

Uit de geschiedenis van de bryosociologie en lichenosociologie

Ger Harmsen

De geschiedenis van bryo- en lichenosociologie valt niet te schrijven voor Nederland op zichzelf. Daarvoor is het onderzoek te zeer deel van wat in andere landen van Europa (Duitsland, Zwitserland, Frankrijk en Engeland) op dit terrein gepresteerd is en wordt. Bovendien kunnen zo enkele methodische problemen die zich aandienen in de geschiedenis, niet alleen in Nederland maar ook elders in onderling verband beschouwd worden. Buiten Europa waag ik me niet. In hoeverre de hier te behandelen geschiedenis behalve tot een toename van onze feitelijke kennis ook tot een groeiend inzicht leidt of dat methodische problemen zich herhalen, valt te onderzoeken. Uiteraard komt de vraag aan de orde welke ruimte er is voor een aparte cryptogamensociologie. De bryofyten en de lichenen komen gezamenlijk aan de orde en terloops ook algen en fungi. Van een uitputtende behandeling van het onderwerp kan zeker in een tijdschriftartikel geen sprake zijn. Daarvoor is de literatuur te omvangrijk en het aantal onderzoekers te groot. Wat te vinden is in 'Passie voor mossen; een historische schets van de Nederlandse bryologie en lichenologie etc.' (1998) zal ik zo min mogelijk herhalen: ik volsta met daar af en toe naar te verwijzen. Hoewel er al tientallen jaren intensief cryptogamensociologie wordt bedreven, bestaat er bij mijn weten geen historisch overzicht. Wel is er iets gedaan aan de geschiedenis van de cryptogamen-systematiek. Ik noem Grummann (1974), Hawksworth & Seaward (1977) en het slordige overzicht van Frahm

(1995). Ook profiteerde ik van Mägdefrau (1973) en uiteraard van Stafleu & Cowan (1981 e.v.).

Flora's en daaraan verwante literatuur waarin het slechts gaat om cryptogamensociologie (het benoemen en begrenzen van soorten, de juiste nomenclatuur en systematiek), vallen buiten het raam van dit artikel. Oude flora's sommen per soort gedetailleerd de vindplaatsen en vinders op, maar doen dit puur geografisch, en ook zij komen in dit overzicht dus niet voor. Hetzelfde geldt voor flora's die wel aandacht besteden aan aut-oecologie maar niet aan de omringende vegetatie. In mijn opstel gaat het om de publicaties die zich richten op het totale vegetatiedek voorzover daarin cryptogamen voorkomen of zelfs dominant aanwezig zijn.

Reeds uit de oudere literatuur blijkt hoezeer geografie, sociologie en oecologie vanaf het begin vervlochten zijn, al zijn er uiteraard - vooral recente - publicaties die zich puur tot de geografische verspreiding (areaal-atlassen) beperken. Titels van vermelde publicaties zijn, zoals we nog zullen zien, vaak verwarrend of althans onnauwkeurig. Cryptogamengeografie komt voor een deel op het terrein van de cryptogamensociologie en omgekeerd kan de cryptogamensociologie niet om de cryptogamengeografie heen. Er is een verschil in schaal, maar alle drie genoemde disciplines hebben als uitgangspunt het beschrijven en zo mogelijk verklaren van de verspreiding van taxa en syntaxa over het aardoppervlak. Geografen onderscheiden onder

meer klimaatzones en landschapstypen. Bij hun verklaringen speelt de geschiedenis van de aarde, zoals het ontstaan en uit elkaar drijven der continenten, klimaatveranderingen (ijstijden) en vooral menselijk ingrijpen, een belangrijke en vaak doorslaggevende rol. De geografen groeperen de soorten zodanig (per landschap en per biotoop) dat dit tegelijk een vorm van macrosociologie is. Sociologen gaan uit van gemeenschappen en beschrijven een gegeven vegetatiedek van enkele tientallen vierkante meters of nog veel minder als het om cryptogamen gaat. Vaak wordt een sociologisch-geografische analyse gemaakt door aan te geven uit welke flora-elementen (boreaal, atlantisch, continentaal, mediteraan) de soortensamenstelling is opgebouwd.

In het centrum van hun arealen gedragen taxa zich binnen fytoceenosen waar zij deel van uitmaken soms anders dan aan de periferie. Westhoff (1950) wijst in dit verband op het fenomeen 'dat bepaalde plantensoorten en associaties in Midden-Europa basiphil, terwijl ze in het atlantische gebied indifferent of acidophil zijn'. Omgekeerd kunnen taxa die in het Atlantische gebied zich als kalkplanten gedragen in het continentale centrum van hun areaal indifferent zijn. Een ander voorbeeld van de vervlochtenheid van geografie, oecologie en sociologie: op de Waddeneilanden groeien struikvormige lichenen, die elders als epifyten optreden, op de zandbodem van het *Violo-Corynephoretum*. Dit geldt onder andere voor *Ramalina farinacea*, *Ramalina fastigiata*, *Usnea hirta*, *Usnea subfloridana*, *Evernia prunastri*, *Pseudevernia furfuracea* en *Platismatia glauca*. Rita Ketner-Oostra vond in 1972 nog in dezelfde vegetatie *Bryoria fuscescens* (zie ook Ketner-Oostra 1989). Westhoff beschrijft dit merkwaardige fenomeen in zijn dissertatie 'The vegetation of dunes and salt-marshes on the Dutch islands' (1947). Er is een duidelijke verwantschap van deze groep struikvor-

mige lichenen met het *Cladonio-Usneetum tuberculatae* op eiken en berken (Barkman 1958). Westhoff & Van Oosten (1991) zoeken de verklaring in een zekere overeenkomst in standplaats. Zij menen dat de stammen van levende bomen veel langsgestromend water kennen. Dit dringt niet in de stam door en er is weinig directe straling. In het duinzand dringt de regen eveneens alleen oppervlakkig door. Misschien speelt ook de relatieve luchtvochtigheid een rol, want zoals Westhoff & Van Oosten (1991) in een ander verband zeggen: "een soort die in een relatief droog klimaat aan bos gebonden is, kan in een vochtig klimaat evenzeer buiten het bos leven". Een voorbeeld van de vervlechting van geografie, klimaat en sociologie.

Het voorgaande samengevat: de verspreiding van een taxon of syntaxon is het product van een oecologisch factorencomplex maar heeft evenzeer een historische component; de oecologische component bepaalt waar een taxon überhaupt kán leven (dit gebied wordt wel het potentiële areaal genoemd), de historische component bepaalt echter hoe het werkelijke areaal eruit ziet (Ellis 1988).

Alexander von Humboldt: de Verlichting

Het is in ieder geval in de beginperiode onmogelijk een scheidingslijn te trekken tussen de sociologie van fanerogamen en van cryptogamen, en hetzelfde geldt voor theoretische en methodologische verhandelingen die vaak op beide betrekking hebben. Vooraf echter dient een scherp onderscheid gemaakt te worden tussen flora en vegetatie. Volgens Helmut Gams (1918) in zijn 'Prinzipienfragen der Vegetationsforschung' waarin zoveel aandacht besteed wordt aan de geschiedenis van dit vakgebied, was de eerste die dit deed de Zwitserse botanicus Jules Thurman in zijn 'Phytosta-

tique' (1849): 'Pour connaître à fond la végétation il faut connaître la flore mais on peut avoir étudié la flore sans s'être rendu un compte exacte et complet de la végétation. La végétation peut être luxuriante et la flore pauvre, le sol stérile et la flore riche.'

Het is niet eenvoudig aan te geven waar de geschiedenis der specifieke cryptogamensociologie begint. Bij Linnaeus is al een aanzet te vinden. Hier volgt een weergave van wat hij in 1762 schreef, in een vertaling van de Amerikaanse bryo- en lichenoloog C. Plitt (1869-1933): "Crustaceous lichens are the first foundation of vegetation. Through hitherto we have considered theirs an trifling place among plants, nevertheless they are of great importance at that stage in the economy of nature. When the rocks emerge from the seas, they are so polished by the force of the waves, that scarcely any kind of plant could settle them, seen more especially near the sea. But very soon, in truth, the smallest crustaceous lichens begin to cover these arid rocks, and are sustained by minute quantities of soil and by imperceptible particles brought to them by rain and by the atmosphere. These lichens in time become converted by decay into a thin layer of humus, so that at length imbricate lichens are able to thrust their rhizoids into it. As these in turn change to humus by natural decay, various mosses such as *Hypnum*, *Bryum* and *Polytrichum* follow, and find suitable place and nourishment. In time there is produced by the dying down of the mosses such a quantity of soil that herbs and shrubs are able to establish themselves and maintain their existence" (Plitt 1927). Deze passage uit 1762 leek me interessant genoeg om in extenso te citeren. Linnaeus noemde de lichenen weinig vleidend "rustici pauperrimi". Geobotanische literatuur die vanuit een omvattende kijk op de natuur aandacht aan cryptogamen besteedt, vinden we reeds in de Verlichting. De plantengeograaf Alexander

von Humboldt onderging in Berlijn via de joodse arts Marcus Herz, die aan huis college gaf, de invloed van de filosoof Immanuel Kant en ook van diens vernieuwende geografie-opvattingen. Nog belangrijker was zijn vriendschap met de een paar jaar oudere botanicus Carl Willdenow, auteur van de veelzijdige 'Grundriss der Kräuterkunde'. Hij leerde van hem determineren: 'Ich begeisterte mich für die Botanik, insbesondere für die Kryptogamen'. Von Humboldt mag ondanks voorlopers zeker gelden als de grondlegger van de plantengeografie. Ik beperk me hier tot enkele uitspraken over de cryptogamie. Hij staat in zijn 'Ansichten der Natur' (1807) stil bij de plaats van de cryptogamen in de landschapsontwikkeling: "Wo jetzt hohe Waldbäume ihre Gipfel lustig erheben, da überzogen einst zarte Flechten das erdenlose Gestein. Laubmoose, Gräser, krautartigen Gewächse und Sträucher füllen die Kluft der langen aber ungemessenen Zwischenzeit aus". In de jaren 1799-1804 maakt hij zijn 'Voyages aux régions équinoxiales du Nouveau Continent' samen met de jonge Franse arts Aimé Bonpland en deed een brede botanische kennis op. Zij verzamelden ook mossen en lichenen, waarvan vijftig nog niet eerder opgemerkt waren of althans geen wetenschappelijke naam gekregen hadden. Wat de cryptogamen betrof schreef hij - ik citeer de Duitse editie -: "Aus den Felsplatten bei Carichana [aan de Orinoco - GH] hat man, was sehr interessant ist, den Gang der Vegetation von ihren Anfängen durch die verschiedenen Entwicklungsgrade vor Augen. Da sieht man Flechten welche das Gestein zerklüften und mehr oder weniger dicke Krusten bilden... Da, wo Quellen aus dem Schoss des Gesteins hervorbrechen, haben sich Verrucarien, Psoren und Flechten an den verwitterten Granit geheftet und Dammerde erzeugt" (Von Humboldt 1849, p.11). Hoewel hij goed in de cryptogamen thuis was en grote

delen van de wereld bereisd had, nam hij toch aan dat dezelfde soorten overal ter wereld voorkwamen. Zijn verklaring was dat 'die Sporen der Moose und Flechten vom Wehen des Windes von Kontinent zu Kontinent getragen worden seien'. Hij meende hiervoor talrijke bewijzen te hebben gevonden. Op de bergtoppen van Mexico, Jamaica en Cuba vond hij mossen die eveneens in Europa wijd verbreid zijn: *Funaria hygrometrica*, *Bryum serpyllifolium*, *Bryum caespiticium*, *Sphagnum palustre*, *Dicranum glaucum* en *Neckera viticulosa*. Van de lichenen 'kommen *Sticta crocata*, *Parmelia perforata*, und *Physcia flavicans* sowohl in den kalten Gebieten der Antillen und Anden als auch in Schottland, Frankreich, Spanien und den Schweizer Alpen vor'. Von Humboldt gebruikte hierbij 'Lichenographia universalis' van Erik Acharius. Von Humboldt geeft meer voorbeelden, maar ik laat het hierbij.

De begintijd van de bryosociologie in het midden van de negentiende eeuw

De bryosociologie in striktere zin laat Helmut Gams in zijn reeds vermelde 'Prinzipienfragen' (1918) en in zijn voor dit historische overzicht niet minder onmisbare en informatieve 'Bryocenology' (1932) in het midden van de negentiende eeuw beginnen. Gams (1893-1976) is een centrale figuur in de oudere cryptogamensociologie. Oostenrijker van geboorte, verwerfde hij de Zwitserse nationaliteit. Hij verbleef lang in Scandinavië, waar hij samenwerkte en nauw bevriend raakte met Rolf Nordhagen. Hij verdiepte zich praktisch en theoretisch in de verschillende richtingen van de sociologie voor hij een eigen standpunt bepaalde. Gams beschouwt de jaren 1850-1870 als de periode waarin zowel in Scandinavië (vooral in Finland) als in de Alpenlanden de grondslagen van de bryosociologie gelegd worden. Hij

verwijst onder meer naar Lorentz (1858), die een definitie van een 'moss-society' geeft. Verder gebruikt Lorentz termen als 'Komplexe' en 'Kombinationen'. Molendo (1865) en Pfeffer (1869) spreken van 'Substratgruppen' als basis-eenheid van een classificatiesysteem, waarbij de nadruk valt op soorten die een 'Massenvegetation' vormden. Aanvankelijk gaan de onderzoekers oecologisch en niet vegetatiekundig te werk bij het leggen van de basis voor een classificatie. Reeds De Mirbel (1815) onderscheidde een veertigtal standplaatsen. Lorentz c.s. ontwerpen een daarop gelijkend systeem van habitattypen. De indeling ziet er als volgt uit: A. Aquaticae: 1. paludosae, 2. fontanae, 3. irroratae, 4. natantes, 5. fluctuantes. B. Terrestres. C. Laxae (losse groeiwijze): 1. argillosae, 2. humicolae, 3. cavernosae. D. Compactae: 1. saxicolae, 2. alpinae, 3. nivales, 4. demigratae. Ook Gams ontwerpt een oecologisch systeem dat rekening houdt met levensvormen die rechtstreeks uit de oecologie voortvloeien. Hij geeft in 1932, verwijzend naar auteurs die hem voorgingen, een standplaatsenoverzicht zonder hiermee een synsystematische of oecologische rangorde te bedoelen: epipetria, epiphyta (epixylia), nereidia (amphinereidia), nantantia, xerogeophytia (ephemerophytia), helophytia (amphiphytia), chasmophytia (exochomophytia, psammophytia), bryochamaephytia s.str. Binnen elk van deze habitats somt hij in totaal honderden gemeenschappen op, die vaak slechts uit één soort bestaan. Hij geeft in zijn grote vegetatiekundige gebiedsmonografie van Wallis (1927) een nadere omschrijving van vele fanerogamen- en cryptogamengemeenschappen. Soms ondersteund door tabellen, maar bij bepaalde begroeiingen die slechts uit één soort bestaan laat hij dit na. In 1932 blijft het bij vermeldingen en een enkele keer soortenlijstjes. Op het uitsluitend werken met een oecologisch systeem kom

ik terug wanneer ik iets zeg over de Angelsaksische richting.

Van 1870 tot 1915 is er volgens Gams in Centraal-Europa op enkele uitzonderingen na sprake van een tijdelijke stilstand: 'From about 1870 to 1915, most alpine ecologists with the exception of a few bryologists (Amann, Herzog, Meylan, Paul) neglected moss and lichen communities' (Gams 1932, p. 323). Verschillende auteurs nemen deze bewering klakkeloos over. Mij lijkt dit een al te krasse uitspraak, al is een dergelijke historische discontinuïteit in de botanie en de natuurwetenschappen in het algemeen niet ongebruikelijk. In ieder geval zijn er uit deze periode cryptogamengeografische publicaties van Boulay (1877), Loeske (1901), Quelle (1902) en Stephani (1903).

De lichenosociologie komt later tot ontwikkeling dan de bryosociologie. Zowel volgens Klement (1955) als volgens Paus (1997) begint dit specialisme met een publicatie van Rutger Sernander (1866-1944) uit 1912.

Interbellum; het eenzame standaardwerk van Herzog

Al neem ik in dit overzicht het klassieke werk 'Geographie der Moose' (1926) van Theodor Herzog als beginpunt, ik mag niet verzuimen ook bij oudere literatuur stil te staan. De zeer uitgebreide literatuurlijst van Von Hübschmann (1986) gaat eveneens niet verder terug dan het interbellum. In de eerste plaats noem ik de publicaties van zijn schoolkameraad en levenslange boezemvriend Karl Müller. Ze hadden afgesproken dat Herzog de bladmossen zou doen en Müller de levermossen. De laatste hield zich strict aan de afspraak; de eerste op hogere leeftijd niet meer. Het waren onverschrokken veldbotanici voor wie geen bergtop te hoog was. Ze waren beiden ook zowel geographisch als sociologisch geïnter-

esseerd. Müllers studie van 1898/99 'Moosflora des Feldberggebietes' getuigt hiervan. Hij wijdt ook in zijn standaardwerk 'Die Lebermoose' (1912-1916) aan het eind van het tweede deel honderd pagina's aan 'Die geographische und ökologische Verbreitung der europäischen Lebermoose'. Hij gaat zowel in op de horizontale als verticale verspreiding en geeft soortenlijsten per biotoop. Na vastgesteld te hebben dat een grondige kennis van de soorten een voorwaarde is voor geografische en oecologische studies, stelt hij dat de geografie uit moet gaan van Grossarten en de oecologie van 'Kleinarten'. Hij krijgt de indruk dat 'sich die Lebermoose seit der Eiszeit nicht mehr weiter zu Arten entwickelt hätten, sondern, dasz die heutige Lebermoosflora im grossen und ganzen aus gleichen, wenn auch aus weniger Arten besteht, wie jene vor Beginn der grossen europäischen Vereisungen'. Het gaat in hoofdzaak om sedert het begin van het tertiair goed afgegrensde soorten: 'die Lebermoose seien infolge viel höheren Alters, im Gegensatz zu den viel jüngeren Angiospermen nicht mehr so leicht in der Lage neue Arten zu bilden'.

Het bijzondere van het handboek van Herzog is dat het de hele wereld omvat, terwijl andere onderzoekers zich tot een bepaald gebied (land) beperken. In die zin is het uniek gebleven. Herzog moest nog de opvatting, die ook Von Humboldt huldigde, bestrijden dat mossen door hun kleine sporen zich onbeperkt kunnen verspreiden en er geen wetmatigheden in hun verspreiding te ontdekken valt ('wo nur die klimatischen und edaphischen Standortsbedingungen erfüllt wären, überall regellos auftreten'). Er blijkt juist een grote parallelie tussen de arealen van fanerogamen en bryofyten te bestaan. In de gebieden die veel endemen tellen, geldt dit niet alleen voor de fanerogamen maar evenzeer - zij het in mindere mate - voor de bryofyten. Hij is

trouwens niet alleen geograaf maar heeft, zoals gezegd, tegelijk een sociologische blik. Herzog publiceerde al over 'Die Moosformationen' (in Rübel 1911-1912), en later over mosgemeenschappen in Zuid-Duitsland (Herzog 1943; 1944).

Als een verschil met de fanerogamen ziet Herzog dat mossen meer sociaal zijn en zelden individueel optreden. Eén van de weinige uitzonderingen zijn de soorten van het geslacht *Buxbaumia*. Allorge (1947) is nog pertinenter: 'On a dit très justement que les Mousses et les Hépatiques sont, de tous les végétaux, ceux qui se prêtent le mieux aux études phytogéographiques, le mot de phytogéographie pris à la fois dans le sens d'écologie et dans celui de répartition géographique'.

Herzog volgt de in zijn tijd al gangbare verdeling van de vegetatie in florarijken (onderverdeeld per rijk in provincies en districten). Het verdelen van de wereld in een beperkt aantal gebieden, rijken genaamd, dateert van omstreeks 1850; de Britse ornitholoog Sclater was de eerste die een dergelijke indeling gaf (Ellis 1988, p. 92). Hij geeft een overzicht met per florarijk de daarvoor kenmerkende bryofyten. Zoals gezegd, bleef het bij deze ene mondiale studie en verschenen er verder slechts geografische studies van gebieden en landen. Twee jaar na Herzog publiceert Amann (1928) een bryogeografische studie over Zwitserland. Richards (1932) zegt hiervan: 'Probably the most important contribution yet made to the subject, a rich collection of interesting observations'. Augier betitelt het als 'ouvrage très approfondie'. In 1932 verscheen de succesvolle, door Frans Verdoorn bedachte en geredigeerde bundel 'Manual of bryology'. Gams, Herzog en Richards leverden bijdragen waaruit ik reeds een en ander aanhaalde.

Ecologie en sociologie: wat is een basis-eenheid?

In de loop van de geschiedenis der cryptogamensociologie ontwerpen diverse auteurs een puur ecologisch systeem van habitats (standplaatsen) en daarnaast komen dezelfde of andere auteurs tot een systematiek van gezelschappen uitgaande van de floristische samenstelling. Behalve hierover is er ook een permanente discussie over het definiëren van een sociologische basis-eenheid. Von Humboldt sprak al van associaties, uiteraard binnen de plantenwereld als geheel en niet speciaal met betrekking tot de cryptogamen. Gams, zelf bryoloog en lichenoloog, had in 1918 de term *synusia* ingevoerd. De Hongaarse bryoloog Boros (1968, p. 27) voelt hier wel voor. Hij wil echter van het begrip associatie voor cryptogamengezelschappen niets weten; 'In der Natur gibt es weder eine abgesonderte Moosvegetation, noch eine abgesonderte Rasen- oder Baumvegetation, sondern nur eine einheitliche Pflanzendecke, die sich aus Holzpflanzen, Kräutern, Moosen usw. zusammensetzen kann. Es ist ein verfehltes Unterfangen, *Syntrichietum ruralis* oder *Grimaldietum fragrantis* als Assoziation zu unterscheiden'. Toch moet hij toegeven dat er enkele zuivere mosgroeiingen zijn, zoals in het hooggebergte, in bergbeken, watervallen en aan rivieroeveren. Van *synusiën* zou men nog kunnen spreken met betrekking tot cryptogamen: 'Diese Synusien stellen keinen selbständigen Einheiten der Vegetation dar, sondern bilden mit anderen Pflanzen zusammen Assoziationen'. Zo komt Boros toch weer bij het begrip 'associatie' uit dat voor Braun-Blanquet het uitgangspunt vormde. Toch ziet deze geen kans hier onverkort aan vast te houden, wil hij de diversiteit van de vegetatie niet tekort doen. Hij spreekt in dit verband van *synusia*, maar pas in de tweede en omgewerkte druk van zijn handboek.

“By ‘synusia’ is meant a natural community of species belonging to the same life-form groups and with uniform ecological requirements. A cover of crustose lichens, a pure carpet of moss... are ecological synusiae. In the simplest case the association may coincide with a synusia (fruticose lichen carpet, algal cover)” (1932, 302). Met deze omschrijving komt hij dicht in de buurt van de definitie van Gams uit 1918 die aansluitend bij Lorenz (1858) onder een synusie van de eerste graad verstaat: ‘Gesellschaften von Pflanzen oder Tieren, deren selbständige Komponenten derselben Lebensform angehören’. ‘Ich möchte das Wort Synusie in erster Linie für die abstrakte ökologische Einheit gebraucht wissen, wogegen man jedes einzelne Vorkommen, das eine solche repräsentiert, am besten als Bestand bezeichnet.’ Voor hogere eenheden gebruikt Gams de termen synusiae van de 2e en 3e graad. Het laatste komt in de buurt van het moderne associatiebegrip. Alle eenheden kenmerken zich door dominanten. Gams geeft toe dat door uit te gaan van dominanten heel verschillende synusiae zoals *Seslerietum* of *Molinietum* dezelfde naam krijgen. Tegelijk zet hij zich af tegen het begrip kensoort van Braun-Blanquet in diens studie ‘Les Cévennes méridionales’ (1915). Niet iedere synusie heeft kensoorten, bovendien zijn deze vaak zeldzaam en nogal eens afwezig. Dit leidt tot absurditeiten van een *Montietum* zonder *Montia* (Gams 1918, p. 461).

In het voorgaande maakte ik melding van kwantificerende inventarisaties in de Wallis-monografie van Gams, maar hij is niet de eerste. Wanneer wegen, tellen, karteren of diagrammen tekenen te omslachtig blijkt, worden al veel eerder cijferschalen ontwikkeld. Heer (1835) geeft iedere soort twee cijfers (aantal en sociabiliteit). De Finse bryoloog Ragnar Hult werkte met een schaal van tien cijfers (1877). Het maken van opnamen die in tabellen worden

samengevat is evenmin iets van een latere periode. Toch blijft het veelal nog vaak bij beschrijvingen al is er soms sprake van soortenlijsten. Zelfs bij Allorge (1947) is dit nog steeds zo, al onderscheidt hij wel associaties.

Ontwikkelingen in Nederland

Oudere onderzoekers in Nederland bij wie de fanerogamen-vegetatie voorop staat maar die toch niet aan de cryptogamen voorbij wilden gaan, misten veelal de soortenkennis en deskundigen waren nog schaars. De eerste generatie Nederlandse plantensociologen (W.C. de Leeuw, J. Jeswiet, Th. Weevers, Wouter van Dieren e.a.) had nog te weinig kennis van cryptogamen om deze volwaardig in het onderzoek te kunnen integreren. In 1937 publiceerde Vlieger voor Nederland een overzicht van hogere vegetatie-eenheden. Zelfs bij het *Sphagnion* worden geen mossen genoemd als verbondskensoorten. Bij de *Corynephorretalia* blijft het op orden verbondsniveau bij *Cornicularia aculeata* (= *Coelocaulon aculeatum*) en bij het *Cardamineto-Montion* doen alleen *Brachythecium rivulare* en *Philonotis fontana* mee. Het *Nanocyperion* telt bij Vlieger geen enkele mossen-verbondskensoort. Uiteraard kregen de mossen alle aandacht in Beijerinck's ‘Sphagnum en sphagnetum’ (1934). Hij besteedt ook aandacht aan de sociologie. De achteruitgang en het verdwijnen van de hoogvenen gaat hem zeer ter harte en leidt tot de volgende ontboezeming: het zijn ‘niet herstelbare archieven voor de wetenschap, waaruit toekomstige generaties nog een onbegrensd aantal “waarden”, wellicht de diepst menselijke waarden, hebben op te diepen’. Deze fijne en fijnere levensvormen wijzen ons de weg ‘naar een dieper inzicht in en naar een zekere mate van beheersing der wetten van het Leven’. ‘Hier in de be-

studeering van het Leven, ligt de condition sine qua non, om te kunnen uitgroeien boven het "menschelijke, al te mensche-lijke" en te komen op een hoger niveau'. Het is opvallend hoe geregeld we in floristische en geobotanische geschriften vanaf Von Humboldt uitingen van schoonheidsontroeringen tegenkomen. Een onderzoeker die er reeds naar streefde de mossen zoveel mogelijk in zijn onderzoek te betrekken was E. Meijer Drees in zijn dissertatie over 'De bosvegetatie van de Achterhoek en enkele aangrenzende gebieden' uit 1936.

In het midden van de jaren dertig waren het in Nederland vooral NJN-ers die door hun interesse voor de in Nederland opkomende plantensociologie een nieuwe fase in de Nederlandse geschiedenis der geobotanie en ook voor de sociologie van mossen en lichenen inluiden. Victor Westhoff, Jacques Meltzer en Wim Margadant kunnen hier genoemd worden (zie de bijdrage van Westhoff elders in deze bundel). Voorop stonden de fanerogamen, maar ook bryofyten en lichenen kregen alle aandacht. Dit leidde tot degelijke sociologische studies van Victor Westhoff, Wim Meijer (brakwatervenen in Noord-Holland), Jan Barkman (epifyten) en E. Meijer Drees (zie verder Harmsen 1997). Het geheel mondde uit in een door Victor Westhoff, Johan Dijk en Herman Passchier geredigeerd 'Overzicht der Plantengemeenschappen in Nederland' (1942, 1946). Cryptogamen doen volwaardig mee, ook zoals bij het *Nanocyperion* op verbonds-niveau: *Pohlia annotina*, *Pohlia bulbifera*, *Pohlia grandiflora* en *Riccia glauca*. Verder nog op associatie-niveau: *Fossombronia*-soorten, *Archidium alternifolium* en *Pellia epiphylla*. Tot de kensoorten van het *Ruppion maritimae* worden gerekend de wieren *Enteromorpha intestinalis* (darmwier), *Chara aspera*, *Chara canescens*, *Nitella flexilis* en het blauwwier *Microcoleus chthonoplastes*. Dit overzicht zou in de volgende halve

eeuw door anderen gevolgd worden en Westhoff had hierin al die jaren een leidend aandeel.

Richtingen

De NJN-generatie van plantensociologen gingen geheel te werk volgens opvattingen en methode van de Frans-Zwitserse school van J. Braun-Blanquet, maar in Europa en ook in Nederland waren tevens andere richtingen in de fanerogamen- en cryptogamensociologie actief, die naast en deels tegenover elkaar stonden. In hoeverre de Scandinavische school met haar nadruk op levensvormen en dominanten zich meer leent voor cryptogamensociologie dan de Frans-Zwitserse, hangt ook van het land af. De *Racomitrium lanuginosum*-heiden die zich in het Noord-Atlantische gebied over kilometers uitstrekken, nodigen uit tot een Scandinavische benadering. Westhoff & Meltzer (1940, 1942) zeggen hierover: "In Scandinavië, met zijn regenrijk, gelijkmatig, koud klimaat en vochtige atmosfeer, m.a.w. in een gebied dat arm is aan contrasten en bovendien relatief arm aan soorten, zijn de gezelschappen oecologisch niet scherp begrensd en missen daardoor de kensoorten". Het ontbreken van kensoorten is fundamenteel.

In Nederland werd de mosrijke rietvegetatie van de Krimpenerwaard rond 1930 door Scheygrond & De Vries volgens de Scandinavische methode beschreven. Zij verzekerden zich van de deskundige hulp van W.H. Wachter, die de mossen (*Sphagna*) op naam bracht. Zij onderscheidden 38 eenheden binnen de lage kruidlaag en 26 eenheden binnen de moslaag. Ondertussen staan de Scandinavische en Frans-Zwitserse scholen niet meer zo onverzoenlijk tegenover elkaar. Door de verarming van de flora was het begrip kensoort steeds moeilijker onverkort te handhaven en deed het begrip kencombinatie zijn intrede. Dit

is zeker voor de cryptogamen-sociologie van belang; voortdurend blijft niet alleen het begrip kensoort een discussiepunt, maar dit is ook het geval met opnamen maken volgens de door Braun-Blanquet ontworpen kwantitatieve methoden en vervolgens: kensoorten onderscheiden, associaties opstellen en samenvatten in verbonden, orden en klassen. Menig mosdek bestaat uit slechts één soort. Vooral in Scandinavië en Schotland is dit vaak het geval. Dit komt ook bij de hogere planten voor (bijvoorbeeld door *Ruppia* of *Zostera* gedomineerde gemeenschappen), maar niet in zo'n overheersende mate. Dit kan leiden tot een krampachtig zoeken in een mono-vegetatie naar andere kensoorten of althans naar begeleiders. Een willekeurig voorbeeld vormt *Schistostega osmundacea* met haar unieke oecologie. Gams sprak in 1927 reeds van een *Schistostegetum* zonder dat hier opnamen en tabellen aan te pas kwamen. Herzog komt hier in 1948 op terug in 'Die Mooswelt des Feldberggebietes'. Hertel vraagt zich echter af 'of hier wel van een socion kan worden gesproken (1974, p. 398). 'Schistostega kommt meist in Reinbeständen vor. Andere Moose dringen kaum an die lichtmässig extremen Standorte vor. Oft werden die Aufnahmeflächen zum *Schistostegetum* zu gross gewählt. Es wird dabei nicht berücksichtigt, dass sich in Nischen und Höhlen die Lichtverhältnisse nach aussen zu kontinuierlich ändern. Häufig sind in den Tabellen randlich wachsende Arten enthalten, die an typischen *Schistostega*-Standorten fehlen.' Sommige onderzoekers klagen dat het opstellen van sociologische eenheden bemoeilijkt wordt doordat ze meer glijdende overgangen waarnemen dan cesuren. Van oudsher beschreven onderzoekers de stabiele zonerings van mossen en lichenen in het gebergte, langs beek- en rivieroevers, op boomstammen, die minder last hebben van glijdende overgangen.

Heel anders gaan de aanhangers van de Angelsaksische 'ecology'-school te werk. Zij nemen de analyse der standplaatsfactoren (licht, temperatuur, waterhuishouding, chemische samenstelling van de bodem, gesteente, klimaat) tot uitgangspunt en niet de samenstelling van het vegetatiedek. Toch laat Richards onderlinge relaties tussen de soorten niet buiten beschouwing: 'It is perhaps worth emphasizing that the ecological range of a species as observed in nature is determined by competition with other species, as well as by the physical and chemical factors of the habitat' (Richards 1932, p. 371). Hij lost de problemen die zijn oecologische benadering oplevert op door de onderlinge concurrentie in te lijven bij de oecologische factoren. Zelf spreekt de Angelsaksische school consequent van 'ecologie'. Richards klaagt erover dat over de habitats veel beweerd wordt 'without any experimental support'. Hij laat echter tegelijk zien hoe ingewikkeld en talrijk deze ecologische factoren zijn en hoe moeilijk het is hier een systematiek op te grondvesten. "Exact knowledge of these relations can only be got by studying the effects of varying one factor at a time: in practice however, whether in nature or experiment, one factor hardly ever varies without disturbing some of the others. We cannot therefore be too cautious in attributing a given effect to any particular factor." (Richards 1932, p. 367). "In ecology we are concerned with the relations of individual plants and plant communities to an extremely complex environment, which, for convenience, we analyse into various 'factors'". De noodzaak uit te gaan van een holistische benadering die de vegetatie als uitdrukking van het totale 'environment' opvat, dringt zich hier op. Richards die als grondeenheid van 'stratum' spreekt, neemt van Clements het begrip 'associële' over in zijn onderzoek naar de bryofyten in de bossen van Killarney. Hij onderscheidt in

deze bossen zeven habitats. 'Each habitat is occupied by one or more associules of bryophytes of distinctive floristic composition'. In elke habitat treedt een miniatuur-succesie op die uitloopt op een 'climax associule' (Richards 1938). Associule is min of meer te vergelijken met microcoenose.

In Groot-Brittannië is het Watson die in 1918 begint met sociologische artikelen van lichenen en bryofyten te publiceren. Hij onderzoekt uiteenlopende biotopen: duinen, kalkgraslanden, bergtoppen en moerassen (Hawksworth & Seaward 1977, p. 29,165). Tansley (1937) integreerde de veldwaarnemingen van Watson in zijn grote boek over de vegetatie van de Britse eilanden.

Toch drong de Frans-Zwitserse en Scandinavische school ook in Engeland door. Pioniers van een vegetatiekundige benadering waren rond 1900 de gebroeders R. en W.G. Smith, maar zij werden vergeten (Westhoff & Schaminée 1999). Misschien heeft hierbij een rol gespeeld dat het om Schotten ging. Later ging Poore (1955) hier in zeer kritische theoretische verhandelingen uitvoerig op in, maar ontdekte in beide werkwijzen toch positieve elementen: 'The combination of the methods of various schools which I have adopted results from an attempt to rationalize and examine critically the technique of the Braun-Blanquet school. The application of this revised version to a field problem leads inevitably to a conception of the problems of vegetational classification, which diverges from Braun-Blanquet's'. Hij bedreef vervolgens op basis hiervan in een aangepaste vorm veldonderzoek in de Scottish Highlands. Zijn leerlingen McVean en Ratcliffe hebben dit onderzoek afgerond, wat resulteerde in de prachtige monografie van de mos- en lichenrijke plantengemeenschappen van de Schotse hooglanden (1962). Zij gaan uit van het begrip *nodum* van Poore, gedefinieerd als 'an abstract vegetation unit of

any category. Where nodes have shown sufficient indication of homogeneity and organisation they have been raised to the status of an ASSOCIATION'. De werkwijze doet een aanhanger van de Frans-Zwitserse school vertrouwd aan. Misschien hebben Britse botanici een voorkeur voor floristiek en taxonomie boven de vegetatiekunde. Dit kan verband houden met de Angelsaksische filosofische traditie van het empirisme en atomisme. De continentale traditie van het rationalisme en sterk synthetisch denken wordt als dogmatisch ervaren. Niettemin kent Engeland, behalve het genoemde handboek van Tansley, inmiddels ook een overzicht van de plantengemeenschappen van de hand van John Rodwell (1990-1999).

Rol en plaats van Barkman

Een mijlpaal in het onderzoek van de vegetatie van bryofyten, lichenen en algen vormt het magistrale werk van Jan Barkman over de fytociologie en oecologie van cryptogame epifyten (1958). Het verschijnt dertig jaar na het klassieke overzicht van de epifytenvegetatie in Zwitserland van de hand van Fritz Ochsner-Christen (1928) en overtreft het in verschillende opzichten. Nu is boomschors bij uitstek geschikt voor een aparte cryptogamensociologie. Niet alleen vond Barkman 21 nieuwe soorten voor Nederland, van de 96 associaties die hij behandelt zijn er 43 nieuw. Dit boek is mede van betekenis doordat het de begripsvorming en de methodologische problemen (synusie, microgemeenschap, verhouding tussen forofyt en epifyt) systematisch analyseert. Barkman plaatst de forofyt binnen de vegetatie waar deze deel van uitmaakt. Er bestonden tegenstrijdige meningen ter verklaring van de verschillen in de epifytenbegroeiing tussen de forofyten onderling. Deze werden meestal toegeschreven aan fysische factoren. Bark-

man toont echter aan dat chemische factoren de doorslag geven. Van grote betekenis is zijn studie van het microklimaat, onmisbaar als grondslag van de cryptogamen-sociologie. Barkman houdt rekening met de gastheer-amplitudo en gastheer-voorkeur. "Zijn behandeling van dit zo interessante probleem van het geografisch variëren der amplitudines levert ook voor de oecologie der terrestrische vegetatie allerlei nieuwe gezichtspunten op. Hetzelfde geldt voor de beschouwing van het geografisch variëren van de rangorde der milieufactoren in hun betekenis voor de epiphyt" (Westhoff 1958).

Barkman deed jarenlang ook onderzoek naar jeneverbesstruwelen. Het bijzondere voor Nederland van dit onderzoek was dat hierbij alle met het blote oog zichtbare cryptogamen, inclusief de macro-fungi betrokken werden. Het onderzoek leidt ook tot een verdere uitwerking van theorie en methode. Het synusia-begrip verfijnt Barkman, aanknopend bij het synusia-begrip van Gams (1918). Hij brengt onderscheidingen aan binnen het *Dicrano-Juniperetum* en komt tot 52 synusiae, waarvan 41 terrestrische. Deze laatste zijn te verenigen tot twaalf microgezelschappen en deze weer tot vijf milieutypen (Barkman 1970). In zijn behoefte zo dicht bij de empirisch gegeven vegetatie te blijven wil hij elk heterogeen element binnen de proefvlakte registreren. De synusiae zijn niet allemaal afhankelijk van één associatie. Barkman houdt niettemin vast aan het klassieke systeem van fytoceosen maar "daarnaast dienen wij waar mogelijk, synusiae te onderscheiden en deze tot een eigen hiërarchisch systeem te verenigen. Door verwijzingen over en weer in de beide systemen kan aangegeven worden waar verbindingen voorkomen tussen eenheden van de twee systemen". Barkman stelt "als parallelle eenheden van orde en klasse de begrippen *ordulus* en *clasicula* voor als de hogere eenheden der

synusiae" (Barkman 1970, p. 102). De vraag in hoeverre een dergelijk dubbel systeem hanteerbaar is, laat ik rusten.

Annelies Jansen deed vanuit het Biologisch station Wijster onder leiding van Barkman onderzoek naar de fyto- en mycosociologie van zure eikenbossen in Noord-oost-Nederland en promoveerde hierop in 1981. Eef Arnolds publiceerde tien jaar later over gemeenschappen van macrofungi (Arnolds 1981, 1992; Ozinga & Baar 1997).

Kees den Hartog, fucoloog, en die in 1958 *Schistidium maritimum* tussen de rijke lichenenflora op de basaltheelling van de haven van West-Terschelling ontdekte, onderscheidde - gerekend vanaf de hoogwaterlijn - vier zones, gekenmerkt door respectievelijk *Verrucaria maura* (zwart), *Caloplaca marina* (geel), *Xanthoria parietina* (geel) en *Ramalina siliquosa* (grijs). De genoemde mossoort kwam alleen in de *Xanthoria*-zone voor (Den Hartog 1959). Den Hartog heeft op het gebied van de syn-fucologie pionierswerk verricht. Op zichzelf kregen kregen zeewieren reeds langer aandacht. In het tweede deel van de 'Flora van Noord-Nederland' (1840) van H.C. van Hall had F. Miquel de wieren, inclusief de zoetwaterwieren, voor zijn rekening genomen en daarvan een zo volledig mogelijk overzicht gegeven, maar van een sociologische beschouwingwijze is nog geen sprake. Dat is volgens Den Hartog wel het geval in het onderzoek van F.R. Kjellman 'Ueber die Algenvegetation der Murmanschen Meeres an der Küste Nowaja Zemlja und Waigatsch' (1878). Den Hartog gaat kwantitatief en tabellarisch te werk. Hij behandelt in zijn dissertatie 'The epilithic algal communities occurring along the coast of the Netherlands' een achttal formaties en ruim dertig associaties. In enkele komen ook lichenen voor. Hij noemt een *Verrucarietum maura* en een *Hildenbrandtieto-Verrucarietum mucosae*. Wan-

neer dat pas geeft, neemt hij wieren en lichenen samen op.

Hoewel het in dit artikel om de zichtbare vegetatie gaat, dienen we toch te bedenken dat er allerlei - niet met het blote oog waarneembare - vormen van parasitisme, symbiose en neutraal samenleven bestaan tussen enerzijds fungi en mossen en vooral korstmossen anderzijds. Reeds rond 1850 constateerden Karl Gottsche en anderen de aanwezigheid van myceliumdraden in bladen levermossen. Een levendige discussie ontstond over de vraag van welke aard dit contact was: neutraal, symbiotisch of parasitair? Gustave Nicolas, bryoloog, mycoloog en fysioloog, die zelf onderzoek hiernaar deed, geeft een overzicht van het onderzoek en de discussie in 'Association des bryophytes avec d'autres organismes'. (in Verdoorn 1932, p. 115) en maakt ook melding van de bijdrage van onze landgenoot Garjeanne. Zoals uit dit overzicht blijkt zijn de auteurs vrijwel allemaal veldbotanici en amateurs die voor het moeizame laboratoriumwerk niet uitgerust zijn. Het blijft in het gunstigste geval bij wat metingen in het veld.

De plaats van een aparte cryptogamen-sociologie

Welke plaats is er voor een aparte cryptogamen-sociologie binnen de plantensociologie? Wanneer we de cryptogamen-sociologie beperken tot die plantengemeenschappen waarin de fanerogamen geheel ontbreken, dan is de afgrenzing duidelijk. Dit is echter slechts in beperkte mate het geval. Zo ontbreken in door mossen gedomineerde mosgemeenschappen als het *Erico-Sphagnion magellanici*, het *Phleo-Tortuletum ruraliformis* of het *Philonotido-Montietum* de fanerogamen niet, en deze verbonden en associaties zijn dan ook in de planten-overzichten opgenomen. Klassieke studies als van Maas (1959) over

brongemeenschappen en van Segal (1969) over muren volgen de opvatting dat vaatplanten en cryptogamen gezamenlijk dienen te worden bestudeerd en niet gescheiden in afzonderlijke classificatiesystemen.

Een goed voorbeeld van de integratie van cryptogamen (mossen, lichenen, paddestoelen, maar zonder de zeewieren) vormt het reeds genoemde standaardwerk over de plantengroei van de Waddeneilanden van Westhoff & Van Oosten (1991). Bovendien zijn hier geografie en sociologie vervlochten. Het blijft niet bij synsystematiek en tabellen maar de gemeenschappen beschrijven de auteurs in de beste traditie van Jac. P. Thijssse uitgebreid en beeldend en het wemelt van scherpe waarnemingen.

Recente studies van Ab Masselink en Eddy Weeda gaan in op de vraag of met betrekking tot specifieke onderzoek van een aparte licheno- respectievelijk bryosociologie gesproken kan worden. Na een veeljarig onderzoek naar het *Spergulo-Corynephoretum*, dat in bepaalde ontwikkelingsstadia een dominantie van lichenen en bryofyten kent, wijst Masselink (1994) voor deze vegetatie aparte lichenen-associaties af. Klement (1955) onderscheidt deze wel en spreekt van een *Cladonietum dstrictae*. Het verschil tussen licheengemeenschappen en lichenrijk *Corynephoretum* is volgens Masselink het verschil in dominantie van bepaalde lichenesoorten en in een verminderde presentie van kruid- en grasachtige soorten. 'De floristische verschillen zijn dus gering.' 'de licheengemeenschappen, zoals Klement deze beschrijft, zijn dan ook taxocoenosen, waaruit fanerogamen en mossen bewust zijn weggelaten'! Masselink ziet geen enkele reden deze lichenrijke doordringingen niet in het *Spergulo-Corynephoretum* onder te brengen en lichenen als kentaxa hiervan te accepteren.

Krasser nog drukt Eddy Weeda (1994) zich uit in zijn gedetailleerde onderzoek

naar het *Pellio-Conocephaletum* (beschreven door Maas in 1959). Alleen door de vaatplanten bewust te negeren, zoals Von Hübschmann volgens hem doet, ontstaat er een pure mossengemeenschap: 'Het resultaat is dat op ontoelaatbare wijze het mes wordt gezet in de natuur: delen van de vegetatie die samen voorkomen en elkaar beïnvloeden, worden op louter plantensystematische gronden los van elkaar behandeld'. Weeda wijst op *Arabis hirsuta* die in de moskussens van het *Tortello-Bryoerythrophyllum* een optimaal kiemingsmilieu vindt. Ook voor *Sagina nodosa* is dit een geschikte biotoop. 'Deze aspecten van de oecologie van deze vaatplanten worden met de mossen van tafel geveegd bij een boedelscheiding tussen terrestrische mossen- en vaatplantengemeenschappen'. Pure terrestrische mossengemeenschappen zijn schaars.

Bij de epifyten gaat het in Nederland vrijwel uitsluitend om cryptogamen en dan levert deze afgrenzing geen probleem op. Bij de epiliten ligt dit al direct anders zoals het proefschrift van Segal (1969) laat zien. In zijn classificatie van de vegetatie van verticale muren, overgenomen in Westhoff & Den Held (1969), gaat hij uit van de fanerogamen, al beschouwt hij *Tortula muralis* en *Rhynchostegium murale* kentaxa van de *Tortulo-Cymbalarietalia*.

In 1957 polemiseren Tüxen en zijn trouwe medewerker Von Hübschmann, samen met de te hulp geroepen mycosocioloog Walter Pirk, met onder andere Klement over de plaats van de cryptogamensoecologie: 'Klement scheint flechtenreiche *Corynephorus*-, *Erica tetralix*-, *Calluna*-, *Empetrum nigrum*-, *Vaccinium*- und *Pinus silvestris*-Gesellschaften für Gesellschaftsmosaïke oder gar "Assoziationsgemische" zu halten'.

Het driemanschap wijst deze gedachte volledig af. Zo zou 'eine analytische Zersplitterung der Vegetation entstehen,

welche die Auffassung der meisten Vegetationsbestände als soziologische Einheiten unmöglich machen müsste'. Alle vegetatie-eenheden zijn in het ene syntaxonomische fanerogamensysteem van Braun-Blanquet in te passen. Dit geldt ook voor de pure mos-, lichenen-, fungi en wierenvegetaties. Zij eindigen hun discussie met de passage: "Eigene selbständige algen-, pilz-, flechten- oder moossoziologische Systeme unter Herauslösung dieser Sippen-Gruppen aus der übrigen Vegetation aufstellen zu wollen, würde ebenso zu einer unnatürliche Aufspaltung der gesamten Vegetation führen wie die Vernachlässigung der Kryptogamen in Phanerogamen-Gesellschaften ihre Kenntnis unvollständig bleiben liesse."

Mossen en lichenen

De onderlinge verhouding tussen bryofyten en lichenen is, zoals bekend, allerminst vriendschappelijk. In de successie overwoekeren de lichenen de bryofyten, zo stelt Gams (1932) vast. 'Both in epipetric, epixylic and bryochamaephytic successions, mosses often become suppressed by lichens (*Ochrolechia*, *Icmadophila*, *Diploschistes*, *Cladonia*, *Parmelia*, *Lepetogium* etc.), later by vascular plants.'

Warming (1895) en Clements (1905) spreken van een successie-wet als hadden zij die bedacht. Gams vindt dit gewichtigdoenerij, want reeds Willdenow (1818) en Schimper (1857) hadden deze opeenvolging uiteraard opgemerkt en beschreven, maar hadden geen behoefte daar een wet van te maken. Richards schrijft: 'There is some evidence that the suppression of mosses by lichens is an active, parasitic process.' (1932, p. 392). Toch komt terrestrisch ook wel eens het omgekeerde voor. Rita Ketner-Oostra stelt aan de hand van permanente kwadraten in het *Violo-Corynephorum* vast dat de agressieve nieuwkomer *Campylopus introflexus* geleidelijk

aan de plaats van de lichenen inneemt. Misschien speelt ook lucht-vervuiling hierbij een rol (Ketner-Oostra 1998). In het begin citeerden wij Linnaeus die op rotsen lichenen als pioniers beschouwde die door mossen verdrongen werden (en deze vervolgens door fanerogamen). Dezelfde mening is Klement toegegaan: "Während die xerischen Assoziationen Dauergesellschaften repräsentieren, führen Vereine im hygrischen Mikroklima meist nur ein ephemeres Dasein, weil sie in der Regel durch Moosgesellschaften abgelöst werden, die ihrerseits wieder vielfach das Keimbett für Phanerogamengesellschaften sind" (Klement 1955, p. 23). Tevens komt het voor dat levermossen zoals *Frullania* of minuscule *Lejeuneaceae* zich weer op lichenen nestelen zonder dat deze daar schade van ondervinden. Een van oudsher en bij herhaling aangehaald voorbeeld van agressief optreden van mossen vormen de Sphagnum-lagen, waarin hele bossen verstikken en verdwijnen.

Synsystematiek

Het is gebruikelijk mossen en lichenen elk in een aparte synsystematiek onder te brengen. Barkman doet dit voor de epifyten en onderscheidt in de synsystematiek aparte algen-, lichenen- en bryofyten-associaties. Ook Gams, Poelt, Watson en Drehwald verenigden net als Barkman in hun persoon bryologie, lichenologie en nog veel meer. Meestal is tegenwoordig sprake van aparte beoefenaren, al zijn ook Nederlandse lichenologen vaak als bryologen begonnen.

In Duitsland is op het terrein van de lichenosociologie het nodige gedaan. Oscar Klement publiceerde als eerste een overzicht (1955). In het voorgaande werden over dit overzicht enkele negatieve opmerkingen gemaakt, maar de grote lichenenkenner Volkmar Wirth noemde het een 'bahnbrechend' werk dat dat de lichenosociologie

nieuwe impulsen gaf (Wirth 1972, p. 85). Zoals het woord zegt zou een prodomus een voorloper moeten zijn van een meer definitief overzicht. Klement (1897) was een leerling van Josef Anders. Als Sudeten-Duitser werd hij in 1945 gedwongen om Tsjechoslowakije te verlaten. Zijn herbarium (20.000 nummers) en bibliotheek moest hij achterlaten. Hij bracht de moed op om opnieuw te beginnen. Zijn prodomus wordt voorafgegaan door een uitvoerige inleiding over theoretische en methodische kwesties. Hij sluit aan bij de werkwijze van Braun-Blanquet, stelt echter vast dat de meeste publicaties op dit gebied blijven steken in de 'soziologische Statistik'. Maar "eine wirklich soziologisch-systematische Anordnung, die sich auf die Ursachen der Bildung von Flechtengesellschaften stützt, wird, wenn überhaupt, erst dann möglich sein, wenn alle Faktorenkomplexe, die eine Gesellschaftsbildung auslösen, mit dem Rüstzeug modernster Messtechnik geklärt; wenn die Areale der gesellschaftsbildende Flechten bekannt und die inneren Kräfte der Plastizität weit verbreiteter Lichenen im Lichte einer phylogenetisch ausgerichteten Artensystematik untersucht sein werden".

Ondertussen is sedert het verschijnen van de prodomus van Klement alweer veel op dit gebied gepubliceerd. Volkmar Wirth promoveerde op 'Die Silikatflechten-Gemeinschaften im ausseralpinen Zentraleuropa' (1972). Zijn dissertatie bevat een lange methodologische en oecologische inleiding. Hij besteedt veel aandacht aan de opnametechniek en de mindere of meerdere mate van heterogeniteit van de proefvlakten, want een vegetatie is nooit homogeen. "Eine objektive, blind statistische Flächenwahl ist wohl kaum möglich". Beslissend bij het kiezen van een proefvlakte zijn ervaring en de kwaliteit van de sociologische blik (Wirth 1998, p. 99). Wirth vermeldt in 'Die Flechten Baden-

Württembergs' (1995) bij elke soort het lichenengezelschap waarin deze soort zijns inziens thuishoort. Terwijl de aandacht van de meeste lichenosociologen vooral naar epiliten en epifyten uitging, hield Suzanne Paus zich bezig met 'Die Erdflechtenvegetation Nordwestdeutschlands und einiger Randgebiete' (1997) en besteedde daarbij vooral aandacht aan de chemie. De lichen-chemie heeft een krachtige ontwikkeling doorgemaakt. Tot in de sporen worden voor het determineren belangrijke chemische verbindingen vastgesteld. "An hand des gewonnenen Datenmaterials kann die Korrelation chemischer Variation mit ökologischen, biogeographischen und soziologischen Parametern überprüft werden" (Paus 1997, p. 5). In weinig onderzoekingen is dit tot dusverre gebeurd: "Vegetationskundliche Untersuchungen unter besonderer Berücksichtigung des aktuellen Kenntnisstandes der Chemotaxonomie der Erdflechten gibt es aufgrund des damit verbundenen methodischen Aufwandes bislang nur wenige". Geen terrein voor amateurs. Paus sluit zich aan bij de methode van Braun-Blanquet en gaat uit, in het voetspoor van Barkman, van taxocoenosen. Fanerogamen, mossen en algen worden in de analyse betrokken. De lichenen die binnen de fytocoenosen een afhankelijke positie innemen, noemt Paus synusies. O. Wilmanns omschrijft deze als "ökologisch und morphologisch einander nahestehende Artengruppierung, die unter annähernd gleichen kleinstandörtlichen Bedingungen innerhalb von Phytozönosen lebt". Na Klement stelde Uwe Drehwald (1993) recent een overzicht van de synsystematiek van lichenen samen. Drehwald gaat daarbij kritisch te werk. Hij wijst het synusie-concept van Barkman af en spreekt van associaties die hoogstens voor een klein deel afhankelijk zijn van fanerogamen-associaties en die zich niet tot één bostype beperken. Verder meent Drehwald, die behalve lichenoloog

ook een uitstekende bryoloog is, dat de verwantschap tussen terrestrische mossen en lichenengezelschappen zeer groot is: "Insbesondere die an *Cladonien* reichen Gesellschaften auf trockenen Sandböden und auf morschem Holz, die Gesellschaften trockener, kalk- und basenreicher Böden wiesen so starke floristische Gemeinsamkeiten zu den verwandten Moosgesellschaften auf, dass eine Trennung auf Klassenebene nicht sinnvoll erscheint". De starre scheiding bij Klement is bij genoemde vegetatietypen niet vol te houden. Daar Klement in zijn opnamen nooit van mossen melding maakt, ontstaat een vervalst beeld. Bij de *Frullanio dilatatae-Leucodontetea sciurooides*-klasse en de daaronder ressorterende *Orthotrichetalia*-orde brengt hij het *Lobarion* onder. Bij de *Cladonio-Lepidozietea*-klasse en de hieronder ressorterende *Lophocoleetalia heterophyllae*-orde brengt hij het verbond *Cladonion coniocraea* onder. Onder de *Ceratodonto-Polytrichetea piliferi* valt de orde van de *Peltigretalia*. Zo krijgt Drehwald een natuurlijker geheel, waarin de bryo- en lichenosociologie niet meer gescheiden zijn.

De lichenologen in Nederland zijn voorlopig voornamelijk floristisch georiënteerd. Wel bedreven Fred Daniels en Marijke Creveld lichenosociologie in respectievelijk Groenland en Zuid-Noorwegen. De dissertatie van Creveld over 'Epilithic lichen communities in the alpine zone of southern Norway' (1981) laat zien hoeveel gecompliceerder de lichenensociologie is dan de bryosociologie. Ze vond in de door haar nieuw onderscheiden alpiene epiliten-associaties een aantal nieuwe lichenen die uitgebreid chemisch onderzocht en beschreven dienden te worden. Het is een terrein waarop nog veel te ontdekken valt. Voor een Nederlandse prodromus bestaan geen plannen.

Vergeleken met de lichenen is de synsystematiek van de bryofyten wel wat een-

voudiger. Laat ik in dit verband eerst melding maken van de 'Flore des bryophytes; Morphologie, anatomie, biologie, écologie, distribution géographique' (1966) van Jean Augier. Hij wijdt niet alleen een afzonderlijk stuk aan 'Ecologie en biogéographie des bryophytes' maar geeft bij elk mos een opsomming van de taxa die in het gezelschap van de desbetreffende soort groeien. Een soort mini-opname of zelfs een samenvattende mini-tabel. Augier bevond zich in een riante positie want als de soort alléén voorkwam dan was dat zo en hoefde hij als niet-socioloog niet krampachtig op zoek naar een tweede kensoort of begeleiders. Bij zijn flora sluit aan P. Störmer, Mosses with a western and southern distribution in Norway (1969) die de mosvegetatie waarin de behandelde mossen voorkomen uitgebreid beschrijft.

Alex von Hübschmann deed wat Klement voor de lichenen gedaan had, dertig jaar later voor de bryofyten. Er was reeds het nodige gedaan op dit terrein. Ik noem slechts Ludwig Neumayr en Eduard Hertel die gebiedsmonografieën van Beieren publiceerden in respectievelijk 1971 en 1974. De meest productieve bryosocioloog was echter R. Marstaller die vanaf 1969 op een breed terrein meer dan twintig studies in vaktijdschriften van de voormalige DDR publiceerde, maar niet de behoefte had deze in een overzicht samen te vatten. Von Hübschmann deed dit wel in 1993 in zijn *Prodromus der Moosgesellschaften Zentraleuropas* (1986). Hij had gewerkt onder Reinhold Tüxen, directeur van de Zentralstelle für Vegetationskartierung des Reiches. Tüxen vond dat er aandacht moest zijn voor mossen en dat deze in het vegetatieonderzoek een plaats verdienden. Om dit zijn medewerkers bij te brengen liet hij regelmatig cellofaan-zakjes met mooie exemplaren van gedetermineerde mossen op het instituut circuleren. Reeds in 1950 publiceerde Von Hübschmann het *Grimmio-*

Tortuletum muralis, een niet bestaande associatie: want zoals Harmsen al in 1942 had aangetoond, sluiten *Grimmia pulvinata* en *Tortula muralis* elkaar oecologisch uit en in 1969 sloot Segal zich bij deze opvatting aan. Von Hübschmann (1986, p. 186, 230) bleef echter bij zijn mening. Van de theorie maakt Von Hübschmann niet veel werk. Hij verwijst naar Braun-Blanquet en naar de methodische verhandelingen van Hertel en Neumayr in hun synsystematische gebiedsmonografieën. Wel geeft hij een gangbare definitie van een mosassociatie: "Als Grundeinheit in der Bryosozioologie wird die Assoziation oder auch Microassoziation (Union) bezeichnet, eine Moosseinheit mit einer kennzeichnenden Artenkombination, mit eigenen Kenn- und Trennarten (= Charakter- und Differentialarten, die sich von den benachbarten oder verwandten Gesellschaften) unterscheiden, mit einem eigenen Mikroklima". Het overzicht van Von Hübschmann is zeer informatief maar doet hier en daar wat geforceerd aan. De behoefte om een vegetatie-eenheid te benoemen, en daar de eigen naam en een jaartal achter te zetten, is blijkbaar groot. Sommige mosgemeenschappen bestaan nu eenmaal uit één soort en dan doen bryosociologen alles om een proefvlakte zo te kiezen dat er andere soorten onder vallen. Von Hübschmann verwijst Neumayr naar aanleiding van het *Buxbaumietum aphyllae* 'unzulänglich abgegrenzte Flächen für seine Vegetationsaufnahmen genommen zu haben, denn er nennt aus seinen Flächen mit hoher Menge reine Waldbodenmoose wie *Dicranum scoparium* und *D. rugosum*, *Hypnum cupressiforme*, *Polytrichum formosum*, ja sogar *Pleurozium schreberi* und *Ptilidium ciliare* mit Mengenangaben von 3.3, 4.4. Wo soll die zierliche *Buxbaumia aphylla* darin noch Platz finden?' (p. 84) Toch ziet ook Von Hübschmann zelf kans diverse mosvegetaties van één soort met andere soorten uit te breiden zoals bij *Splachnum-*

vegetaties en hier zelfs een verbond, orde en klasse aan toe te voegen. Hetzelfde geldt in het overzicht van Von Hübschmann voor *Funaria hygrometrica* en *Seligeria*-begroeiingen met een heel specifieke oecologie. De *Schistidium maritimum* omringende *Ramalina*'s worden genegeerd. Dit is niet altijd het geval. In terres-trische vegetaties figureert *Cladonia co-niocraea* in zijn tabellen. *Solorina saccata* brengt het bij hem zelfs tot verbonds-kensoort van het *Ctenidium mollusci* en *Ne-phroma laevigatum* van het *Antitrichietum curtispendulae* met *Graphis scripta* en *Cladonia chlorophaea* als begeleiders.

Het bleef niet bij het overzicht van Von Hübschmann. In 1991 verscheen 'Zur Syntaxonomie und Synsystematik der Niedersächsischen Moosgesellschaften' van Uwe Drehwald, die twee jaren later hetzelfde voor de lichenen van dit gebied zou doen.

In Nederland werken Henk Siebel en Klaas van Dort aan een overzicht van mossengemeenschappen (bryosociologie). Zij sluiten daarbij vegetaties uit waarin fanerofyten voorkomen en ook door mossen gedomineerde begroeiingen zoals het *Pellio-Conocephaletum*. De door mossen gedomineerde *Scheuchzeretea* en *Montio-Cardaminetea* vallen ook buiten hun overzicht. Het gaat om de extreme, slechts door mossen bewoonde milieus op steen, schors of hout en pioniersbegroeiingen op steilkantjes en kale bodem. Zij zien af van het synusia-concept van Barkman en vatten de mossengemeenschappen op als microgemeenschappen of als zelfstandige gemeenschappen zonder vaatplanten. "Methodologisch zijn de nodige problemen te verwachten, gezien het vaak geringe aantal karakteristieke mossoorten in mossengemeenschappen, vooral op extreme standplaatsen" (Van Dort & Siebel 1995).

In de traditie van de plantensociologische overzichten van 1942, 1946 en 1969 verscheen een vijfdelig, gedegen over-

zichtswerk *De Vegetatie van Nederland* (1995-1999) onder redactie van Joop Schaminée, Anton Stortelder, Eddy Weeda en Victor Westhoff. Methodisch nieuw is dat de traditionele band tussen sociologie en synoecologie in theorie radikaal doorsneden wordt. De eerste discipline definiëren Schaminée en Stortelder (1996, p. 41-43) als een object-wetenschap en de tweede als een van de relatie-wetenschappen (in dit geval de relatie tussen vegetatie en synoecologie). Ik laat de problemen rusten die deze scheiding met zich meebrengt.

Aan mossen en lichenen besteedt de 'Vegetatie van Nederland' op een geïntegreerde wijze uitgebreid aandacht. Niet alleen wanneer zij een dominante plaats innemen zoals in het *Pellio-Conocephaletum*, *Spergulo-Corynephoretum*, *Violo-Corynephoretum* en *Tortello-Bryoerythrophyllletum*, maar ook in het *Nanocyperion flavescens* en *Saginion maritimae* krijgen zij dezelfde aandacht als de fanerogamen.

Zo wordt de rangorde van milieufactoren in verband gebracht met de syntaxonomische hiërarchie van lichenengemeenschappen (deel I, p. 231). Associaties van mossen en lichenen op bomen die nog wel een plaats kregen in Westhoff & Den Held (1969) zijn echter niet opgenomen. Wat de *Characeae* betreft, worden in het overzicht van 1969 de traditie volgend wel een klasse *Charetea* en orde *Charetalia* vermeld, maar de slechts met hun naam vermelde associaties hadden nog een voorlopige status. Veel meer dan *Chara*- en *Nitella*-soorten tellen dergelijke begroeiingen niet. In deel II van de 'Vegetatie van Nederland' (1995) zijn de lacunes opgevuld. Evenals Westhoff & De Held constateren de auteurs dat deze 'begroeiingen grotendeels of geheel zijn opgebouwd uit kranswieren' hetgeen zij met tabellen toelichten. Er wordt een aantal associaties onderscheiden, maar die zijn onder-tussen door menselijk ingrijpen aan het

verdwijnen, ofschoon recentelijk van een herstel sprake is.

Aan de zeevieren gaat de 'Vegetatie van Nederland' voorbij, althans waar het een uitvoerige behandeling van de desbetreffende gemeenschappen betreft. Wel komt bij de behandeling van de kweldergemeenschappen de betekenis van de algen in deze vegetatie uitvoerig aan de orde.

The march of progress

Een deel van het onderzoek van de laatste decennia vloeit helaas voort uit the 'march of progress' zoals hepaticoloog Rudolf Schuster dit bij ieder verdwijnend levermos cynisch noemt. De achteruitgang van de natuur en de vervuiling van het milieu trokken al vroeg de aandacht, maar gaven vooral de laatste decennia aan de cryptogamen-sociologie een krachtige impuls. L.H. Grindon merkte in 'The flora of Manchester' (1859) reeds op over lichenen: "the quantity has been much lessened of late years through the cutting down of old woods and the influx of factory smoke, which appears to be singularly prejudicial to these lovers of pure atmosphere" (Ahmadjian & Hale 1973, p. 444). Sernander sprak in 1912 van epifytenwoestijnen en voor ons land deed Anton Garjeanne dit als eerste in 1937. Hawkworth verrichtte onderzoek in Groot-Brittannië naar 'pollution'. In Nederland was het Barkman die na de publicatie van zijn onderzoek naar epifytenwoestijnen in Belgisch Limburg (1963) aansluitend op het Europese congres over luchtvervuiling (1968) een groot-scheeps onderzoek organiseerde. Toke de Wit promoveerde op deze lichenen-inventarisatie. Henk Greven ging meer sociologisch te werk in zijn dissertatie 'Changes in the Dutch Bryophyte Flora' (1992). Hij zette het onderzoek van Barkman uit 1958 vergelijkenderwijs voort maar betrok hier ook bunkers, rieten daken en bosbodems

bij.

De slotconclusie van dit summiere overzicht, dat ik te zijner tijd hoop uit te werken, luidt dat sedert de jaren vijftig steeds meer publicaties verschijnen op het terrein van de cryptogamen-sociologie. Vrijwel alle onderzoekers volgen daarbij de opvattingen van Braun-Blanquet, zij het soms in een aangepaste vorm. Het streven zou moeten zijn om de cryptogamen zoveel mogelijk te integreren in het geobotanische onderzoek. De pogingen deze in een apart systematiek samen te vatten zijn echter nog in volle gang. Waartoe dit leidt moeten we afwachten.

On the history of the bryosociology and lichenosociology

The history of bryosociology and lichenosociology in the Netherlands is described and interpreted within a European context. In the beginning geography, sociology and ecology were strongly interwoven, but in course of time these fields of study have evolved into individual specialisms. Going back to the writings of botanists like Linnaeus and Von Humboldt, the work of leading researchers like Herzog, Müller, and Gams has been placed in a historical context. In the Netherlands, the thesis of Jan Barkman of 1958 is considered as a milestone. Apart from these historical considerations, much attention is paid to various methodological aspects. A reserved position has been taken with regard to the classification of bryophyte-determined or bryophyte-dominated communities as independent vegetation types (with their own syntaxonomy); as far as possible, they should be studied within the framework of 'classic' syntaxa, which should be based on both the occurrence of vascular plants and bryophytes.

Gereferende literatuur

- Ahmadjian, V. & M.E. Hale (1973). The lichens. Academic Press, New York, 691 pp.
- Allorge, P. (1947). Essai de bryogéographie de la péninsule ibérique. Echevalier, Parijs, 114 pp.
- Amann, J. (1928). Bryogéographie de la Suisse.
- Arnolds, E. (1981). Ecology and coenology of macrofungi in grasslands and moist heathlands in Drenthe, the Netherlands. Dissertatie Rijksuniversiteit Utrecht.
- Arnolds, E. (1992). The analysis and classification of fungal communities with special reference tot macrofungi. In: W. Winterhof (red.), Fungi in vegetation science, pp. 7-47.
- Augier, J. (1966). Ecologie et biogéographie des bryophytes. Flore des bryophytes.
- Barkman, J.J. (1969). Epifytengemeenschappen. In: V. Westhoff & A.J. den Held, Plantengemeenschappen in Nederland. Thieme, Zutphen, pp. 272-286.
- Barkman, J.J. (1958). Phytosociology and ecology of cryptogamic epiphytes: including a taxonomic survey and description of their vegetation units in Europe. Van Gorcum, Assen, 628 pp.
- Barkman, J.J. (1963). De epifyten-flora en -vegetatie van Midden-Limburg (België). Amsterdam, 46 pp.
- Barkman, J.J. (1970). Enige nieuwe aspecten inzake het probleem van synusiae en microgezelschappen. Mededeling Biologisch Station Wijster 152.
- Barkman, J.J. (1973). Synusial approaches to Classification. In: R.H. Whittaker (red.), Ordination and Classification of Plant Communities. Handbook of vegetation science 5, pp. 111-166.
- Beijerinck, W. (1934). Sphagnum en Sphagnetum. Bijdrage tot de kennis der Nederlandsche veenmossen naar hun bouw, levenswijze, verwantschap en verspreiding. Nederlandsch Biologisch Station 6. Amsterdam/Batavia/Paramaribo, 116 pp.
- Boros, A. (1968). Bryogeography und Bryoflora Ungarns. Budapest, 466 pp.
- Braun-Blanquet, J. (1932). Plantsociology. The study of plant communities. New York, 439 pp.
- Clauzade, G. & Y. Rondon (1959). Aperçu sur la végétation lichénique alpine dans la région du Lautaret et du Galibier. Revue Bryol. et Lich. 28: 361-399.
- Clements, F.E. (1916). Plant succession. An analysis of the development of vegetation. Washington, 512 pp.
- Dort, K.W. van & H.N. Siebel (1995). Mossengemeenschappen van Nederland: een eerste aanzet. Stratiotes 10: 28-32.
- Drehwald, U. (1991). Zur Syntaxonomie und Synsystematik der niedersächsischen Moosgesellschaften. In: Die Pflanzengesellschaften Niedersachsens; Bestandsentwicklung, Gefährdung und Schutzprobleme. Naturschutz und Landschaftspflege in Niedersachsen 20/9.
- Drehwald, U. (1993). Flechtengesellschaften. Naturschutz und Landschaftspflege in Niedersachsen, 20/10.
- Düll, R. (1969). Übersicht zur Bryogeographie Südwestdeutschlands unter besonderer Berücksichtigung der Arealtypen.
- Du Rietz, G.E. (1921). Zur methodologischen Grundlage der modernen Pflanzensoziologie. Dissertatie Uppsala, 272 pp.
- Ellis, W. (1988). Biogeografie: beschrijving en verklaring van de verspreiding van planten en dieren over de aarde. Wetenschappelijke mededelingen KNNV, 127 pp.
- Gams, H. (1918). Prinzipienfragen der Vegetationsforschung: Ein Beitrag zur

- Begriffsklärung und Methodik der Bio-coenologie. Dissertatie. Vierteljahrschrift der Naturforschenden Gesellschaft in Zürich 63: 293-493.
- Gams, H. (1927). Von den Follatères zur Dents de Morcles: Vegetationsmonographie aus dem Wallis. Beitr. Geobot. Landesaufn. Schweiz, Bern: 1-760.
- Gams, H. (1932). Bryo-Cenology (Moss-Societies). In: F. Verdoorn (red.), Manual of bryology.
- Gams, H. (1936). Beiträge zur pflanzengeographische Karte Oesterreichs. I. Die Vegetation des Grossglocknergebietes. Abh. zool.- bot. Ges. Wien 16: 1-79.
- Gams, H. (1953). Vingt ans de bryocénologie. Revue Bryol. Lich. 22: 161-171.
- Greven, H.C. (1992). Changes in the Dutch Bryophyte Flora and air pollution: significance of mosses for nature conservation. Thesis, Berlin, 237 pp.
- Grumann, V.J. (1974). Biographisch-bibliographisches Handbuch der Lichenologie. Lehre, 839 pp.
- Harmsen, G. (1942). Muurbegroeiing. Kruipnieuws 4 (2): 2-6.
- Harmsen, G. (1997). Passie voor mossen. KNNV, Utrecht, 120 pp.
- Hartog, C. den (1959). The epilithic algal communities occurring along the coast of the Netherlands. Amsterdam, 241 pp.
- Hawksworth, D.L. & M.R.D. Seaward (1977). Lichenology in the British Isles, 1568-1975: an historical en bibliographical survey. Richmond, 231 pp.
- Hertel, E. (1974). Epilithische Moose und Moosgesellschaften im nordöstlichen Bayern.
- Herzog, Th. (1926). Geographie der Moose. Fischer, Jena, 439 pp.
- Hübschmann, A. von (1986). Prodröm der Moosgesellschaften Zentraleuropas.
- Humboldt, A. von (1807-1849). Ansichten der Natur mit wissenschaftlichen Erläuterungen. Tübingen, Stuttgart.
- Humboldt, A. von (1989). Studienausgabe. Schriften zur Geographie der Pflanzen, Darmstadt.
- James, P.W., D.L. Hawksworth & F. Rose (1977). Lichen communities in the British Isles: A preliminary conspectus. In: Seaward, M.R.D. (ed.), Lichen ecology, London, pp. 295-413.
- Jansen, Annelies (1981). The vegetation and macrofungi of acid oakwoods in the North East Netherlands. Dissertatie Landbouwhogeschool Wageningen, 131 pp.
- Kalb, K. (1970). Flechtengesellschaften der vorderen Oetztaler Alpen. Nürnberg, 118 pp.
- Ketner-Oostra, R. (1989). Lichenen en mossen in de duinen van Terschelling. RIN-rapport 89/7.
- Ketner-Oostra, R. (1998). Is lichen-rich dry dune grassland (*Violo-Corynephorum dunense*) on the verge of disappearing from the West-Frisian Islands through arial eutrophication? *Senckenbergiana maritima* 29 (1/6): 45-49.
- Klement, O. (1955). Prodröm der mitteleuropäischen Flechten gesellschaften. Feddes Repertorium, Beiheft 135: 5-194.
- Kooijman, A. (1993). Changes in the bryophyte layer of rich fens as controlled by acification and eutrofication. Poor rich-fen mosses. Dissertatie Rijksuniversiteit Utrecht, 159 pp.
- Krätz, O. (1997). Alexander von Humboldt, Wissenschaftler, Weltbürger, Revolutionär.
- Lorenz, J.R. (1858). Allgemeine Resultate aus der pflanzengeographischen und genetischen Untersuchung der Moore im praealpinen Hügellande Salzburgs, Flora N.R. 16, Regensburg.
- Maas, F.M. (1959). Bronnen, bronbeken en bronbossen van Nederland, in het bij-

- zonder die van de Veluwezoom, een plantensociologische en oecologische studie. Dissertatie Landbouwhogeschool Wageningen, 166 pp.
- McVean, D. & D. Ratcliffe (1962). Plant communities of the Scottish highlands. A study of Scottish mountain, moorland and forest vegetation.
- Mägdefrau, K. (1973). Geschichte der Botanik. Leben und Leistung grosser Forscher.
- Masselink, A.K. (1994). Pionier- en lichenrijke begroeiingen op stuifzanden benoorden de grote rivieren: typologie en syntaxonomie. *Stratiotes* 8: 32-62.
- Meijer, W. (1944). Veenterreinen in Noord-Holland. Rapport.
- Müller, K. (1916). Die geographische und ökologische Verbreitung der europäischen Lebermoose. In: Die Lebermoose Deutschlands, Oesterreichs und der Schweiz (1912-1916), pp. 803-896.
- Neumayr, L. (1971). Moosgesellschaften der südöstlichen Frankenalb und des Vorderen Bayerischen Waldes.
- Ochsner, F. (1928). Studien über die Epiphyten-Vegetation der Schweiz. *Jahrbuch St. Gall. Naturwiss. Ges.* 63/2: 1-106.
- Osvald, H. (1949). Notes on the vegetation of british and irish mosses. Uppsala, 62 pp.
- Ozinga, W. & J. Baar (1997). Primaire Grove-dennenbossen in stuifzandgebieden als refugia voor zeldzame mycorrhizapaddestoelen. *De Levende Natuur* 98/4: 129-133.
- Paus, S. (1997). Die Erdflechtenvegetation Nordwestdeutschlands und einiger Randgebiete.
- Plitt, C. (1927). Succession in Lichens. *Bryologist* 30: 1-4.
- Poore, M.E.D. (1955). The use of phytosociological methods in ecological investigations. I. The Braun-Blanquet system. *Journal of Ecology* 43: 226-244; II. Practical issues involved in an attempt to apply the Braun-Blanquet system. *Journal of Ecology* 43: 245-269; III. Practical application. *Journal of Ecology* 43: 606-651.
- Ratcliffe, D.A. (1968). An ecological account of atlantic bryophytes in the British isles.
- Richards, P.W. (1932). Ecology. In: F. Verdoorn (red.), *Manual of bryology*.
- Rodwell, J.S. et al. (1990-1999). *British plant communities*, volume 1-5. Cambridge University Press, Cambridge.
- Schaminée, J.H.J. & A.H.F. Stortelder (1996). Plantensociologie en Synecologie. *Stratiotes* 12: 41-43.
- Schaminée, J.H.J. et al. (1995-1999). *De vegetatie van Nederland. Deel 1-5*. Opulus Press, Uppsala.
- Scheygrond, A. & D.M. de Vries (1931). *Het plantendek van de Krimpenerwaard*. 3 delen. Dissertatie Rijksuniversiteit Utrecht.
- Schmithüsen, J. (1957). Anfänge und Ziele der Vegetationsgeographie. In: *Mitteilungen der Floristisch-soziologischen Arbeitsgemeinschaft* 6/7: 52-78.
- Segal, S. (1966). Ecological studies of peat-bog vegetation in the north-western part of the province of Overijssel (The Netherlands). *Wentia* 15: 109-141.
- Segal, S. (1969). Ecological notes on wall vegetation. Dissertatie Universiteit van Amsterdam, 325 pp.
- Smarda, J. (1947). The moss and lichen communities in Czechoslovakia. *Ca-sopis Zemsk. Mus.* 31, Brno.
- Stafleu, F. & R. Cowan (1981 e.v.). *Taxonomic literature, a selective guide to botanical publications and collections with datas, commentaries and types*. Utrecht.
- Störmer, P. (1969). Mosses with a western and southern distribution in Norway. Oslo.

- Tansley, A.G. (1939). The British Islands and their vegetation. University Press, Cambridge.
- Tansley, A.G. (1947). The early history of modern plant ecology in Britain. *Journal of Ecology* 35: 130.
- Tooren, B. van (1989). The ecological role of the bryophyte layer in Dutch chalk grasslands. Dissertatie Rijksuniversiteit Utrecht, 139 pp.
- Tüxen, R., A. von Hübschmann & W. Pirk (1957). Kryptogamen- und Phanerogamen-Gesellschaften. Mitteilungen der Flor.-Soz. Arbeitsgemeinschaft N.F. 6/7: 114-118.
- Verdoorn, F. (ed.) (1932). Manual of bryology. Den Haag, 486 pp.
- Vlieger, (1937). Aperçu sur les unités supérieures des Pays-Bas. *Nederlandsch Kruidkundig Archief* 47: 335-353.
- Vries, D.M. de (1926). Het plantendek van de Krimpenerwaard I. Phytosociologische beschouwingen: Begrippen, wetten, bouwbeschrijvende methodiek. *Nederlands Kruidkundig Archief* 1925.
- Watson, W. (1932). The bryophytes and lichens of moorland. *Journal of Ecology* 20.
- Weeda, E.J. (1994). Over *Kegelmos* (*Conocephalum conicum* [L.] Underw.) en het *Pellio-Conocephaletum*, in het bijzonder in Twente. *Stratiotes* 8: 12-31.
- Westhoff, V. (1950). Het associatiebegrip in geografisch verband. *Nederlands Kruidkundig Archief* 57: 98-100.
- Westhoff, V. (1950). An analysis of some concepts and terms in vegetation study or phytocenology. *Synthese* 8: 194-206.
- Westhoff, V. (1958). Boekbespreking. J.J. Barkman: On the ecology of cryptogamic epiphytes. *Buxbaumia* 12 (1/2): 28-32.
- Westhoff, V. & A.J. den Held (1969). Plantengemeenschappen in Nederland. Thieme, Zülpfen, 324 pp.
- Westhoff, V. & M.F. van Oosten (1991). De plantengroei van de Waddeneilanden. KNNV, Utrecht, 416 pp.
- Westhoff, V. & J.H.J. Schaminée (1999). Veronachtzaamde pioniers van het vegetatieonderzoek. *Stratiotes* 18: 10-21.
- Willdenow, C.L. (1794). *Grundriss der Kräuterkunde*. Berlin, 638 pp.
- Wirdum, G. van (1991). Vegetation and hydrology of floating rich-fens. Dissertatie Universiteit van Amsterdam, 310 pp.
- Wirth, V. (1972). Die Silikatflechten-Gemeinschaften im ausseralpinen Zentraleuropa. Cramer, Vaduz.