gemiddelde grondwaterstand vergeleken met de grootte van de amplitudo (fig. 3), dan blijkt dit inderdaad het geval te zijn, zij het dat er twee groepen van soorten zijn die afwijken van de verwachting.



Figuur 3. Het verband tussen de optimale gemiddelde grondwaterstand en de amplitudo.

3.2. Het grondwaterregime van vegetatietypes en de responsie van ken- en differentiërende soorten van deze types.

Een overzicht van de responsie van de ken- en differentiërende soorten van verschillende vegetatietypes is gegeven in tabel 4.

Wordt de opeenvolging van gemeenschappen op de gradiënt nat - droog (a.d.h.v. Everts e.a., 1980) bekeken, dan blijkt dat er aan de hand van ken- en differentiërende soorten, met uitzondering van *Trifolium rep.* en *Myosotis pal.*, een duidelijk beeld verkregen wordt van deze gradiënt. Dit geldt met name voor de gemiddelde en mediane grondwaterstand. De ken- en differentiërende soorten van de drogere gemeenschappen hebben een grotere amplitudo, waarbij de bovendrempel meer naar de droge kant ligt.

De opeenvolging binnen het *Calthion pal.* wordt eveneens vrij goed gekarakteriseerd door de optima van de ken- en differentiërende soorten, met name v.w.b. de gemiddelde en mediane grondwaterstand. *Ajuga rept.* en *Carex nigra* wijken echter af van de verwachting, terwijl *Phalaris ar.* niet in de vergelijking betrokken kan worden door de bimodale en indifferente respons. De amplitudo van de soorten geeft geen duidelijk beeld van de opeenvolging binnen het *Calthion pal.*.

Wordt de responsie van de ken- en differentiërende soorten vergeleken met literatuurgegevens van de vegetatietypes, dan blijken deze waarden vrij goed overeen te komen; in het algemeen zijn de verschillen niet groter dan 10 cm. Voor wat betreft het *Magnocaricion* wijkt de optimale gemiddelde laagste grondwaterstand echter sterk af.

		OPTIMA					amplitude
		gemiddelde hoogste stand	gemiddelde laagste stand	mediane stand	gemiddelde stand	overstro- mingsduur	
nat ↓ droog	Magnocaricion	+ 2 ^A	-43 ^A	-5 ^B , -14 ^A	-14 ^B , -15 ^A	6 ^A	+16 tot -61 ^B
	Carex aq.	- 3	-24	- 7	- 6	44	+12 tot -99
	Galium pal.	0	-23	- 3	- 6	55	+17 tot -69
	Parvo-caricetea						
	Carex nigra	-12	-32	-11	-13	indiff.	+12 tot -99
	Ranunculus fl.	- 3	-39	-14	-15	25 tot 50	+15 tot -79
	Calthion palustris						+32 tot -92 ^C
	Caltha pal.	- 9	-43	-22	-27	0	+15 tot -99
	Lychnis flos-cuc.	- 6	-38	-16	-24	0	+15 tot -106
	Myosotis pal.	0 en -17	-17 en -64	- 4 en -35	- 6 en -36	0 en 60	+15 tot -96
	Lolio-Cynosuretum						
	Cynosurus cr.	-22	-49	-32	-33	0	+ 5 tot -99
	Bellis per.	-23	-69	-48	-49	0	+ 5 tot ≥ -115
	Trifolium repens	0	-22	- 8	-11	0	+15 tot ≥ -115
nat ↓ droog	Calthion palustris						
	Senecioni-Brometum racemosi -caricetosum aquatilis						
	Carex aq.	- 3	-24	- 7	- 6	44	+12 tot -99
	Glyceria max.	+14	-19	+ 7	- 3	70	+25 tot -86
	Phalaris ar.	+ 5 en -45	indiff.	- 7 en -61	indiff.	64	+25 tot -106
	Gem. van Carex acutiformis						
	Carex acutif.	- 4	-23	-11	-12	0	+11 tot -86
	Ajuga rept.	- 9	-46	-22	-27	0	+ 5 tot -80
	Senecioni-Brometum racemosi -agrostietosum caninae						
	Ranunculus fl.	- 3	-39	-14	-15	25 tot 50	+15 tot -79
	-caricetosum nigrae	-16 ^A	-48 ^A	-31 ^A	-28 ^A	0 ^A	+ 5 tot -99
	Cynosurus cr.	-22	-49	-32	-33	0	+ 5 tot -106
	Trifolium prat.	-27	-48	-32	-33	0	+ 5 tot -106
	Carex nigra	-12	-32	-11	-13	indiff.	+12 tot -99
	Caricion curto nigrae	- 2 ^A	-30 ^A	- 9 ^A	-11 ^A	0 ^A	+12 tot -99
	Carex nigra	-12	-32	-11	-13	indiff.	+12 tot -99
	Ranunculus fl.	- 3	-39	-14	-15	25 tot 50	+15 tot -79

Tabel 4. De responsie van de ken- en differentiërende soorten van verschillende vegetatietypes en enkele literatuurgegevens betreffende het grondwaterregime van vegetatietypes.

De plantengemeenschappen en de subassociaties van het Calthion pal. zijn geordend op een nat - droog gradiënt.

A : Grootjans en ten Klooster ('80) ; B : Ellenberg ('78) ; C : Tüxen ('54).

4. DISKUSSIE.

Het verband tussen de plaats van het optimum van plantensoorten en de grondwaterstandskarakteristiek.

Bij vergelijking van de optima van de soorten met de vochtgetallen van Ellenberg en van Kruijne, de Vries en Mooi, blijken een aantal soorten in de Drentse A een nattere standplaats in te nemen dan in het bestand van Ellenberg en van Kruijne, de Vries en Mooi. Kruijne, de Vries en Mooi hebben de vochtgetallen echter bepaald aan de hand van gegevens verzameld binnen heel Nederland, waarvan een relatief groot deel afkomstig is van de grote rivieren van midden Nederland. Ellenberg heeft voornamelijk gewerkt met gegevens uit het hele midden Europese gebied. Het gegevensbestand van Ellenberg en van Kruijne, de Vries en Mooi wijkt dus nogal af van dat wat binnen dit onderzoek gebruikt is. Zo zijn binnen dit onderzoek grotendeels veengronden betrokken, terwijl het gegevensbestand van Ellenberg en van Kruijne, de Vries en Mooi meerdere grondsoorten bevat. Per grondsoort verschilt de bodemvruchtbaarheid, evenals de mate waarin vocht vastgehouden kan worden. (Zo is bijvoorbeeld een kleigrond zeer goed in staat het vocht in de bodem vast te houden.) Ook het effect van een daling van de grondwaterstand op de bodemvruchtbaarheid is per grondsoort verschillend. (In een veengrond vindt bij een lage grondwaterstand al snel een grote mineralisatie plaats, hetgeen bij een kleigrond minder het geval is.) Dit betekent dat de milieueisen van een soort, afhankelijk van de grondsoort op standplaatsen met een verschillende grondwaterstand aangetroffen kunnen worden.

Ondanks het verschil in de gegevensbestanden blijkt een vergelijking echter zeer goed mogelijk te zijn; er is een duidelijke relatie gevonden tussen de ligging van de optima van de soorten voor de verschillende grondwaterstandskarakteristieken en de vochtgetallen van Ellenberg en van Kruijne, de Vries en Mooi.

Een aantal soorten blijken in de Drentse A een bimodale responsie te vertonen. De oorzaak hiervan moet gezocht worden in het voorkomen van

deze soorten op verschillende standplaatsen. Dit kan zich uiten in het voorkomen van van de soorten binnen verschillende vegetatietypes, die een verschillende standplaats bezetten. Van *Myosotis pal.* zijn 2 ondersoorten te onderscheiden (westhoff en den Held, 1975). Eén ondersoort komt optimaal voor in het *Calthion pal.* en de andere in de *Phragmitetalia* (rietorde). Deze 2 ondersoorten zijn binnen dit onderzoek niet onderscheiden, hetgeen de bimodale responsie van *Myosotis pal.* kan verklaren.

Uit de resultaten blijkt dat de vochtgebondenheid van plantensoorten in gelijke mate gekarakteriseerd wordt door de gemiddelde hoogste, de gemiddelde laagste, de mediane én de gemiddelde grondwaterstand. Dit betekent dat de verschillende grondwaterstandskarakteristieken allemaal aan elkaar gekoppeld zijn. De vochtgebondenheid van plantensoorten kan dus bepaald worden aan de hand van een willekeurige (één van de 4 genoemde) grondwaterstandskarakteristiek.

Overstromingsindicatoren (volgens Ellenberg) hebben op geïnundeerde standplaatsen een hogere bedekking. Een uitzondering vormt *Caltha pal.*. Dit kan echter verklaard worden uit het feit dat in Duitsland meer nattere vormen van het *Calthion pal.* aangetroffen worden dan in het gegevensbestand van dit onderzoek. Met name indifferente soorten en soorten met een laag vochtgetal (volgens Ellenberg) blijken bij een sterke overstroming te verdwijnen. De mate van de overstroming is niet van invloed op de binnen dit onderzoek betrokken overstromingsindicatoren.

De gevoeligheid van soorten voor grondwaterstandsfluctuaties.

De amplitudo van de grondwaterstand waarbij een soort nog voorkomt, is een maat voor de afhankelijkheid van de soort van de grondwaterstand. Tüxen (1954) heeft de amplitudo van de hoogste en laagste grondwaterstand voor diverse plantenassociaties bepaald. Hij noemt associaties onafhankelijk van de grondwaterstand indien de amplitudo van de hoogste, dan wel de laagste grondwaterstand groter is dan 120 cm. Wanneer deze maat aangehouden wordt voor plantensoorten, dan zijn bijna alle soorten die

binnen dit onderzoek betrokken zijn afhankelijk van de grondwaterstand. De mate waarin soorten afhankelijk zijn van de grondwaterstand verschilt echter. De soorten die op de natste standplaatsen optimaal voorkomen, blijken over het algemeen de kleinste amplitudo te vertonen. Soorten die op drogere standplaatsen optimaal voorkomen, vertonen over het algemeen een grotere amplitudo. Dit betekent dat 'natte' soorten gevoeliger zijn voor grondwaterstandsfluctuaties dan 'droge' soorten. Dit komt overeen met de bevindingen van Schipper en Grootjans (1984) dat soorten die achteruit gaan bij een verlaging van de grondwaterstand vaak kenmerkend zijn voor de nattere vegetatietypes. Er blijken echter 2 groepen duidelijk af te wijken van deze verwachting (fig. 3):

- Een drietal soorten (*Galium ul.*, *Cirsium pal.* en *Ajuga rept.*) met een kleine amplitudo die op een wat drogere standplaats optimaal voorkomen. Deze soorten blijken ondanks het voorkomen op een wat drogere standplaats, toch gevoelig te zijn voor vrij kleine grondwaterstandsfluctuaties.
- Een vijftal soorten (*Equisetum fl.*, *Trifolium rep.*, *Glyceria max.*, *Carex aq.* en *Carex nigra*) die op een natte standplaats optimaal voorkomen, maar toch een grote amplitudo vertonen. 4 van deze 5 soorten geven echter de voorkeur aan overstroming. Mogelijk is het voor deze soorten van belang dat er overstromingen plaatsvinden, maar zijn zij wel bestand tegen een kortstondige grondwaterstandsverlaging.

De responsie van ken- en differentiërende soorten in vergelijking met het grondwaterregime van de vegetatietypes.

Uit het voorgaande blijkt dat de grondwaterstand van belang is bij het voorkomen van plantensoorten. Dit betekent dat er bij een verandering van het grondwaterregime, naast verschuivingen in de vegetatietypes, veranderingen binnen vegetatietypes op kunnen treden. Binnen een vegetatietype blijken de ken- en differentiërende soorten over het algemeen goed aan de omschrijving van het grondwaterregime van dit type te voldoen. Een aantal ken- en differentiërende soorten wijken echter af en kunnen dus niet gebruikt worden voor het beschrijven van het grondwaterregime van een vegetatietype. Dit is het geval voor *Carex nigra*, binnen het *Calthion pal.*. Ook *Ajuga rept.* (een differentiërende soort

van de gemeenschap van *Carex acutif.*) dient niet gebruikt te worden ter beschrijving van het grondwaterregime van *Calthion pal. vegetaties*. Ditzelfde lijkt het geval te zijn voor *Trifolium rep.*, binnen het *Lolio-Cynosuretum*.

De optimale gemiddelde laagste stand van *Carex aq.* en *Galium pal.* wijkt sterk af van de waarden van Grootjans en ten Klooster (1980) voor het *Caricetum gracilis typicum*. Het gegevensbestand van Grootjans en ten Klooster bevat voor wat betreft dit vegetatietype echter veel gegevens uit Tsjechoslowakije. Het *Caricetum gracilis typicum* wordt in Tsjechoslowakije aangetroffen op standplaatsen waar het grondwater 's zomers ver weg zakt, hetgeen in de Drentse A niet het geval is.

De kwantitatieve aspecten van de waterhuishouding van vegetatietypes blijken goed beschreven te kunnen worden met de ken- en differentiërende soorten. Dit geldt met name voor de optimale gemiddelde en mediane grondwaterstand.

Voor een klimatologisch en geologisch homogeen gebied kan, binnen een beperkte vegetatiekundige eenheid, aan de hand van de binnen dit onderzoek gevolgde methode, aangegeven worden bij welke grondwaterstand soorten optimaal voorkomen en hoe groot de amplitudo van de soorten is. Aan de hand van deze gegevens is het dan mogelijk voorspellingen te doen omtrent de mogelijke gevolgen van een verandering van het grondwaterregime voor de vegetatie.

Indien beheer gericht is op het handhaven van vegetatietypes, kan volstaan worden met de responsie van de ken- en differentiërende soorten, daar de ken- en differentiërende soorten de waterhuishouding van een vegetatietype goed blijken te beschrijven. Een grondwaterstandswijziging die slechts leidt tot veranderingen binnen een vegetatietype, zal met name gevolgen hebben voor de presentie van andere dan de ken- en differentiërende soorten, waardoor de samenstelling van een vegetatietype zal veranderen. Om tevens voorspellingen te kunnen doen over de invloed van een grondwaterstandsverandering op de samenstelling van een vegetatietype, zal het nodig zijn de responsie van de verschillende soorten in de benadering te betrekken.

LITERATUUR.

- Austin, M.P.(1976):On non-linear species response models in ordination. *Vegetatio* 33: 33-41.
- Braak, C.J.F. ter (1983):Analyse en gebruik van responsiecurven van soorten. Instituut TNO voor wiskunde, informatieverwerking en statistiek, afdeling Wageningen. 40pp.
- Ellenberg, H.(1954):Über einige Fortschritte der kausalen Vegetationskunde. *Vegetatio* 5-6: 199-211.
- Ellenberg, H.(1978):Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen in ökologischer Sicht. Stuttgart. 981pp.
- Ellenberg, H.(1979):Zeigerwerte der Gefäßpflanzen Mitteleuropas. *Scripta Geobotanica IX*. Göttingen. 97pp.
- Everts, H., A. Grootjans & N. de Vries(1980):De vegetatie van de made-landen in het stroomdal van de Drentse Aa, deel 1 en 2. Intern rapport R.U.G. en R.I.N.
- Fresco, L.F.M.(1980):Ecological response curves of *Rhinanthus serotinus*: A synecological study. *Acta Bot. Neerl.* 29: 533-539.
- Fresco, L.F.M.(1982):An analysis of species response curves and of competition from field data: Some results from heath vegetation. *Vegetatio* 48: 175-185.
- Grootjans, A.P.(1975):De invloed van grondwaterstandsaling op de vegetatie in natuurgebieden. Rapport P.P.D. van Drenthe.
- Grootjans, A.P. & W.Ph. ten Klooster(1980):Changes of groundwater regime in wet meadows. *Acta Bot. Neerl.* 29: 541-554.
- Kleinke, J., M. Succow & U. Voigtländer(1974):Der Wasserstufenzeigerwert von Grünlandpflanzen im nördlichen Teil der D.D.R. *Arch. Naturschutz u. Landschaftsforsch.* 14: 139-146.
- Klötzli, F.(1969):Die Grundwasserbeziehungen der Streu- und Moorwiesen im nordlichen Schweizer Mittelland. *Beitr. geobot. Landesaufn.* 52, Bern. 296pp.
- Kruijne, A.A., D.M. de Vries & H. Mooi(1967):Bijdrage tot de oecologie van de Nederlandse graslandplanten. Pudoc, Wageningen. 65pp.
- Niemann, E.(1963):Beziehungen zwischen Vegetation und Grundwasser. *Arch. Naturschutz u. Landschaftsforsch.* 3: 3-36.

- Schipper, P.C. & A.P. Grootjans(1984):Effekten van grondwaterstands-
daling op een dotterbloemvegetatie (1976-1983). Voortgangsverslag 15,
Lab. voor plantenoecologie, R.U.G.
- Tüxen, R.(1954):Pflanzengesellschaften und Grundwasserganglinien.
Angew. Pflanzensoz. 8: 64-98.
- Westhoff, V. & A.J. den Held (1975):Plantengemeenschappen in Nederland.
Zutphen. 324pp.

symbool Br.-Bl.	bedekkings%	symbool Londo	bedekkings%
P	0	R	0
R	0	r1,p1,a1,m1	1
r	1	r2,p2,a2,m2	2
+	2	r4,p4,a4,m4	4
1	4	1	10
2a	4	2	20
2b	10	3	30
2	10	4	40
3	40	5	50
4	60	6	60
5	90	7	70
		8	80
		9	90
		10	100

Bijlage 1. Transformatieschalen voor de omrekening van Braun-Blanquet- en Londoschaal naar bedekkingspercentage.