

dit punt zijn nauwkeuriger waarnemingen noodzakelijk.

Wat de vloeistofdruk betreft, die de eieren naar buiten drijft: waar moet nieuwe vloeistof vandaan komen als de Bittervoorn een tweede maal wil afzetten? De urineblaas zal toch eerst weer gevuld moeten worden, vooropgesteld dat het inderdaad urine is, die de eieren omlaag perst. Ofschoon in mijn herinnering hetzelfde wijfje soms spoedig opnieuw afzette, kon ik in mijn aantekeningen toch geen enkel geval vinden dat binnen 3 kwartier opnieuw eieren werden afgezet, en dat is een tijd die „redelijk” lijkt om een urineblaas opnieuw te vullen.

Tenslotte is er nog een merkwaardige bijzonderheid in het gedrag van andere Bittervoorns tijdens het ei-afzetten van een soortgenoot. Zodra eieren zijn afgezet en bevrucht, zijn er andere mannetjes, die ondanks hevig verzet van de man, op de mossel afschieten, haastje repje hom uitstorten voor de instroom-opening van de mossel en dan, hun onmacht tegenover de wettige vader wel bewust, onmiddellijk het hazenpad kiezen. Dikwijls zijn deze man-

netjes nog maar matig van kleur, maar blijkbaar prikkelt de waarneming van het eieren-afzetten bovenmatig tot bevruchten. Hierbij is het van geen belang, of er eieren in de mossel zitten, want ook als de eieren per ongeluk naast de mossel terecht komen, stort een mannetje toch zijn homvocht bij de mossel-opening uit — zowel de wettige als de onwettige echtgenoot.

Maar het zijn niet alleen de mannetjes, die geprikkeld worden. Bij herhaling zag ik dat wijfjes met slechts zeer onvolledig uitgroeide legbuis, na het ei-afzetten door een rijp wijfje ook op de mossel afkwamen en de fixeër-houding t.o.v. de uitstroom-opening aannamen. De aanwezige man begon dan onmiddellijk te sidderen. Een enkele maal dook het wijfje zelfs naar de opening, ja, soms meermalen achtereen. Dit gedrag was beslist niet uitgelokt door de man, want nooit zag ik een man een niet-rijp wijfje naar zijn mossel leiden. Of het in eerste instantie de prikkel van de reeds uitgestorte hom is, die de wijfjes tot dit gedrag leidt, dan wel het zien van de paring, heb ik niet kunnen constateren.

LITTERATUUR.

Duyvené de Wit, J. J. c.s., 1940. — Wie verhält sich die Legeröhre von *Rhodeus amarus* während der Oviposition? Biol. Z. bl. 60, p. 209-211.

Tinbergen, N. c.s., 1938. — De bittervoorns en hun mossels. De Levende Natuur 43. p. 129-136.

EXPERIMENTEEL SUCCESSIE-ONDERZOEK IN NATUURRESERVATEN, IN HET BIJZONDER IN HET KORENBURGERVEEN BIJ WINTERSWIJK

V. WESTHOFF en J. VAN DIJK Jr

Onder successie verstaan wij de niet omkeerbare, opeenvolgende veranderingen, die zich in de vegetatie voltrekken. Hieronder vallen niet de verschuivingen in

dominantie of zelfs in bovengrondse floristische samenstelling, die men in de loop van een jaar kan constateren, en die men aan de wisseling der seizoenen moet toe-

schrijven, omdat zij zich jaar op jaar herhalen. Zulke verschuivingen betekenen dus geen blijvende verandering, maar een schommeling om een evenwicht. In theorie is deze periodiciteit gemakkelijk van de successie te onderscheiden, maar in de praktijk van het onderzoek valt dat lang niet altijd mee.

Men kan de successie rechtstreeks of indirect bestuderen. De *indirecte* methode berust op de vergelijking van gelijktijdig aanwezige zones of delen van vegetatiecomplexen, waarvan men met meer of minder recht kan veronderstellen, dat de één een vroeger, de ander een later stadium vormt. Deze methode is relatief gemakkelijk en wordt daarom veel toegepast, maar haar resultaten blijven altijd min of meer speculatief. Zij heeft vnl. waarde als aanvulling van de rechtstreekse methode van successie-onderzoek. Dit rechtstreekse onderzoek bestaat in het uitzetten van zgn. permanente quadraten, dat zijn al of niet homogene gedeelten van de vegetatie, wier oppervlakte meestal inligt tussen de 10 en 500 m², en die men in het terrein blijvend markeert, zodat men de veranderingen in het vegetatiedek kan vaststellen door de proefvlakte geregeld kwalitatief, quantitatief en structureel te bestuderen, bv. eens of meermalen per jaar. Dat „quadraat” is, de naam ten spijt, niet altijd een vierkant, maar vaak een rechthoek.

Hoewel deze methode van successie-onderzoek zo voor de hand ligt, wordt zij toch slechts weinig toegepast. Dat komt niet alleen, zoals men vaak meent, doordat eerst op lange termijn resultaten te verwachten zijn. Er zijn zeker in ons land gebieden en vegetatietypen genoeg, waar binnen bv. een tiental jaren belangrijke verschuivingen optreden, die stellig de moeite van zulk een onderzoek lonen. Men denke slechts aan achterduinse strand-

vlakten en primaire duinvalleien, die begroeid raken, zoals de Boschplaat op Terschelling, of aan de verlanding in onze veenplassen, of aan de aeolische verjonging van het duingebied, of aan de gevolgen van inundatie of ontwatering, of aan de opslag van bos in vochtige heiden en verwaarloosd grasland, zoals schraalland of *Mesobrometum*, of tenslotte aan de kunstmatige aanleg of het kappen en herinplanten van bos en de daaropvolgende ontwikkeling van de ondergroei.

Er zijn echter drie veel belangrijker bezwaren tegen deze methode. Ten eerste kost zij geld, tegenwoordig zelfs vrij veel, omdat materiaal en arbeidskrachten duur zijn; ten tweede heeft men de medewerking van de grondeigenaar nodig; en ten derde loont dit alles alleen de moeite, wanneer men een redelijke zekerheid heeft, dat het onderzochte terrein tot in lengte van dagen óf ongestoord blijft, óf dat er alleen *die* veranderingen in worden aangebracht, die de onderzoeker wenselijk acht en die hij kan controleren. De twee laatste moeilijkheden brengen met zich mee, dat men voor dit onderzoek is aangewezen op natuurreservaten óf op gedeelten van landgoederen, die praktisch als natuurreservaat worden beheerd, dus waar men een eigenaar ontmoet met belangstelling en begrip.

Deze omstandigheden maken het begrijpelijk, dat tot aan de laatste oorlog in Nederland slechts in enkele terreinen permanente quadraten bestonden, althans ook inderdaad onderzocht werden. De quadraten, die omstreeks 1925 op voorstel van Blöte in de duinen van Meyendel waren uitgezet, laat ik buiten beschouwing, omdat zij nooit plantensociologisch bestudeerd zijn; zij zijn volgens Schierbeek (1950) na de bezetting niet meer teruggevonden. Uit de periode tot 1946 zijn ons

slechts bekend: ten eerste de 54 permanente quadraten, die Van Zinderen Bakker en Vlieger in 1937 in het Naardermeer hebben uitgezet en die later door W. Meyer en R. J. de Wit werden opgenomen; ten tweede de permanente quadraten, die door Kruseman en Vlieger zijn uitgezet in de natuurreservaten IJdoorn bij Durgerdam en Waalenburg op Texel, resp. in 1933 en in 1936 (deze permanente quadraten worden thans door ondergetekenden opgenomen); en ten derde 35 quadraten, die door de eerste schrijver dezes in 1937 met welwillende medewerking van het Staatsbosbeheer werden aangelegd in de staatsnatuurreservaten van Terschelling, maar die helaas in de bezettingsjaren verloren zijn gegaan. Sinds de oorlog is er evenwel veel meer schot in gekomen. Dit is te danken aan verschillende omstandigheden. Ten eerste aan de oprichting van de afdeling Natuurbescherming van het Staatsbosbeheer, waar Dr M. F. Mörzer Bruijns en medewerkers overgingen tot de aanleg van 34 permanente quadraten; hiervan willen wij in het bijzonder noemen de 22 quadraten op de Beer bij Hoek van Holland, gesticht in 1946 en 1947 (zie litt. nr 10), en daarnaast memoreren 6 quadraten in „Rammekenshoek” (Zeeland), 4 in het Zwin (idem), 9 in het Kootwijkerzand, 11 op de Hoge Veluwe en 2 op de Bosplaat. Ten tweede is de bedoelde verandering te danken aan het feit, dat de Vereniging tot Behoud van Natuurmonumenten meer aandacht ging schenken aan een biologisch verantwoord beheer en aan het wetenschappelijk onderzoek van haar bezittingen, en daartoe in 1947 een adviseur en een beheersassistent aanstelde. Dit bracht met zich mede, dat Ir J. Vlieger, Dr G. Sissingh en de eerste ondergetekende in 1947 twee permanente quadraten stichtten in Beekhuizen en Rhederoord,

waar herbebossing op plantensociologische grondslag werd uitgevoerd, en dat de schrijvers van deze bijdrage meer en meer permanente quadraten zijn gaan aanleggen in diverse terreinen, te weten: in het Korenburgerveen bij Winterswijk in 1948 en volgende jaren — er komen er zo nu en dan een paar bij, in totaal zijn er thans 8 —; verder tot dusver 4 in het Beerzedal van Campina, daterend van 1949 en later; 2 in het Noordlaarderbos in 1950; en 2 in het Geuzingerveld bij Dwingeloo, 2 op het Hulshorster Zand en 1 in het Soesterveen, alle in 1951. De plaatsen en tijdstippen, waarop deze permanente quadraten werden en worden gesticht, berusten op de praktische behoeften van het beheer.

In de derde plaats moet worden vermeld, dat aan het Laboratorium voor Plantensystematiek en -geografie der Landbouwhogeschool, sinds de oorlog meer aandacht wordt besteed aan het onderzoek van de vegetatie van Nederland dan dit tot dusverre daar het geval was. Ondanks diverse praktische moeilijkheden zijn de eerste ondergetekende en zijn medewerkers er daar in geslaagd, ook het onderzoek van permanente quadraten op gang te brengen (zie o.a. litt. nr 1).

In totaal zijn er thans in ons land, voorzover ons bekend is, $\pm$ 200 permanente quadraten in studie; zij liggen in 10 provincies, merkwaaardigerwijze alleen in Overijssel nog niet. Dit is evenwel nog niet voldoende, en wij zouden dan ook alle belangstellenden, in het bijzonder hoogleraren en studenten, willen aanbevelen, permanente quadraten in te richten en in studie te nemen. Het onderzoek hiervan is zeer dankbaar en verschaft ons geobotanisch waardevolle gegevens, die op geen enkele andere wijze verkregen kunnen worden. Als de botanische instituten der Universiteiten ieder een klein aantal permanente

quadraten onder hun permanente hoede wilden nemen, waren wij al een heel eind verder.

Nu spreekt de titel van deze bijdrage in het bijzonder over *experimenteel* successie-onderzoek. Het heeft wellicht reeds de schijn, dat wij daarmee de studie van permanente quadraten bedoelen, in tegenstelling dan tot de indirecte, speculatieve methode van successie-studie. Dit is evenwel niet het geval. Onder experimenteel successie-onderzoek verstaan wij het successie-onderzoek door middel van permanente quadraten in een vegetatie, waarin op een bepaalde, controleerbare wijze wordt ingegrepen, waarin dus door de mens bewust een verandering wordt aangebracht, en dan liefst zó, dat men daarnaast een contróle-quadraat heeft op niet-beïnvloed terrein; deze laatste voorwaarde is echter lang niet altijd te verwezenlijken. Het kan zijn, dat dit ingrijpen speciaal ten behoeve van het onderzoek wordt verricht: dit was het geval met het eerste experimentele successie-onderzoek in ons land, de reeds genoemde studie van Kruseman en Vlieger, die in Waalenburg resp. in IJdoorn een deel van het gehooide resp. beweidde grasland van de omgeving afrasterden en de successie in het omrasterde gebied gingen vergelijken met die in het daarnaast gelegene. Het kan echter ook zijn, dat het ingrijpen om praktische redenen geschiedt en dat het permanente quadraat zich dit ten nutte maakt; zulks is o.a. het geval bij de beheerswerkzaamheden in het Korenburgerveen, Campina en het Soesterveen. Tenslotte kan het ingrijpen buiten of zelfs tegen de wil van de onderzoeker geschieden, maar niettemin door hem uitgebuit worden. Dit is o.a. het geval op de Beer, waar de zilte duinvalleien in de bezettingstijd werden ingedijkt en waar wij nu het ontziltingsproces met behulp van perma-

nente quadraten bestuderen (zie litt. nr 10).

Het is nu onze bedoeling, in deze bijdrage in het bijzonder iets mede te delen over het experimentele successie-onderzoek in het Korenburgerveen bij Winterswijk. De lezer moet daarbij geen resultaten van een afgesloten studie verwachten; integendeel wij zijn nog volop bezig, en te kort om iets definitiefs te kunnen melden, maar toch wel lang genoeg, om ergens mee voor de dag te kunnen komen, temeer, omdat bespreking van de problemen, die zich voordeden, wellicht van nut kan zijn voor anderen, die zich ook aan zulk een onderzoek willen wagen of er reeds mee bezig zijn.

Het Korenburgerveen (zie litt. nrs 2, 3 en 5) is een komveen op de grens van de gemeenten Winterswijk en Lichtenvoorde, sinds 1918 eigendom van de Vereniging tot Behoud van Natuurmonumenten, nadat een ontginningsmaatschappij 14 jaar lang getracht had, er met behulp van afwateringssloten weiland van te maken. Dit ingrijpen heeft het veen natuurlijk wel sterk beïnvloed, speciaal — helaas — het gebied voedselrijker gemaakt, en het daarmee een veel sterkere tendens tot bosopslag gegeven dan er in vroeger eeuwen moet hebben bestaan. Slechts een klein gedeelte in het westen van het Korenburgerveen is oligotroof hoogveen, in de zin van een cyclus van veenmosgezelschappen (*Sphagnetum medii* et *rubelli* + *Rhynchosporium albae* + *Caricetum limosae*) (zie litt. nrs 6 en 13); dit deel sluit aan bij het uitgestrekte hoogveen van het aangrenzende Vragenderveen. Grotendeels bestaat het Korenburgerveen uit moerassen van Galigaan (*Cladium mariscus*), Draadzegge (*Carex lasiocarpa* = *C. filiformis*) en Snavelzegge (*Carex rostrata* = *C. inflata*), die in de laatste decennia allerwege dicht-

groeien met Gagel en wilgen, eventueel ook berken. In het oostelijk randgebied wigt dit moerassencomplex uit tegen zandige heide (buiten het reservaat thans bijna geheel ontgonnen) en zandig grasland. Een gedeelte van dit randgebied nu werd vroeger wel gemaaid, doch niet bemest, en bestond uit orchideeënrijk schraalland, waarin veel *Parnassia* (*Parnassia palustris*), Vetblad (*Pinguicula vulgaris*) en ook Muggenorchis (*Gymnadenia conopsea*) en Moeraswespenorchis (*Epipactis palustris*) moeten hebben gegroeid. Dr J. G. ten Houten heeft dit blauwgrasland goed gekend, maar het is helaas nooit plantensociologisch onderzocht (litt. nrs 2 en 3 en mond. meded.). De eerste schrijver dezes heeft er zelf een flauwe herinnering aan uit de jaren 1933 tot 1936. Wij kunnen dus slechts vermoeden, dat dit blauwgrasland behoort moet hebben tot het thans in ons land bijna uitgeroeide *Cirsieto-Molinietum orchidetosum* (zie litt. nrs 5, 9, 14, 15). Omstreeks 1935 bleek het maaien van dit terrein niet langer lonend te zijn, en het gevolg daarvan is geweest, dat er zich geleidelijk een dicht moerasbos van Gagel, berken en wilgen heeft geïnstalleerd, het *Saliceto-Franguletum betuletosum*. Toen de eerste ondergetekende in 1947 na jaren in het Korenburgerveen terugkwam, was er van het vroegere blauwgrasland geen spoor meer te vinden. Verscheidene belangrijke soorten, o.a. *Parnassia* (litt. nr. 11) en *Pinguicula*, hadden echter een laatste refugium gevonden op de met gras begroeide Middendijk, het pad, dat hier door het veen loopt. Aan dit met bos begroeide voormalige blauwgrasland grenzen terreinen, die drassiger zijn en waarvan niet bekend is, dat er ooit blauwgrasland is geweest. Wij hebben hier vermoedelijk te maken gehad met zeggemoerassen uit de verbonden *Magnocari-*

cion en *Caricion canescentis-fuscae*. Reeds in 1935 was hier veel bosopslag; deze was in 1947 sterk toegenomen, maar toch niet zo dicht geworden als op het minder drassige voormalige hooiland. Wij troffen er in 1947 voornamelijk een mozaiek aan van *Betuleto-Salicetum* met *Caricetum elatae*, *Caricetum lasiocarpae* en dergelijke vegetaties met grote zeggen, waarin behalve meer eutraphente elementen als Grote boterbloem (*Ranunculus lingua*) en Waterscheerling (*Cicuta virosa*) o.a. een zeldzame soort als Slank wollegras (*Eriophorum gracile*) opvalt, een soort, die wij beschouwen als tamelijk kenmerkend voor het *Caricetum diandrae*, de gemeenschap van Ronde zegge (zie litt. nrs 9, 13 en 16). Wij waren in 1947 van oordeel — en wij zijn dat nog — dat het wenselijk was, hier niet uitsluitend de natuur haar gang te laten gaan, maar het bos gedeeltelijk te laten kappen, teneinde de flora en fauna van open terrein de gelegenheid te geven, zich te herstellen en zo mogelijk opnieuw te vestigen. Het is hier niet de plaats, in te gaan op de principiële achtergrond van dit toenmaals tamelijk revolutionaire voorstel; daarvoor zij verwezen naar de literatuur-opgaven nrs 7, 8 en 12. Hier kan worden volstaan met de mededeling, dat de Vereniging tot Behoud van Natuurmonumenten ons advies aanvaardde. In het najaar van 1947 werd ± 1 ha gekapt van het bos, dat op het voormalige blauwgrasland was opgeslagen (perceel A); in voorjaar 1948 werden twee percelen (B en C) van elk 1 ha gekapt in het drassiger gebied. Sindsdien werden de kapvlakten jaarlijks eenmaal gemaaid, en wel in September, zodat ook laatbloeiende soorten als *Parnassia* hun volle ontwikkelingskansen kregen. De stronken werden niet gerooid, om het plantendeck zo min mogelijk te beschadigen; zij zijn inmiddels grotendeels weggerot.



Fig. 1. Gedeelte van een der permanente quadraten in het blauwgrasland „in wording”, perceel A langs de Middendijk, Korenburgerveen. Men ziet o.a.: *Parnassia*, *Molinia*, *Frangula*, *Comarum*, *Peucedanum palustre*, *Cirsium palustre*, *Equisetum palustre*, *Succisa*. October 1949
Foto: J. van Dijk Jr.

Alleen hoge horsten van Pijpestro (*Molinia coerulea*) werden afgesneden, om het maaien mogelijk te maken.

In perceel A werden in 1948 twee permanente quadraten uitgezet, waaraan in 1949 een derde en in 1951 een vierde werd toegevoegd. In perceel B werden in 1948

twee permanente quadraten uitgezet; in het meest drassige perceel C één, dat in 1951 met een tweede werd vermeerderd. De vegetatie heeft zich in deze weinige jaren snel gewijzigd; wij kunnen wel zeggen, dat de resultaten onze verwachtingen hebben overtroffen, en dat de ontwikke-

ling op perceel A (fig. 1) reeds duidelijk in de richting van het vroegere blauwgrasland gaat, terwijl zich bv. op perceel C een groep Galigaan (*Cladium mariscus*) en een mooi homogene Draadzegge-vegetatie (*Caricetum lasiocarpae*) zijn gaan vormen. *Parnassia palustris* breidt zich vrij snel weer over het terrein uit. Reeds in 1948 was zij met cijfer 1.2 aanwezig in één der permanente quadraten op perceel A (nr II) waar zij in 1951 nog dezelfde abundantie had, maar waarin zich in dit jaar bovendien 13 ex. *Orchis maculata* bleken te hebben gevestigd, die in 1950 nog ontbraken. Bovendien verscheen in 1951 de Welriekende nachtorchis (*Platanthera bifolia*) op perceel A; te harer ere werd een nieuwe quadraat geïnstalleerd. In 1951 bleek *Parnassia* ook op het drassiger perceel B reeds tamelijk veel voor te komen en er in één der permanente quadraten te zijn binnengedrongen. *Gymnadenia conopsea* en *Epipactis palustris* hebben wij evenwel tot dusverre nog niet teruggezien, en ook de meest kenmerkende, dus de gevoeligste, soorten van het *Cirsieto-Molinietum* hebben wij nog niet waargenomen: dit zijn Vlozegge (*Carex pulicaris*), Blonde zegge (*Carex hostiana*) en Spaanse ruiter (*Cirsium dissectum*). Dat ook de vogels het nieuwe biotoop waarderen, blijkt bv. uit de kievitenstand: in 1949 broedden op de 3 percelen samen 3 paar, in 1951 reeds 16 paar. Hetzelfde geldt voor de insecten. Als entomologische bijzonderheid mag worden vermeld, dat wij in 1949 op perceel A de rups van de Koninginnepage aantroffen op loof van *Peucedanum palustre*, de Melkeppe (fig. 2), waarop zij in Engeland regelmatig voorkomt, maar waarop zij in Nederland nog slechts hoogst zelden werd waargenomen, o.a. door Dr G. Kruseman en eerste ondergetekende in het Bonkenbroek in



Fig. 2. Rups van de Koninginnepage (*Papilio machaon*) op Melkeppe (*Peucedanum palustre*) in het blauwgrasland „in wording”, perceel A langs de Middendijk, Korenburgerveen. Zomer 1949. Foto J. van Dijk Jr.

N.O.-Twente (verdwijnt thans door ruilverkaveling, ontwatering en „herontginning”).

Het zou te ver voeren, de veranderingen, die in al deze permanente quadraten optraden, in detail te bespreken. Ook staat de plaatsruimte niet toe, dat wij ze alle tabellarisch vermelden; wij geven slechts, bij wijze van voorbeeld, één tabel, en wel van de successie in quadraat nr II op perceel A (tabel 1). Overigens zullen wij ons bepalen tot meer algemene en methodologische opmerkingen. In tabel 2 ziet men

voor 6 permanente quadraten aangegeven, hoeveel soorten er in 1948 werden waargenomen, hoeveel er jaarlijks bijkwamen, en hoeveel er in ieder jaar afvielen, omdat zij in dit jaar niet meer werden waargenomen. De cijfers hebben alleen betrekking op phanerogamen en pteridophyten,

omdat wij de mossen en fungi niet nauwkeurig genoeg hebben kunnen waarnemen om hen in deze kwantitatieve vergelijking te betrekken. Wel zijn de in 1951 gevonden aantallen soorten mossen en fungi afzonderlijk vermeld naast de in 1951 aanwezige aantallen phanerogamen en pteridophyten

Tabel 1. Successie in permanent quadrat nr. II van perceel A, in 1948 gekapt bos (thans schraalland) langs de Middendijk in het Korenburgerveen. Grootte 10 x 14 m. Alleen phanerogamen en pteridophyten worden hier vermeld. Volgorde der in 1948 aanwezige soorten naar dominantie, daarbinnen alfabetisch; de in ieder jaar bijkomende soorten wederom naar dominantie en daarbinnen alfabetisch.

Datum:	3 IX 1948	13 VII 1949	9 VIII 1950	31 VIII 1951
Bedekking struiklaag (2 m. hoog):	20 %	0 %	0 %	0 %
Bedekking kruidlaag:	100 %	100 %	100 %	100 %
Struiklaag:				
<i>Salix cinerea</i> (Gauwe wilg)	2.2	2.2 ¹⁾	2.2 ¹⁾	2.2 ¹⁾
<i>Betula pubescens</i> (Zachte Berk)	1.1	.	.	.
<i>Frangula alnus</i> (Sporkenhout)	÷.2	.	.	.
Kruidlaag:				
<i>Molinia caerulea</i> (Pijpestro)	3.2	3.4	3.3	4.3
<i>Agrostis canina</i> (Kruipend struisgras)	2.2	2.2	3.3	4.5
<i>Peucedanum palustre</i> (Melkeppe)	2.2	1.1	1.1	2.1
<i>Cirsium palustre</i> (Kale jonker)	1.1	1.1	2.2	2.2
<i>Equisetum palustre</i> (Lidrus)	1.2	1.1	2.2	2.2
<i>Galium palustre</i> (Moeraswalstro)	1.2	1.2	1.2	2.2
<i>Galium uliginosum</i> (Kleverig walstro)	1.2	1.2	1.2	÷.2
<i>Hydrocotyle vulgaris</i> (Waternavel)	1.2	2.2	3.2	1.1
<i>Lotus uliginosus</i> (Moerasrolklaver)	1.2	2.2	2.2	2.2
<i>Lythrum salicaria</i> (Kattestaart)	1.1	1.1	2.2	2.1
<i>Parnassia palustris</i> (Parnassia)	1.2	1.1	1.1	1.2
<i>Succisa pratensis</i> (Blauwe knoop)	1.2	1.2	1.2	2.2
<i>Betula pubescens</i> (Zachte berk)	÷.1	÷.1	1.2	1.2
<i>Carex inflata</i> (Snavelzegge)	÷.2	1.1	.	÷.2
<i>Comarum palustre</i> (Wateraardbei)	÷.1	1.2	1.2	2.2
<i>Coronaria flos-cuculi</i> (Koekoeksbloem)	÷.1	÷.1	÷.1	÷.1
<i>Dryopteris austriaca</i> (Stekelvaren)	÷.1	÷.1	.	÷.1
<i>Epilobium palustre</i> (Moeraswilgenroosje)	÷.2	1.1	1.1	÷.1
<i>Eriophorum angustifolium</i> (Veenpluis)	÷.2	1.1	.	÷.1
<i>Frangula alnus</i> (Sporkenhout)	÷.1	÷.1	÷.1	÷.1
<i>Holcus lanatus</i> (Witbol)	÷.2	2.2	1.2	1.2
<i>Juncus conglomeratus</i> (Biezeknoppen)	÷.2	÷.2	÷.2	1.4
<i>Juncus effusus</i> (Pitrus)	÷.2	1.2	1.2	1.2
<i>Lysimachia thyrsiflora</i> (Moeraswederik)	÷.1	1.1	1.1	1.1
<i>Mentha aquatica</i> (Watermunt)	÷.1	÷.1	.	÷.1
<i>Menyanthes trifoliata</i> (Waterdrieblad)	÷.1 ¹⁾	1.2	1.2	÷.2
<i>Potentilla erecta</i> (Tornentil)	÷.2	÷.2	÷.2	÷.2
<i>Ranunculus acer</i> (Scherpe boterbloem)	÷.1	÷.1	÷.1	÷.1
<i>Stellaria graminea</i> (Grasmuur)	÷.1	.	.	.
<i>Valeriana dioica</i> (Kleine valeriana)	÷.2	÷.2	÷.2	1.2
<i>Anthoxanthum odoratum</i> (Reukgras)	.	1.1	1.1	1.1
<i>Calamagrostis canescens</i> (Pluimstruisriet)	.	1.2	÷.4	2.4
<i>Carex canescens</i> (Afgelichte zegge)	.	1.2	÷.2	÷.2
<i>Juncus acutiflorus</i> (Bosrus)	.	1.2	1.2	÷.2
<i>Achillea ptarmica</i> (Wilde bertram)	.	÷.1	÷.2	÷.2
<i>Carex echinata</i> (Sterzegge)	.	÷.2	÷.2	÷.2
<i>Carex lasiocarpa</i> (Draadzegge)	.	÷.1	1.2	÷.2
<i>Carex stolonifera</i> (Gewone zegge)	.	÷.1	1.2	1.2
<i>Equisetum fluviale</i> (Holpijp)	.	÷.1	.	÷.1
<i>Festuca rubra</i> (Rood zwenkgras)	.	÷.1	1.2	1.3
<i>Galeopsis bifida</i> (Hennepnetel)	.	÷.1	÷.1	÷.1
<i>Luzula multiflora</i> (Veelbloemige veldbies)	.	÷.1	1.1	÷.1
<i>Phragmites communis</i> (Riet)	.	÷.1	1.3	1.1
<i>Prunella vulgaris</i> (Brunel)	.	÷.1	.	÷.2
<i>Quercus robur</i> (Zomereik)	.	÷.1	÷.1	.
<i>Ranunculus flammula</i> (Egelboterbloem)	.	÷.1	÷.1	÷.1
<i>Rumex acetosa</i> (Veldzuring)	.	÷.1	.	÷.1
<i>Trifolium repens</i> (Witte klaver)	.	÷.1	÷.1	.
<i>Agrostis stolonifera</i> (Floringras)	.	.	1.2	1.2
<i>Viola palustris</i> (Moerasviooltje)	.	.	1.2	÷.2
<i>Carex panicea</i> (Blauwe zegge)	.	.	÷.2	÷.1
<i>Hypericum tetrapterum</i> (Gevleugeld hertshooi)	.	.	÷.1	÷.1
<i>Lysimachia vulgaris</i> (Wederik)	.	.	÷.1	÷.1
<i>Myrica gale</i> (Gagel)	.	.	÷.2	÷.1
<i>Poa pratensis</i> (Veldbeemkras)	.	.	÷.2	÷.2
<i>Salix aurita</i> (Geoorde wilg)	.	.	÷.2	÷.2
<i>Lycopus europaeus</i> (Wolfspoot)	.	.	.	÷.1
<i>Orchis maculata</i> (Gevlekte orchis)	.	.	.	÷.1

1) Na 1948 in de kruidlaag.

(13 ex.)

Tabel 2. Permanente quadraten in het Korenburgerveen.
Perceel A: voormalig blauwgrasland. Perceelen B en C: drassiger.

Perceel	Nummer quadraat	Oppervlakte in m ²	1948	1949	1950	1951	Sinds 1951 vermoedelijk verdwenen soorten	Totaal in 1951	
								PT + PH	M + F
A	I	10 × 10	34	+ 7 - 2	niet	+ 6 - 2	1	44	20
A	II	14 × 14	31	+ 18 - 1	+ 8 - 6	+ 2 - 2	1	56	13
A	III	9 × 7	—	33	+ 12 - 0	+ 5 - 0	0	50	11
B	IV	10 × 10	28	+ 7 - 1	+ 3 - 3	+ 13 - 5	1	45	12
B	V	10 × 10	25	+ 6 - 1	+ 6 - 2	+ 7 - 8	1	35	6
C	VI	10 × 10	22	+ 4 - 2	+ 8 - 0	+ 10 - 4	4	40	10

PT + PH = Pteridophyten + Phanerogamen; M + F = Mossen (Bryophyta) + Fungi.

De Arabische cijfers geven de aantallen waargenomen soorten aan.

"÷ a" = a nieuwe soorten waargenomen; "—b" = b vroeger waargenomen soorten ditmaal niet aangetroffen.

Alle cijfers hebben betrekking op phanerogamen plus pteridophyten, behalve de laatste kolom.

"niet" = in dit jaar niet opgenomen.

Wij willen nu terugkomen op de „afvalligen”, de telken jare ogenschijnlijk verdwenen soorten. Meestal werden deze „afvalligen” een volgende maal weer wél opgemerkt, hetzij bij een tweede opname in hetzelfde jaar, hetzij in een volgend jaar. Men ziet nu in de achtste kolom van tabel 2 aangegeven, hoeveel soorten in elk permanent quadraat twee of meer achtereenvolgende malen niet werden waargenomen en ook daarna niet meer werden teruggezien. (Dit laatste moet erbij, want het kwam voor, dat een soort, nl. *Cardamine pratensis*, tweemaal achtereen niet meer werd aangetroffen, doch het derde jaar weer wél. De mogelijkheid bestaat uiteraard, dat de Pinksterbloem inderdaad tijdelijk verdwenen was en zich opnieuw heeft gevestigd). Deze soorten vatten wij op als „vermoedelijk verdwenen”. Men ziet, dat dit er slechts zeer weinig zijn. Zo zijn in permanent quadraat nr I in de gezamenlijke jaren van opname 4 soorten wel eens niet teruggevonden, waarvan er ten slotte slechts één als vermoedelijk verdwenen kan worden beschouwd; in P.Q. nr II zijn deze getallen 9 en 1, in nr III 0 en 0, in nr IV 9 en 1, in nr V 11 en 1, in nr VI 6 en 4. Hieruit blijkt wel zeer duidelijk,

hoe voorzichtig men dient te wezen met de veronderstelling, dat een bepaalde soort verdwenen zou zijn. Wij plegen dan ook uit het feit, dat wij een soort éénmaal niet hebben teruggezien, geen andere conclusie te trekken dan deze, dat we vermoedelijk niet goed genoeg uit onze ogen hebben gekeken.

Hier zit echter nog meer aan vast. Het zal de lezer van tabel 2 opvallen, dat sommige „verliescijfers” zeer hoog zijn: 6 voor permanent quadraat II in 1950, 5 voor P.Q. IV in 1951, 8 voor P.Q. V in 1951. Dit nu betreft gevallen, waarin wij bij het maken van de opname *niet* de soortenlijst van vorige jaren geraadpleegd hebben. Wij lieten dit dan na, om te zien, wat de gevolgen van dit niet-raadplegen zouden zijn. Ook in sommige andere gevallen is dit raadplegen wel eens nagelaten, zonder dat de „verliescijfers” zo hoog stegen; het betrof dan relatief overzichtelijke en eenvoudige gestructureerde vegetaties. In ieder geval bedraagt het aantal gemiste soorten niet meer dan 0 tot 3, wanneer wij wél de lijst van vorige jaren raadplegen. In deze gevallen wordt dus zorgvuldig naar bepaalde soorten gezocht; maar dit garandeert natuurlijk niet, dat men eventueel

nieuw opgetreden soorten niet over het hoofd ziet. Het kan zelfs de onbevange-
heid van het onderzoek schaden, wanneer
men zo precies weet, wat men moet vinden.
Wij hebben dan ook de ervaring opge-
daan, dat het 't beste is, wanneer twee
personen de opname tegelijkertijd maken,
doch onafhankelijk van elkaar, en dat dan
de ene daarbij wél de soortenlijst van vori-
ge jaren raadpleegt, de andere niet.

Men ziet uit tabel 2 duidelijk, dat het aan-
tal *nieuw* optredende soorten ieder jaar
tamelijk groot is, soms zelfs verrassend
groot. De toeneming is zoveel groter dan
het aantal telkens niet teruggevonden
soorten, dat hieruit mag worden geconclu-
deerd, dat deze toeneming reëel is, d.w.z.
dat er een grote waarschijnlijkheid bestaat,
dat een nieuw waargenomen soort ook in-
derdaad in dit jaar nieuw is opgetreden.
Opvallend is daarbij, dat in het voormalige
blauwgrasland (permanente quadraten
I-III) de grootste stijging reeds valt in het
eerste jaar na het kappen, terwijl in de
drassiger percelen, omgekeerd, de toene-
ming van jaar op jaar geleidelijk groter
wordt. Wij zien hierin in hoofdzaak een
nawerking van het feit, dat het bos van
perceel A eerst omstreeks 15 jaar oud was,
en dat hier nog een spanning, een drang
bestond naar herstel van een vroeger even-
wicht; of, minder metaphorisch uitgedrukt,
dat zich hier enerzijds nog allerlei dia-
sporen bevonden van soorten van het vroe-
gere open milieu, die zich de laatste jaren
niet hadden kunnen ontwikkelen en nu
weer hun kans schoon zagen, terwijl ander-
zijds het milieu ook relatief snel weer ge-
schikt werd voor de hernieuwde migratie
en vestiging van zulke soorten.

Deze verklaring wordt gesteund door de
aard van de betreffende soorten.

De nieuw optredende soorten kan men
verdelen in zulke, die in de onmiddellijke

omgeving van ieder permanent quadraat,
dus ook in het bos, vroeger reeds groeiden,
en een groter aantal, waarvan dit niet kan
worden gezegd. Onder beide groepen vindt
men zowel soorten, die zich reeds in het
eerste jaar vestigden, als zulke, die eerst
later kwamen. De vroegere of latere vesti-
ging van die eerste groep, dus van de soor-
ten die men in het permanent quadraat
reeds terstond had mogen verwachten,
wordt bepaald door hun uiteenlopend dis-
seminatievermogen („zaadverspreidings-
vermogen”) en verder door het toeval. Dit
zijn soorten als Moeraswalstro (*Galium
palustre*), Pluimstruisriet (*Calamagrostis
canescens*) en Wolfspoot (*Lycopus euro-
paeus*). De tweede groep, dus de soorten
die niet reeds in de directe omgeving voor-
kwamen, bestaat vnl. uit lichtminnende
planten. Men kan hen ruwweg in drie cate-
gorieën verdelen: 1e soorten, die een meer
of minder duidelijk uitgesproken optimum
hebben in het blauwgrasland, zoals Veel-
bloemige veldbies (*Luzula multiflora*),
Wilde bertram (*Achillea ptarmica*), Blau-
we zegge (*Carex panicea*), Biezenknoppen
(*Juncus conglomeratus*), Wederik (*Lysi-
machia vulgaris*); 2e soorten van vochtiger
milieu, bv. uit het Caricion *canescentis-
fuscae*, zoals Zeegroene muur (*Stellaria
palustris*), Snavelzegge (*Carex inflata*),
Draadzegge (*C. lasiocarpa*), Gewone zeg-
ge (*C. stolonifera*), Sterzegge (*C. echi-
nata*), Afgekorte zegge (*C. canescens*),
Holpijp (*Equisetum fluviale*), Moeras-
wilgenroosje (*Epilobium palustre*), Kleine
zonnedaauw (*Drosera intermedia*), Moeras-
wederik (*Lysimachia thyrsiflora*); deze
groep is voorhands veel talrijker dan de
eerste, hetgeen vooral een kwestie van
accessibiliteit moet zijn. Ten derde een
groep, die wij typische „maaiplanten” of
„hooilandplanten” zouden kunnen noemen;
deze vallen min of meer samen met de zgn.

klassekensoorten der *Molinieto-Arrhenatheretea* uit het (o.i. verouderde) systeem van Tüxen (litt. nrs 6 en 13). Dit zijn: Reukgras (*Anthoxanthum odoratum*), Rood zwenkgras (*Festuca rubra*), Ruw beemdgras (*Poa trivialis*), Veldbeemdgras (*Poa pratensis*), Pinksterbloem (*Cardamine pratensis*) en Veldzuring (*Rumex acetosa*), terwijl we misschien ook Brunel (*Prunella vulgaris*), Fioringras (*Agrostis stolonifera*) en Witte klaver (*Trifolium repens*) tot deze groep moeten rekenen. Dit zijn dus lichtminnende soorten, die zowel op bemest grasland als op het onbemeste schraalland gedijen en die dus een voedselrijker milieu kunnen verdragen dan de andere hier genoemde planten, ja, ten dele zelfs zulk een milieu prefereren; bovendien is voor hen echter de factor „gemaaid worden” zeer belangrijk, hetgeen ons een kwestie van concurrentie lijkt. Men zou nog een vierde groep hebben kunnen verwachten, nl. tijdelijke soorten, zgn. kaalkapplanten, die zouden zijn opgetreden dank zij de plotselinge evenwichtsverstoring door het kappen en die na enkele jaren weer verdwenen zouden zijn. Deze nitrophiele groep ontbreekt hier echter nagenoeg; men zou er alleen *Galeopsis bifida* toe kunnen rekenen. Dit is o.i. toe te schrijven aan de voorzichtige wijze, waarop bij en na het kappen te werk is gegaan; iedere grondbewerking is nl. achterwege gebleven. Althans in het Berken-Wilgenbroek schijnen die zgn. „kaalkapplanten” dus veeleer „grondbewerkingsplanten” te zijn, m.a.w. een reactie op een ingrijpende edaphische storing (storing in de bodem) door de mens. De vraag, of het ontbreken van deze soorten hier niet aan de accessibiliteit mag worden toegeschreven, dus of zij wellicht niet in staat waren deze plek te bereiken, moet ontkennend worden beantwoord: de hier bedoelde

soorten zijn „lichte zwevers” met een groot disseminatie-vermogen, dank zij hun zaad- of vruchtpluis (*Epilobium angustifolium*, *Cirsium arvense*, *C. vulgare*, *Senecio sylvaticus*, *Erigeron canadensis*), en zij komen buiten het Korenburgerveen, op enkele honderden meters afstand van onze permanente quadraten, in overvloed voor.

Een ander opvallend verschijnsel is, dat de reeds besproken typische „maaiplanten” als *Festuca rubra* in de permanente quadraten I, II, III en IV reeds in het eerste jaar, 1948, verschenen. Onder de in latere jaren nieuw aankomende soorten bevinden er zich daarentegen juist, die men reeds eerder verwacht zou hebben, zoals Egelboterbloem (*Ranunculus flammula*), Watermunt (*Mentha aquatica*), Afgekorte zegge (*Carex canescens*) en Veenpluis (*Eriophorum angustifolium*). Men zou het haast zo willen uitdrukken, dat de triviale hooilandplanten direct komen, terwijl de schraalland-soorten ten dele eerst na drie jaar verschijnen. Vermoedelijk moet dit hieraan worden toegeschreven, dat de bovenste bodemhorizon van het blauwgrasland van perceel A tijdelijk verrijkt is met voedingsstoffen, die de relatief diep wortelende struiken en bomen daar in de 15 jaar, dat zij er de kans toe kregen, uit diepere bodemlagen hebben onttrokken en met hun strooisel aan de oppervlakte hebben gedeponneerd. Men zou, als deze verklaring juist is, mogen verwachten, dat de typische „maaiplanten” over enkele jaren weer zullen verdwijnen, aangezien de bovenste bodemlaag dan weer uitgeloozd zal zijn. Dr D. M. de Vries was zo vriendelijk, ons in dit verband mede te delen, dat hij zelf — zij het zonder gebruik te maken van permanente quadraten — elders eveneens had waargenomen, dat na kappen van broekbos op voormalig blauwgrasland zulke hooilandplanten verschenen, doch dat

deze daar inderdaad na enige jaren weer verdwenen.

Wij mogen op grond van een en ander dan ook wel verwachten, dat het aantal blauwgrasland-soorten zich ook in komende jaren zal blijven uitbreiden.

Het laatst gesignaleerde verschijnsel geldt niet voor de permanente quadraten V en VI, die op veel drassiger bodem gelegen zijn. Hier hebben de bedoelde typische

maaiplanten zich tot dusver nog niet gevestigd.

Hierbij moeten wij het ditmaal laten. Moge het weinige, dat wij hier over ons onderzoek met permanente quadraten hebben kunnen mededelen, voor anderen een aansporing zijn, zich eveneens te wijden aan het directe successie-onderzoek, dit dankbare, maar te veel verwaarloosde onderdeel van de geobotanie.

Laboratorium voor Plantensystematiek
en -geografie der Landbouwhogeschool.

LITTERATUUR:

1. Hoffmann, M. en Westhoff, V. Flora en vegetatie van de Verbrande Pan bij Bergen (N.-H.). De Levende Natuur 54, p. 45—51, 74—79, 92—98, 1951.
2. Houten, J. G. ten. Vorming en vegetatie van het Korenburgerveen. Jaarboek 1929—1935 der Vereniging tot Behoud van Natuurmonumenten, p. 200—208.
3. Houten, J. G. ten. De grote venen. In: „Kotten, zoals de N.J.N. het zag”, p. 109—127, 1938.
4. Schierbeek, A. Enkele opmerkingen over het onderzoek der natuurreservaten en over de betekenis dezer terreinen voor de biologie, ervaringen en plannen. Biologisch Jaarboek „Dodona”, 17, p. 49—57, 1950.
5. Sissingh, G., Vlieger, J. en Westhoff, V. Enkele aantekeningen omtrent de plantenassociaties in de omgeving van Winterswijk. Nederl. Kruidk. Archief 50, p. 58—66, 1940.
6. Tüxen, R. Die Pflanzengesellschaften Nordwestdeutschlands. Mitt.d.flor.-soziol.Arb.gem.Niedersachsen H. 3, p. 1—170, 1937.
7. Westhoff, V. Biologische problemen der natuurbescherming. Verslag van de natuurbeschermingsconferentie van de N.J.N., p. 18—30, Drachten 1945.
8. Westhoff, V. Schaakspel met de natuur. „Natuur en Landschap” 3, p. 54—62, 1949.
9. Westhoff, V. Flora en vegetatie van Overijssel. In: „Overijssel, aspecten en perspectieven”, p. 15—26, Amsterdam 1951.
10. Westhoff, V. De vegetatie. In: „Het natuurmonument de Beer”, pag. 31—42, uitg. Stichting Natuurmonument de Beer, Utrecht 1951.
11. Westhoff, V. Iets over verspreiding en standplaats van *Parnassia palustris* L. „Natura” 48, no. 9, 3 p., 1951.
12. Westhoff, V. Keuze en beheer van natuurreservaten van botanisch standpunt. Verschijnt in „Natuur en Landschap” in 1952.
13. Westhoff, V., Dijk, J. W., Passchier, H. en Sissingh, G. Overzicht der plantengemeenschappen in Nederland, 2de druk, 's Graveland 1946.
14. Westhoff, V., Dijk, J. van. Landschap en plantengroei van Oost-Twente, „Natuur en Landschap” 1, 2—3, 1946.
15. Wit, R. J. de. De Lemselermaten. „Rijkdommen in het Twentse Landschap”, z.j., p. 17—20.
16. Wit, R. J. de. Het Caricetum diandrae in de moerassen van N.W.-Overijssel. Verschijnt in 1952.

TERRITORIALE WATEREN

G. VAN BEUSEKOM.

Op 3 Augustus 1951, 's morgens aan het Gein bij Abcoude, zien we een paar aardige dingen bij Waterhoentjes. Een jong, al even groot als de ouden maar nog bruinig van kleur, staat zich te poetsen op de waterlelie-bladeren aan de overkant. Het water is hier niet meer dan 10 meter

breed, naar schatting. Als een der ouden langs zwemt gaat het er met bedelroep achteraan. Dan zwemt het alleen een eind verderop, tot waar een ander paar Waterhoenders met kleinere jongen huist. Even later komt het vlieg-rennend over het water terug, achtervolgd door een der ouden