

**Het verband tussen natuurlijke en anthropogene landschapsvormen,
bezien vanuit de betrekkingen in grensmilieu's**

door

CHR. G. VAN LEEUWEN

(R.I.V.O.N.-mededeling no. 205)

In De Levende Natuur van juni 1963 mocht ik een beschouwing wijden aan de betekenis van onze Waddeneilanden voor de veldbotanie. Aan het slot hiervan (pag. 139) werden tegenover elkaar gesteld grensmilieu's met een „min-of-meer“-karakter enerzijds en contactgordels met een „zo-af-en-toe“-sfeer anderzijds.

Nu wordt het ons steeds duidelijker, dat het onderscheid tussen deze twee grenstypen een waardevol hulpmiddel kan bieden bij de verheldering van allerlei problemen waarvoor men zich bij het onderzoek van betrekkingen in het vrije veld geplaatst ziet. Deze mogelijkheid zal hier aan de hand van een kleine verzameling voorbeelden worden toegelicht. Het betoog zal tenslotte uitmonden in een vergelijking tussen de effecten die de ouderwetse en de moderne cultuurmethoden respectievelijk hadden en hebben op de biologische rijkdom van het onder menselijke invloed staande landschap. Een vergelijking die, zoals een ieder van ons wel weet, ten gunste van de vroegere werkwijze zal uitvallen.

Over de ruimtelijk nivellerende, dus biologisch verarmende invloed van de technische vooruitgang zijn de laatste tijd nogal wat publicaties verschenen (WESTHOFF, 18, 19; ADRIANI, 1; WESTHOFF & VAN LEEUWEN, 20; VAN LEEUWEN, 8; BARKMAN, 2; LEENTVAAR, 5; VAN LEEUWEN & WESTHOFF, 10), terwijl ook in het bijzonder dient te worden genoemd een rede van Prof. Dr. R. Kronig te Delft, getiteld: „Over nut en nadeel der techniek voor het leven”. De tekst hiervan werd afgedrukt in het weekblad „De Groene Amsterdamer” van 29 september 1962.

Voordat wij ons zullen afvragen door welke eigenschappen grenssituaties opvallen, is het misschien goed er hier eerst nog even aan te herinneren, dat het verschijnsel „leven” ten nauwste verbonden lijkt te zijn met de verschijnselen „grens”, „oppervlak” en „schors”. Men zou het leven daarom „alle diepspitterij ten spijt”, als „oppervlakkig” kunnen kenschetsen. De kernprocessen spelen zich immers voor een belangrijk deel af aan grensvlakken, die zoals filters en membranen, een zekere doorlatendheid bezitten en daardoor de mogelijkheid geven tot zeefwerking. De aanwezigheid van doorlatende grensvlakken is niet alleen een voorwaarde om selectieprocessen tot stand te kunnen brengen, maar zij zijn bovendien bij uitstek geschikt om ruimtelijke structuren, d.w.z. ordening of selectie te kunnen vastleggen. De combinatie van deze twee mogelijkheden wordt o.m. toegepast bij het gebruik van ponskaarten in rekenmachines.

Een voor het leven op aarde fundamenteel grensvlak van planetair formaat wordt gevormd door het raakgebied tussen de atmosfeer en de litho-hydrosfeer, het studieterrain dus van de veldbioloog. Op dit raakvlak zelf bevinden zich weer tal van grensgebieden, zowel in horizontale als in verticale zin. De betekenis van deze grenssituaties voor levende wezens is als zodanig reeds lang door de oecologen erkend. Wij behoeven, wat de horizontale betreft, slechts begrippen te noemen als „edge effect” (BEECHER, 3; VAN LEEUWEN, 6) en „ecotone” (WEAVER & CLEMENTS, 16). Voordien had de grote 19e eeuwse filosoof en grondlegger van de universele evolutie-theorie, Herbert Spencer, aan de randwerking al een centrale plaats in zijn denkschema gegeven. Terzijde zij hier opgemerkt dat de Amerikaanse oecologen onder ecotone, wellicht het beste te vertalen met „spanningsgordel”, ieder overgangsgebied verstaan tussen twee onderling sterk uiteenlopende milieu-typen, b.v. tussen grasland en bos of tussen een droog duin en een duinplas. Hierna zal nog blijken, dat wij het met deze ruime opvatting in bepaalde opzichten niet eens zijn.

Om nu de relaties in grensgebieden op een eenvoudige wijze te kunnen demonstreren, zullen wij uitgaan van twee grenstypen, te weten de rechte grens (fig. 1, A 1) en het golffront (fig. 1, B 1). In de naaste omgeving van een rechte grens, in fig. 1, A 2 afgebakend door twee stippellijnen, vinden wij in de richting loodrecht op de grens een betrekking van *scheiding, ongelijkheid of afgeslotenheid*. Aan de ene zijde van de grens tussen wit en zwart bevindt zich een strook van alleen wit (w), aan de andere kant van alleen zwart (z). Daartegenover staat dat evenwijdig met de grens tweemaal een betrekking van *verbinding, gelijkheid of openheid* wordt aangetroffen. In de linker strook is de toestand overal wit, in de rechter over de hele lengte zwart. De relatie tussen deze betrekkingen van *scheiding en verbinding* is weergegeven in fig. 1, A 3 waar de pijltjes d (= dicht) de eerstgenoemde en de pijltjes o (= open) de tweede betrekking voorstellen. Bij de oecologische relaties in zulke grensgebieden vinden wij dan ook in de richting van d sterke remwerking,

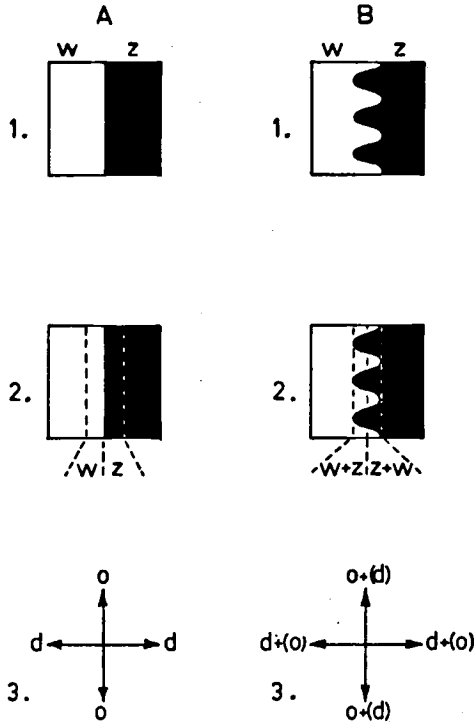


Fig. 1

terwijl, complementair hiermee, in de richting o de voortbeweging juist wordt gestimuleerd. Bereiken trekkende vinken, komend over land (wit), de zee (zwart), dan worden zij eerst aan de grens tegengehouden waarna zij een trekweg volgen met de grens mee (zie VAN OORDT, 12). Wegen, paden en andere verbindingslijnen „ontstaan vanzelf” langs dergelijke markante grenzen. Zo vormde het Noordzeestrand nog tot in de 18e eeuw de voornaamste verkeersroute tussen Noord- en Zuid-Holland.

De gezamenlijke werking van de betrekkingen o (= verbinding) en d (= scheiding) levert de grondslag van het bekende verschijnsel „bermrecreatie” dat, zoals het relatiekruis van fig. 1, A 3 aantoont, een naaste verwant moet zijn van „strandrecreatie”. Zeer kenmerkend voor dit type grens is het effect van stuwingsconcentratie dat o.a. tot uiting komt bij trekvogels, badgasten, aanspoelsel en het water op plastic regenjassen. Dit is weer in overeenstemming met het feit dat bij concentratie de uitwendige verschillen zo groot mogelijk worden (hier tussen w en z) terwijl naar binnen gezien (dus in w en z) de gelijkheid maximaal wordt.

Bij het golffront, een in de natuur alom tegenwoordig fenomeen, zijn de verhoudingen enigszins anders. Bekijken wij opnieuw de naaste omgeving van de frontlijn, dan zien wij dat het verschil tussen links en rechts is afgenomen (fig. 1, B 2). Aan weerszijden van de grens vinden wij nu de toestand wit + zwart (w + z en z + w). In deze relatie is er dus aan gelijkheid, verbinding of openheid gewonnen ten koste van verschil, scheiding of afgeslotenheid. Men kan ook zeggen, dat het onderscheid

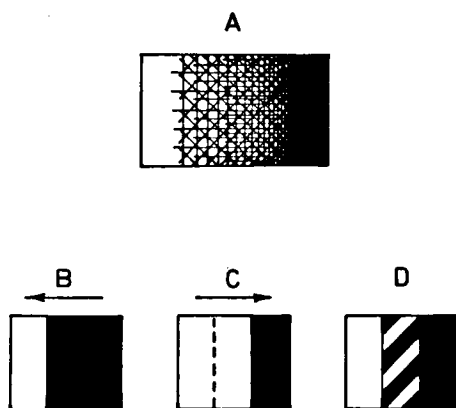
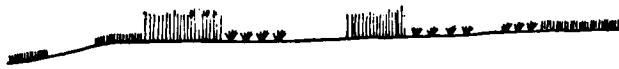


Fig. 2

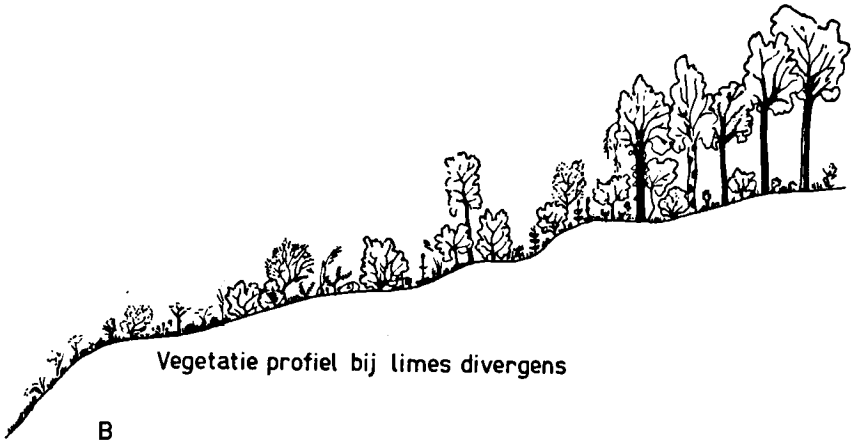
tussen de witte en de zwarte zijde in het grensgebied is *vervagd*. Bij de betrekking dwars hierop valt het tegenovergestelde te constateren. In plaats van eentonige stroken zien wij afwisseling en zelfs een reeks van grenzen tussen wit en zwart. Hier is aan openheid verloren ten gunste van afgeslotenheid, zoals wordt voorgesteld in het betrekkingenkruis van fig. 1, B 3. Dit betekent o.m. dat in de richting $o + (d)$ ruimtelijke variatie en remwerking is verkregen. Omgekeerd ontstaan dynamische golf-fronten wanneer langs het raakgebied tussen wit en zwart (b.v. tussen lucht en water) wrijvings-weerstand wordt ondervonden. Oecologisch gezien zal de strakke grenslijn minder ruimtelijke afwisseling en dus minder levensmogelijkheden bieden dan de gegolfde. Zo werken de kronkels van een natuurlijke beek niet alleen vertragend t.o.v. de waterafvoer, maar tevens verrijkend op het planten- en dierenleven.

Het zal de lezer misschien duidelijk zijn, dat in het geheel van relaties bij het tweede type grens het effect van *spreiding* op de voorgrond moet treden. Terwijl de uitwendige verschillen tussen de twee grensstroken zijn afgenomen, zijn de inwendige per strook vergroot. De „supervorm” van deze golf-front-spreiding is gerealiseerd in de zeer geleidelijke overgang tussen twee uitersten, zoals afgebeeld in fig. 2, A. De ruimtelijke betrekkingen in dergelijke continue gradiëntsituaties, die de grensmilieus van het „min-of-meei”-karakter uit de aanvang van dit artikel vertegenwoordigen, hebben wel eens verwarring gesticht bij vegetatiekundigen die met relatievelden van dit type te maken kregen. De problemen rond het begrippenpaar „continuïteit — discontinuïteit” vormen trouwens in allerlei takken van wetenschap een geliefd onderwerp van discussie. Vaak stelt men in dergelijke polemieken de „discontinue scheiding met grens” tegenover de „continue scheiding zonder grens” (MEYER & WESTHOFF, 11; VAN DONSELAAR, 4; ZONNEVELD, 24). Bekijkt men de laatstgenoemde toestand evenwel nauwkeuriger, dan blijkt al spoedig, dat de zogenaamde niet aanwezige grens is opgelost in een zeer groot aantal grenzen van kleiner formaat, die wel slechter zichtbaar, maar daarom nog niet afwezig zijn. De uitwendige openheid van de gespreide grenssituatie gaat gepaard met een sterke inwendige afgeslotenheid. Op voorstel van Dr. V. Westhoff zullen wij een grens met dit vage karakter voortaan aanduiden als een *limes divergens*. Hiertegenover staat de *limes convergens*, waar wij straks op zullen terugkomen.



Vegetatie profiel bij limes convergens

A



Vegetatie profiel bij limes divergens

B

Fig. 3

In de betreffende tekening (fig. 2, A) is de geleidelijke overgang tussen wit en zwart tot uitdrukking gebracht in een rasterpatroon met een geleidelijk verschuivende verhouding in het aandeel van de beide componenten. Dit genuanceerde patroon van een limes divergens is fijnkorrelig met vage contouren. Wij ervaren dit als „ondoorzichtig”, „complex” of „ingewikkeld”. De rasterstructuur symboliseert tevens het zeefkarakter van dit grenstype, of, anders gezegd, zijn hoge graad van inwendige selectiviteit of variatie.

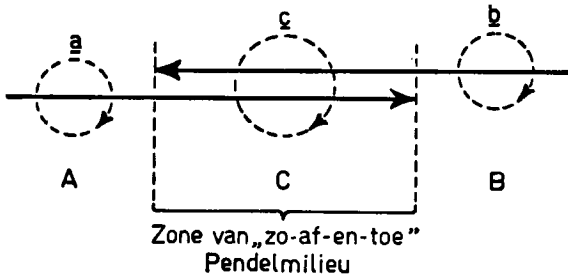
Een vegetatieprofiel behorende bij de situatie van een limes divergens is weer gegeven in fig. 3, B. Het stelt voor de geleidelijke overgang (ecocline) tussen kalkgrasland (links) en loofbos (rechts). Zoals uit fig. 2, A kan worden afgelezen is zo'n overgangsmilieu niet zonder meer een intermediaire toestand tussen de elkaar ontmoetende uitersten. Het heeft een eigen ruimtelijk patroon en bovendien verschillen de omstandigheden op de gradiënt van punt tot punt. Overgangsmilieu's hebben dan ook niet alleen eigen kenmerkende organismen, maar zij zijn bovendien relatief soortenrijk en vaak arm aan individuen. Typische gradiëntplanten zijn b.v. Orchideeën. Vele van hen zijn karakteristiek voor milieu's met pH-gradiënten (kalkrijk-zuur). Wij zouden daarom willen stellen, dat bij de studie van de relaties tussen organismen en hun omgeving in dergelijke overgangsmilieu's het ruimtelijke gradiëntkarakter voorop dient te worden geplaatst.

De belangrijkste eigenschap van vage grenzen is dat zij, met betrekking tot bepaalde factoren, stabiliserend werken. Dit hangt samen met de hierboven genoemde hoge graad van inwendige ruimtelijke variatie. Elders (VAN LEEUWEN, 9) heb ik reeds er op gewezen, dat ruimtelijke variatie immer gepaard gaat met nivellering in de tijd. Onder nivellering in de tijd moeten dan worden gerekend verschijnselen als permanentie, afvlakking van extreme schom-

melingen, voortbestaan, conservatie e.d. Evenzo bevorderen gefixeerde, dus gelijk blijvende omstandigheden de ontwikkeling van ruimtelijke afwisseling en daarmee van vage grenzen. Stabiliserende vage grenzen komen in allerlei vormen voor. Als twee uiterste voorbeelden kunnen worden genoemd het verenkleed van vogels (complexe lucht-vogel grens) en de geleidelijke overgang van atmosfeer naar kosmische ruimte. Ook de bodem aan het oppervlak van moeder aarde vertoont alle kenmerkende eigenschappen van de limes divergens, evenals het daarop aanwezige plantenkleed.

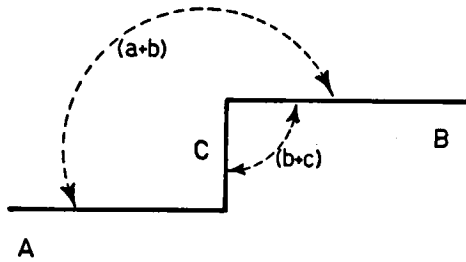
Wanneer nu de bufferende structuur van bodem en plantenkleed even vergeleken mag worden met die van een wollen kledingstuk, dan kunnen wij, via de plastic regenjas, weer terugkeren naar de scherpe grens met concentrerende tendenties uit het begin van deze uiteenzetting. Zoals reeds enigszins te verwachten viel, blijken plotselinge overgangen van ruimtelijke aard in de natuur kenmerkend te zijn voor inwendig instabiele toestanden. Zo'n veranderlijke grenssituatie is afgebeeld in de figuren 2, B, C en D. Nu eens streeft zwart naar links (2, B), dan weer gaat wit naar rechts (2, C). In het grensgebied tussen deze twee is er dus afwisseling of variatie in de tijd, met zo-af-en-toe de ene en zo-af-en-toe de andere toestand. Dit zijn dus de contactgordels van de wisselvallige „zo-af-en-toe“-sfeer. De vegetatie in dergelijke pendelmilieu's, b.v. tussen zout-nat enerzijds en zoet-droog anderzijds, vertoont een karakteristieke patroonvorming met grove korrels en scherpe contouren. Relatief grote, soortenarme plekken vormen met elkaar een betrekkelijk eenvoudige legpuzzle-structuur, waarvan de grenzen zich duidelijk aftekenen en dus gemakkelijk waarneembaar zijn. De begroeiing is dus uit naar verhouding weinig soorten opgebouwd, maar de groeiwijze is vaak „en masse“. Soms bevinden zich in dit mozaïek zelfs uitgestrekte kale plekken, gedeelten dus waar het aantal aanwezige soorten tot nul is gereduceerd. Het patroon van wat wij aanduiden als de begroeiing van een limes convergens is in fig. 2 D gesymboliseerd door middel van een grove harcering. Bekende abiotische voorbeelden van concentratiegrenzen leveren stuwdammen, dijken, afslagkusten e.d. De ruimtelijke eentonigheid binnen de korrels kan worden toegeschreven aan de tegenhanger van de regel die hiervóór werd gesteld: ruimtelijke eentonigheid gaat altijd samen met variatie in de tijd. Onder variatie in de tijd moet dan alles worden gerekend wat te maken heeft met verandering en storing. Voor de al eerder genoemde filosoof Spencer vormde deze regel het uitgangspunt van zijn theorie.

Het is kenmerkend voor de pendelmilieu's, b.v. in de zone tussen zout en zoet, dat de bodem er „dichtslaaf“, doordat de gronddeeltjes aan elkaar gaan kitten. Het resultaat hiervan is een sterk contrast tussen lucht en bodem, opnieuw dus een convergente toestand (WESTHOFF & VAN LEEUWEN, 22; WESTHOFF, VAN LEEUWEN & ADRIANI, 21; TÜXEN & WESTHOFF, 15). Ook pendelmilieu's hebben eigen organismen die zó sterk zijn aangepast aan wisselvallige omstandigheden, dat zij alleen binnen de „zo-af-en-toe“-sfeer hun levensvoorwaarden vervuld vinden. Men zou hier kunnen spreken van pendelmilieu's (fig. 4, 1 C). Verschuivingen in de samenstelling van de begroeiing in van nature sterk veranderlijke milieu's zijn door TÜXEN (13) eerst als „Harmonika-Sukzessionen“, later (14) ook als „Pendel-Sukzessionen“ beschreven. Tot de kenmerkende regulatie-mechanismen van de plantenwereld uit



1.

Limes convergens



2 .

„Stabiele” Limes convergens

Fig. 4

deze sfeer behoort de vorming van bovengrondse uitlopers, zoals bij zilverschoon (*Potentilla anserina*) en fioringras (*Agrostis stolonifera*). Wat betreft het oecologisch onderzoek in dit type milieu kan worden gesteld, dat hier de mate van verandering in het centrum van de aandacht moet worden geplaatst.

Het vegetatieprofiel van een natuurlijk pendelmilieu, b.v. te vinden op een kwelder, doet ons sterk denken aan de verticale doorsnede van een gerationaliseerd cultuurlandschap waarin akkers direct grenzen aan weiden of bossen (fig. 3, A). Deze isomorfie toont de strukturoecologische verwantschap tussen beide eenheden. Men kan het cultuurlandschap, inclusief zijn organismen, daarom beschouwen als een afgeleide van de natuurlijke milieu's van het type „limes convergens”. De scherpe grenzen tussen de diverse elementen van het antropogene landschap zijn kunstmatig gefixeerd. Dit betekent evenwel niet, dat de betrekkingen in zo'n versterkt landschap werkelijk stabiel zijn. De onzekerheid of dreiging van de „zo-af-en-toe”-sfeer blijft in de schijnbaar stabiele situatie van de limes convergens bestaan. Wij behoeven hierbij alleen maar te denken aan de ramp van februari 1953 of aan stuwdamcatastrofen.

Het ziet er verder naar uit, dat juist in dit landschapstype de beweeglijke organismen thuis zijn die men pendelsoorten zou kunnen noemen. Dit zijn dan diersoorten die voor hun voortbestaan de combinatie van ten minste twee extreem verschillende milieutypen in elkaars nabijheid nodig hebben, zonder geleidelijke overgang (fig. 4, 2 (a + b) en (b + c)). Typische vertegenwoordigers van deze groep zijn de amfibieën

die een deel van de tijd in een betrekkelijk droog milieu huizen en een ander deel in het water verblijven. Er leven meer groene kikkers langs steile slootkanten dan in divergente trilveenmoerassen. Theoretisch kan men veronderstellen, dat Zuid-Limburgse soorten als vuurbuik- en vroedmeesterpad meer belang hebben bij betonnen drinkbakken dan bij plassen met een moerassige oeverstrook. Op dit terrein zou men interessante experimenten kunnen doen. Als pendelsoorten van gestabiliseerde ruimtelijke sprongsituaties zou men ook kunnen beschouwen vogels, als roek, blauwe reiger, aalscholver en kapmeeuw, voorts woelrat (VAN WIJNGAARDEN, 23), konijn, das en diverse soorten insecten. Al deze dieren vertonen ook convergentie-aspecten zoals kolonievorming of tijdelijke opeenhoping in de paringstijd. De toename van de kapmeeuw sinds de tijd dat door de uitgebreide ontginningen vele voedselarme heidevennen in bemest cultuurland kwamen te liggen is zeer illustratief.

Als vierde mogelijkheid is er nog de divergente grens waarin een zekere mate van instabiliteit heerst in samenhang met het feit dat een van beide componenten langs de gradiënt kan opschuiven. Dit type grens, dat men zou kunnen aanduiden als een situatie van „min-of-meer-zo-af-en-toe” komt in natuurgebieden zeer algemeen voor, b.v. daar waar hoogteverschillen in het maaiveld (basis voor een nat-droog gradiënt) gekoppeld gaan met een wisselende waterstand. Een bekende anthropogene vorm van dit type grens bood het vroegere voetpad of karrespoor door de heide. In de richting van het pad overheerste het convergente karakter, o.a. tot uiting komend in bodemverdichting. Loodrecht op het pad ontstond echter een gradiënt van beïnvloeding variërend van vrijwel altijd belopen tot nooit betreden. Hieruit vloeide o.m. voort een geleidelijke afname van de mate van bodemverdichting gaande van padcentrum naar uiterste wegrand.

Tal van organismen, in het bijzonder planten, blijken gebonden te zijn aan deze vierde toestand. Een willekeurige greep uit de beschikbare voorraad levert soorten als parnassia (*Parnassia palustris*), zeggroene zegge (*Carex flacca*), geelhartje (*Linum catharticum*), addertong (*Ophioglossum vulgatum*), muggenorthis (*Gymnadenia conopsea*), welriekende nachtorthis (*Platanthera bifolia*), gevlekte orchis (*Orchis maculata*) en moeraswespenorchis (*Epipactis palustris*). Voorts komen in deze groep eenjarige soorten voor die binnen de gradiëntzone heen en weer zwalken, die het ene jaar hier, het volgende jaar daar staan, al naar de mate van verschuiving dit aangeeft. Voorbeelden van zulke gradiënt-pendelsoorten (fig. 5, 2 c) zijn draadgentiaan (*Cicendia filiformis*), veldgentiaan (*Gentiana campestris* subsp. *baltica*), bittere gentiaan (*G. amarella* subsp. *uliginosa*), Duitse gentiaan (*G. germanica*), dwerggras (*Juncus mutabilis*), koprus (*J. capitatus*) en wijdbloeiende rus (*J. tenageia*).

Met de hierboven gegeven uiteenzetting hoop ik het belang van deze benaderingswijze van structuur-oecologisch onderzoek voldoende te hebben belicht. Een der voordelen hiervan is, dat men de samenhang tussen ogenschijnlijk zeer uiteenlopende milieutypen beter leert inzien. In vele gevallen blijkt de hoeveelheid „ruimtelijke variatie” (bij gradiëntsituaties) of de hoeveelheid „variatie in de tijd” (bij pendelsituaties) van meer belang voor de oecologische betrekkingen dan factoren als b.v. „kalk”, „chloor” of „humus”.

Een instructief voorbeeld van de betekenis van ruimtelijke variatie voor de oecologie van een soort wordt gedemonstreerd in de uiterwaarden van Overijsselse Vecht en Zwarte Water, waar nog altijd ontelbare kievitsbloemen (*Fritillaria meleagris*)

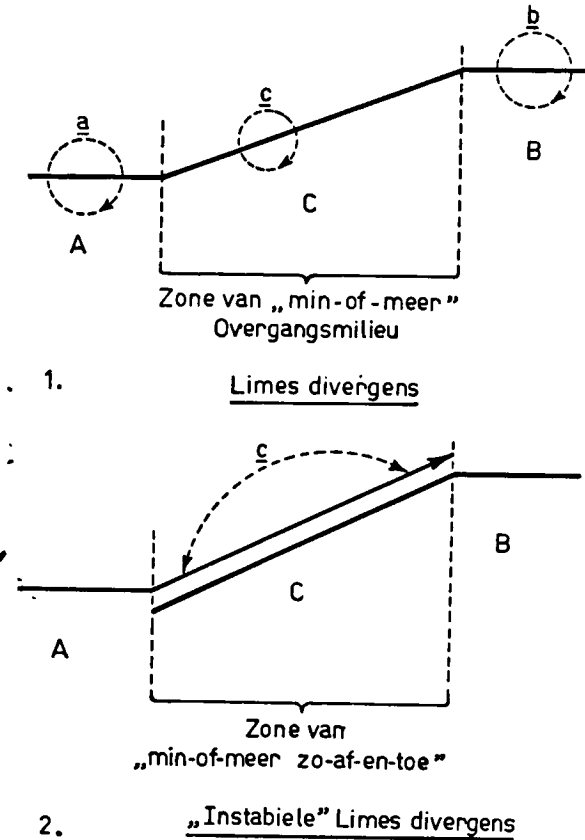


Fig. 5

bloeien, ondanks de rijkelijke bestrooiing met kunstmest van deze graslanden (VAN LEEUWEN, 7). *Fritillaria* behoort tot de groep van het vierde grenstype dat hier is gebaseerd op het samenspel tussen golvingen in het maaiveld met een droog-nat gradiënt en de tijdelijke inundatie van de uiterwaard in het winterhalfjaar. Terwijl deze soort overal elders geheel of nagenoeg geheel verdwenen is, waarschijnlijk omdat daar de voor *Fritillaria* noodzakelijke gradiënt op een andere, gemakkelijk aan te tasten grondslag berustte, weet hij zich langs het Zwarte Water te handhaven dank zij het hier aanwezige reliëf, dat een krachtige bufferwerking blijkt te hebben tegen nivellering door bemesting (zie ook Fl. Neerl. deel 1, afl. 6, 1964).

Ook de mogelijkheden en beperkingen van een vegetatiekundige analysemethode als die van Braun-Blanquet laten zich duidelijker onderkennen. Een ander voordeel is dat men de waarde van experimenteel oecologisch onderzoek beter kan beoordelen. Variatie van milieufactoren in de tijd zal b.v. bij zgn. concurrentieproeven convergente soorten altijd bevoordelen ten nadele van gradiënt-organismen.

Wat het begrip „ecotone“ betreft, zij hier opgemerkt dat wij het gebruik van deze term zouden willen beperken tot drie van de vier beschreven grensmilieu's. Wanneer

CULTUURGRADIENT
(limes divergens)

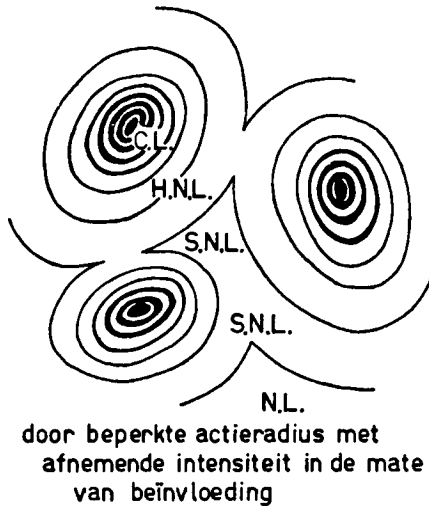


Fig. 6

men van „spanning” zou willen spreken bij de vierde situatie, n.l. de limes divergens in optima forma, dan zou dit de spanning moeten zijn tussen de moderne cultuurmethoden en dit grenstype.

In het licht van het voorgaande gezien wordt het namelijk duidelijk dat de tegenwoordige cultuurtechnische werkwijze, of in het algemeen gesproken de technische civilisatie, de situatie van de limes convergens steeds meer in de hand werkt. Scherpe grenzen, eentonige begroeiingen, stuwdam-regulering, verharde wegen, rechte kanalen, bodemverdichting en schaal-, d.w.z. korrel-vergroting (b.v. door ruilverkaveling) behoren tot de kenmerken hiervan. Bij de ouderwetse land- en mijnbouw ontstonden daarentegen automatisch divergente toestanden die mede ten grondslag lagen aan de rijk geschakeerde levensomstandigheden uit die dagen. Deze regulatieversterking tussen noö- en biosfeer kwam tot stand op basis van:

- 1e. Het feit dat de methoden eeuwenlang niet of nauwelijks veranderden. Dit moest volgens het al eerder gestelde leiden tot een grote ruimtelijke variatie. Omgekeerd stond deze variatie er borg voor dat de stabiliteit binnen het landschap bewaard bleef.
- 2e. Isolatie door afstand maakte, dat de menselijke invloed zich over een slechts beperkte actie-radius kon uitstrekken. Binnen deze radius ontstond een gradiënt van beïnvloeding met afnemende intensiteit, gerekend vanuit de woonkernen. Ook hierdoor werd de ruimtelijke variatie vergroot. (In fig. 6 is een schematische voorstelling gegeven van deze centrifugale gradiënten. Het isotypen-patroon doet denken aan de hoogtelijnenkaart van een heuvellandschap. De lettercombinaties van de tekening corresponderen met de in WESTHOFF (17) onderscheiden landschapstypen, n.l. cultuurlandschap, half-natuurlijk, schijnbaar natuurlijk en natuurlijk landschap).

- 3e. Onze voorouders werkten geleidelijk en bij kleine oppervlakten tegelijk. Door deze spreiding in de tijd, die dezelfde effecten heeft als spreiding in de ruimte, en de kleine schaal waarop werd ingegrepen, werd de inwendige ruimtelijke variatie opnieuw versterkt.

Behalve deze drie hoofdfactoren waren er dan nog de talrijke kleinere divergente elementen in het landschap zoals oneffenheden in het maaiveld, de kronkels van wegen en waterlopen en de reeds eerder genoemde karresporen.

In een volgend artikel zal nader worden ingegaan op de consequenties die hieruit kunnen worden getrokken ten aanzien van het botanisch beheer van natuureservaten.

Literatuur

1. M. J. ADRIANI, Nivellering van flora en fauna onafwendbaar?, in *Perspectief voor Natuur en Mens. Contactcomm. voor Natuur- en Landschapsbescherming*, 1958.
2. J. J. BARKMAN, De verarming van de cryptogamenflora in ons land gedurende de laatste honderd jaar. *Natura* 58 (10), 1961.
3. W. J. BEECHER, *Nesting birds and the vegetation substrate*, 1942.
4. J. VAN DONSELAAR, Een verlate reactie op het Kortenhoeftboek. *Kruipnieuws* 19 (1), 1957.
5. P. LEENTVAAR, De nivellering in de levensgemeenschappen van het zoete water. *Natura* 58 (10), 1961.
6. C. G. VAN LEEUWEN, Noordoostpolder bewoners, 7e bericht; broedseizoen 1946. *Limosa* 20 (1—3), 1947.
7. —, De kievitsbloem in Nederland. *De Levende Natuur* 61 (12), 1958.
8. —, Bepantingen in het Nederlandse landschap. *Vakblad voor biologen* 40 (10), 1960.
9. —, De hoogvenen van Twente, in *Twente-Natuurhistorisch III*, uitg. Kon. Ned. Nat. Hist. Ver., 1962.
10. — & V. WESTHOFF, De nivellering van flora en vegetatie. *Natura* 58 (10), 1961.
11. W. MEYER & V. WESTHOFF, Continuïteit en discontinuïteit in de vegetatie. *Kruipnieuws* 19 (2), 1957.
12. G. J. VAN OORDT, *Vogeltrek*, 1936.
13. R. TÜXEN, Grundriss einer Systematik der nitrophilen Unkrautgesellschaften in der eurosibirischen Region Europas. *Mitt. der Flor.-Soz. Arbeitsgemeinschaft N.F. Heft 2*, 1950.
14. —, Die Pflanzengesellschaften des Aussendeichlandes von Neuwerk. *Mitt. der Flor.-Soz. Arbeitsgemeinschaft N.F. Heft 6/7*, 1957.
15. — & V. WESTHOFF, *Saginetta maritima*, eine Gesellschaftsgruppe im wechsellinialen Grenzbereich der europäischen Meeresküsten. *Mitt. der Flor.-Soz. Arbeitsgemeinschaft N.F. Heft 10*, 1963.
16. J. E. WEAVER & F. E. CLEMENTS, *Plant ecology*, 1929.
17. V. WESTHOFF, Schaakspel met de natuur. *Natuur en Landschap* 3 (2), 1949.
18. —, Hedendaagse aspecten der natuurbescherming. *Wetenschap en Samenleving* 5 (3), 1955.
19. —, De verarming van flora en vegetatie, in *Vijftig jaar natuurbescherming in Nederland*, 1956.
20. — & C. G. VAN LEEUWEN, De zwarte adem. *De Levende Natuur* 62 (5/6), 1959.
21. —, C. G. VAN LEEUWEN & M. J. ADRIANI, Enkele aspecten van vegetatie en bodem der duinen van Goeree, in het bijzonder de contactgordels tussen zout en zoet milieu. *Jaarboek Wet. Genootschap voor Goeree-Overflakkee*, 1961.
22. — & C. G. VAN LEEUWEN, Ökologische und systematische Beziehungen zwischen natürlicher und anthropogener Vegetation, mscr.
23. A. VAN WIJNGAARDEN, De biologie en de bestrijding van de woelrat (*Arvicola terrestris terrestris* L.). *Diss.*, 1954.
24. I. S. ZONNEVELD, Continu of discontinu? *Kruipnieuws* 19 (2), 1957.

Summary

The isomorphy of natural and anthropogeneous landscapes with regard to the environmental conditions in border areas

The contact in space between opposite situations constitutes two main types of boundaries. The distinction of these two types offers a useful expedient in ecology. It may also clarify the question why the effects of old-fashioned and modern agricultural systems on the biological richness of man-made landscapes in Western Europe are quite opposite, viz. by increasing respectively reducing the spatial variety.

In the neighbourhood of a straight boundary line (fig. 1, A 2) total difference is existing between the white border on the left (w) and the black one on the right (z). This entire difference between the two frontier areas (external) is connected with complete equality within them (internal). It means that in the direction of d (fig. 1, A 3) we shall find a relation of isolation, inequality or closure, while in the direction of o we may expect a relation of communication, equality or openness. The combination of wide external difference and high internal equality marks the phenomena of concentration, damming up and convergence, as for example can be observed along shores (migration birds, seaside visitors, tidal drift) and in the behaviour of water on plastic raincoats.

In the case of undulating boundary lines (fig. 1, B 2) the difference between the two border areas has diminished. Both are black and white together, so that in the direction d + (o) (fig. 1, B 3) openness or equality has been gained at the cost of some closure. On the other hand much closure or difference has been gained within the two borders, so in the direction o + (d). The combination of less external and more internal variety marks the phenomena of dispersion, expansion and divergence. This dispersion is maximal in a gradual transition zone between two or more contrasting situations, as demonstrated in fig. 2, A.

Vegetation patterns in the latter type of boundaries, here called "limes divergens", are characterised by a fine granulation and faint lines of demarcation, which can hardly be discerned. The vegetation in such gradient areas is comparatively rich in species, most of them represented by only a few individuals. Moreover a limes divergens is marked by stable internal conditions and stabilizing qualities, as for example can be observed in the behaviour of water on woollen raincoats. In boundaries of this type ("more-or-less") a high amount of variety-in-space is coupled with a low amount of variety-in-time. The vegetation profile of fig. 3, B represents an example of a natural gradient area (ecocline) between grassland and woodland on limestone.

In the first-named type of boundaries, here called "limes convergens", vegetation patterns show a coarse granulation and sharp lines of demarcation, which can easily be discerned. In this case the vegetation is poor in species, most of them represented by many individuals. Boundaries of this type are met with in frontier areas where two or more contrasting situations alternate in time (fig. 2, B, C, D and fig. 4, 1 C). Thus a limes convergens is marked by unstable internal conditions ("now-and-then" or "to-and-fro"). Here a low amount of variety-in-space is coupled with a high amount of variety-in-time. It is suggested to confine the concept of "ecotone" to the limes convergens.

Either category has its own characteristic organisms. Orchids are mentioned here as typical gradient plants, while species such as *Potentilla anserina* and *Agrostis stolonifera* are representative of the limes convergens.

The vegetation profile of a natural instable environment, as for example can be distinguished on salt marshes (fig. 3, A), is isomorphic to that of the modern anthropogeneous landscape. The fixation of the relations in the latter one is only an artificial stability. The uncertainty of "now-and-then" is always threatening here. This subtype of the limes convergens forms the habitat of those mobile organisms which need the combination of at least two widely differing types of environment situated contiguously without a gradual transition zone between them (fig. 4, 2 (a + b), (b + c)). These "shuttling" animals, such as gulls and many amphibians, live temporarily in large concentrations or colonies, another aspect of convergence.

A special subtype of the limes divergens is found in places where instability shows gradual differences in space. The borders along old-fashioned footpaths and tracks across a moorland are wellknown examples of man-made frontier areas of this subtype with characteristic plants such as *Orchis maculata*, *Carex flacca*, and *Linum catharticum*. There also exist typical annuals, such as *Cicendia filiformis* and *Juncus mutabilis*, that shuttle from year to year within the gradual transition area (fig. 5, 2 c).

The modern technical civilization favours more and more the lines convergens by making sharp lines of demarcation, monotonous vegetations, barrages, ballasted roads, straight canals, by soil hardening and by scale enlarging in re-allotments.

On the contrary the former agricultural and mining (peat digging etc.) systems automatically lead to amplification of the spatial diversity in life circumstances. This regulation amplifying between noosphere and biosphere was mainly the result of three factors:

1. The methods did not change for centuries. By this stability (no variety-in-time) the variety-in-space steadily increased.
2. Isolation by distance gave a gradual restriction to human influence. This restraint was minimal near the dwelling-places in the centre of the action-radius and maximal at the outside, with all possible degrees of influence between the extremes (fig. 6).
3. Our ancestors were operating gradually and on a small scale. By this dispersion in time, which has the same effects as dispersion in space, the spatial variety increased still more.

Besides these three main factors numerous smaller elements of divergence occurred in the landscape, such as the unevenness of the soil surface, the windings of ways and watercourses and the tracks already mentioned before.