

**HET PLANTENDEK VAN DE
KRIMPENERWAARD I.
PHYTOSOCIOLOGISCHE BESCHOUWINGEN.
Begrippen, Wetten, Bouwbeschrijvende
Methodiek**

door

D. M. DE VRIES.

(Ingekomen 7 Januari 1926).

Inleiding.

Als de storm loeit, het stijgende water de dijken beukt, gevoelt men wat bandeloze vernieling vermag. Noodlottiger dan de losbrekende stormvloed is voor de oervegetatie gebleken de doelbewuste gang der beschavende menschheid, uitroeiend het oorspronkelijke, herstel belettend, die het onder haar hoede nieuwgeborene mede heerschen doet. Het waren de gevallen woudreuzen van weleer, rustend onder de groene bedekking der weiden van het heden, donkerend in heldere wateringen, nu verhard in de zuurheid van het veen; het waren de eenzaam overgebleven nederigen (relictten), die het wagen voort te leven in de nieuwe massa, hen vreemd, die mij in herinnering aan het voorbije, dreven tot een plantkundig onderzoek, historisch getint, van mijn geboorteland, de Crempene (oude benaming voor Krimpenerwaard), tusschen de IJsel en Lek-rivieren, de steden Rotterdam, Gouda, Schoonhoven. Het was mijn leermeester Prof. Pulle, liefde voor de vegetatie in mij ziende, die mij van de paden der zuivere

floristiek zachten voerde binnen het onbekende gebied der phytosociologische wetenschap. Was als beperkt object het meer oorspronkelijke verkieslijk, zoo begon ik na een floristische en oppervlakkig-sociologische voorbereiding van het jaar 1924, in den zomer van 1925 een nauwkeurig morpho-phytosociografisch onderzoek van het „half-culturele” associatie-complex der „schrane landen”, welke studie ik in 1926 hoop te beëindigen. Dit loopend Crempensch weide-onderzoek heeft aanleiding gegeven tot deze publicatie: zooals de methodiek zich ontwikkelde, de begripsvorming in klaarheid voortgang maakte en de algemeene resultaten mij bevredigden, meende ik in het belang van een mogelijke toekomstige ontwikkeling dezer biologische onderwetenschap hier ten lande, niet langer te mogen wachten. Gelukkig is het te noemen, dat de standplaats der tegenwoordige phytosociologen meer dan vroeger is de bodem der werkelijkheid, dat zij het plantendek bewerken als gegeven van de natuur, maar helaas is de begripsverwarring nog groot en als tweede bestaat er nog groot verschil van meening inzake de vormbeschrijvende methodiek. Zwijgen over de recente cardinale punten van strijd zal ik niet; toch staat dit geschrift niet in het teken van critiek (laat critiek in de eerste plaats zijn zelfcritiek!), veeleer zullen van verschillende, sterk uiteenlopende richtingen, opvattingen en resultaten gevat worden in de strekking van dit stuk, dat zoekt te vereenigen inplaats van af te breken. Dat mijn inductieve beschouwingen mogen bijdragen tot verheldering van begrip, aan het streven naar een noodzakelijke eenheid in vormbeschrijvende methodiek bijstand mogen verleen, mag ik slechts hopen. De uit een algemeen oogpunt belangrijke resultaten van mijn onderzoek heb ik tot steun van mijn opvattingen in deze verhandeling weergegeven.

Op deze publicatie hoop ik volgend jaar te laten volgen een floristische en oppervlakkig-sociologische beschrijving

van de schrale landen en rietlanden der Krimpenerwaard, waarop zal aansluiten een verhandeling, waarin ik zal geven een exact beeld van de kwalitatieve en quantitatieve soortensamenstelling van de heerschende associatie van eerstgenoemd associatie-complex; het *Molinietum coeruleae Crempense*. Mijn vriend Smit heeft het historisch gedeelte, het geologisch Crempensch laagveen-onderzoek op zich genomen. Wijden wil ik deze publicatie aan den verderen opbouw door Nederlandsche stamgenooten van de biosociologische wetenschap, welke studie der planten-, dieren- en menschen-gemeenschappen voor de gemeenschap van zoo'n groot belang is.

Een aangename plicht staat mij nog te vervullen: grooten dank wil ik hier brengen aan allen, die mij door hun verstandelijken of lichamelijken bijstand, betoonde bereidwilligheid en hulpvaardigheid mogelijk hebben gemaakt het gewenschte voorloopige te bereiken. Hoezeer ben ik Prof. Pulle niet erkentelijk voor de wijze, waarop hij mij in kennis bracht met de associatie-wetenschap, voor den raad, dien hij mij gaf. Kon ik te vroeg de lust tot philosopheeren niet bedwingen, de sfeer van het streng wetenschappelijk Utrechtsch Botanisch Laboratorium genas mij aanstonds: eerst en vooral is noodig feitenmateriaal! De waardeering ten opzichte van mijn Goudsche studievrienden, van wie ik zooveel medewerking mocht ondervinden, wil ik hier in 't bijzonder uiten aan mijn boezemvrienden Peeters en Smit. Ook jegens mijn vriend Boer, die mij dezen zomer niet geringe diensten bewezen heeft, gevoel ik mij zeer verplicht.

Beschouwingen.

Uit tweeërlei oogpunt kunnen we de wereld van levende wezens, die toch de objecten zijn van de biologische wetenschap „met alle verschijnselen, waarin zij, in verhouding tot elkander en tot de buitenwereld een rol spelen”

(Pinkhof, 1925, p. 19), gezien, gelijk ook de naïeve mensch als vanzelfsprekend doet, als hij met zijn individueel oog onderscheidt dieren, planten, vogels, visschen, boomen, struiken, gras, mos en met zijn gemeenschapsoog een kudde runderen, een vlucht vogels, een school visschen, een heide, een weide, een loofbosch, een pijnwoud. Lieden met een zeer oppervlakkigen blik zien vreemd op, wanneer ze hooren dat er zooveel verschillende grassen zijn en voor velen is mos maar mos. We krijgen dus al direct een splitsing van de biologie in de idiobiologie met als object de afzonderlijke levende wezens in verband met de buitenwereld en de biosociologie met als object samenlevingen of gemeenschappen van levende wezens, eveneens in verband met hun milieu. Is de kenmerkende eigenschap van de levende wezens het levend-zijn, het kenmerk van de samenlevingen is het gezellig voorkomen, de „gezelligheid” of sociabiliteit.

Gams (1918, p. 11) doet goed er op te wijzen, dat we een scherp onderscheid moeten maken tusschen de vegetatie en de flora en fauna van een gebied: „Der Vegetation eines Gebietes stehen dessen einzelne Bewohner gegenüber; die Summe der pflanzlichen ist dessen Flora, die der tierischen dessen Fauna. Die begriffliche Scheidung zwischen Flora und Vegetation ist instinktiv wohl längst vollzogen worden, aber noch heute sind Verwechslungen häufig”. Onder het begrip vegetatie versta ik de geheele totaliteit van levende wezens om ons heen, bevattende dus zoowel de planten- en dierengemeenschappen als de niet-gezellig voorkomende organismen. Vegetatieonderzoek is dus geenszins hetzelfde als biosociologisch onderzoek, hetwelk zich bepaalt tot de studie van den vorm, de samenstelling, het ontstaan, de huishouding en verspreiding van samenlevingen met de verschijnselen die betrekking hebben op invloeden van en op de uitwendige omstandigheden en op verhoudingen tusschen de gemeenschappen onderling.

Evenals de verdeling in tweeën van de idiobiologie in botanie en zoologie, berust ook de splitsing van de biosociologie in phyto- en zoösociologie op de aangehaalde naïeve onderscheiding van een gering aantal uitgesproken grondvormen, dat zijn de hoofdtypen, waarom de levende wezens zich in hun vegetatief uiterlijk of physiognomie groepeeren. Na het werk van Von Humboldt heeft de wetenschap zich pas ingelaten met diens „Hauptformen”; het woord „Grundform” is van Kerner (1863) afkomstig.

Reeds in de oudheid nam men het plaatselijk overheerschen van grondvormen waar en onderscheidde daaraan verschillende formaties als heide, weide, bosch enz. Grondvorm en formatie zijn empirische begrippen en de physiognomische richting van Von Humboldt is in den grond wetenschappelijk.

In verband hiermee moet ik even wijzen op twee andere begrippen. Hier volge de definitie van Warming (1908) van het kunstmatige begrip „levensvorm”: „Onder levensvorm (vegetatievorm) versta ik den vorm, dien het vegetatieve lichaam van de plant (van het individu) aanwijst in harmonie met de omgeving, waarin de levensprocessen plaats hebben, van de wieg tot aan het graf, van de kieming tot aan de rijpheid van het zaad, tot aan den dood”. Er is dus sprake van een deel van de plant, dat men beschouwt als te harmoniëeren met de omgeving, de aangepaste plant, waarvan men omgekeerd dikwijls een gretig gebruik maakt om tot standplaatsfactoren te besluiten, die men niet in staat is op exacte wijze te bepalen. Het organisatietype van een systematische groep is ook iets geheel anders dan de grondvorm, hierbij hebben wij geen beperking tot de physiognomie, maar het geheel der groeotypeerende eigenschappen, waartoe dus ook de zg. indifferente (Gams, 1918, p. 24) = constitutieve = organisatie-eigenschappen behooren, die men on-

mogelijk als epharmonische kan beschouwen, doet ons hen onderscheiden.

We hebben niet het minste recht de eerste ervaringskern, die we verkrijgen bij het bezien der vormenrijkdom der ons omringende vegetatie, hetgeen we dus reeds met een oppervlakkigen blik waarnemen, als het bestaan van grondvormen en formaties, van minder algemeen belang te achten dan wat daaraan door verder nauwkeurig onderzoek toegevoegd wordt, het onderscheiden der eveneens reële soorten en associaties, door wetenschappelijke waarnemers, die dingen zien, die anderen niet zien. Hun veroorlooft de in aanleg aanwezige en door ervaring gescherpte systematische en sociologische blik genoemde praktische objecten der idiobiologie en biosociologie van elkander op de juiste wijze te onderscheiden, dikwerf geen gemakkelijke taak.

„Dasz das selbstverständlich erste Grundobjekt der Biologie, die in der Natur vorkommenden lebenden Einzelorganismen, keine regellos variierende Mannigfaltigkeit von untereinander gänzlich verschiedene Einheiten bilden, sondern sich zu einer begrenzten Anzahl fester Typen mit mehr oder minder ausgeprägten diskontinuïrlichen Uebergängen natürlich gruppieren lassen, ist den Biologen seit den ältesten Zeiten bekannt gewesen. Die Unterscheidung und Beschreibung dieser in der Natur vorhandenen Typen, der Arten, war von alters her der Grund, auf dem die ganze biologische Forschung ruhte. Die Arten waren in der Tat das praktische Grundobjekt dieser Forschung; die Eigenschaften der Arten suchte man durch Induktion von einer Untersuchung eines oder mehrerer Individuen festzustellen und das einzelne Individuum war nur als Exempel zu der Art, der es angehörte, von Interesse“. Met deze woorden begint Du Rietz zijn dissertatie: „Zur Methodologischen Grundlage der modernen Pflanzensoziologie“, Upsala, 1921, waarin hij op heldere wijze

voor de wezenlijkheid van soort en grondvorm als indirecte en van associatie, formatie en associatiecomplex als directe objecten van de phytosociologie („Die Wissenschaft von den natürlichen Pflanzengesellschaften”, p. 17) opkomt en er uitdrukkelijk op wijst, dat de existentie der soorten en associaties geheel onafhankelijk is van alle mogelijke theorieën omtrent het ontstaan. Terloops zij hier opgemerkt, dat het de taak de exacte genetica is het factum van het bestaan der soorten te verklaren; Du Rietz sluit zich aan bij de theorie van Heribert—Nilsson: „Die jetzigen Arten repräsentieren die vitalsten Kombinationssphären von Genotypen” (Heribert—Nilsson, 1918, p. 143). Theoretische bespiegelingen als van Darwin en Lamarck over de constantie en vormingswijze der soorten hebben maar weinig invloed geoefend op de practische systematiek, omdat haar beoefenaars immers te zeer op den bodem der werkelijkheid staan.

Degenen, die soorten en associaties als abstracte eenheden zien, lieten zich overigens niet onbetuigd, zoodat Du Rietz ten overvloede nog eens op deze zaak terug komt door een publicatie: „Der Kern der Art- und Assoziationsprobleme” in de Botaniska Notiser 1923. Op p. 236 zegt hij: „Die Grundeinheit der Systematik ist nämlich schlechweg die Art, ganz unabhängig von ihrem grösseren oder kleineren Umfang in dem einen oder anderen Falle. Und das Kriterium einer Art ist immer dasselbe, nämlich das, dass sie gegen alle anderen Arten in der Natur natürlich abgegrenzt ist. Diese so oft ver-gessene Tatsache ist es nun, die ich etwas näherer erörtern möchte”. In de eerste plaats vormen de genotypen, niet de phaenotypen, de soorten, behooren er tenminste aan ten grondslag te liggen. „Ist dann die Art schlechthin mit dem Genotypus identisch? Sicher nicht, auch wenn es noch nicht ganz ausgeschlossen zusein scheint, dass sie es

in einzelnen Fällen sein kann. Die Art ist ein Komplex von einander nahe stehenden Genotypen, der gegen andere Genotypenkomplexe natürlich abgegrenzt ist" (p. 237—238). Wat het vaak moeilijk maakt de gewoonlijk scherpe grenzen tusschen de genotypen-complexen te zien, is de complicatie veroorzaakt door het optreden der lastige modificaties. Dan komt de reeds genoemde systematische blik te hulp. „Das Ziel des Systematikers ist das, die Arten in der Natur so gut kennen zu lernen, dass er soweit als möglich von dem Phenotypus abstrahieren und trotz diesem den Genotypus sehen kann. Dies ist auch in weit höherem Grade möglich, als sich die meisten Nichtsystematiker vorstellen. Phenotypen, die dem Nichtsystematiker als ungeheuer verschieden erscheinen, erkennt der Systematiker oft als systematisch ganz wertlose Formen derselben Art, die nur durch verschiedene Standortsbedingungen hervorgerufen sind. Und umgekehrt: Phenotypen, die der Nichtsystematiker als fast identisch bezeichnen möchte, werden vom geschulten Systematiker ohne Schwierigkeiten als konvergierende Formen ganz verschiedener Arten erkannt" (p. 236—237). Vooral ook sommige mossen zijn sterk modificeerbaar, om slechts een enkel voorbeeld te noemen: *Hypnum cupressiforme* L. Het vermogen om de soorten juist te onderscheiden verkrijgt men zoo maar niet door te volstaan met enkele exemplaren mee naar huis te nemen en daar te determineeren, maar door volhardend vergelijken in de natuur. Zoo leert men door een sociologische bewerking van de vegetatie, waarbij men de planten onder zeer verschillende omstandigheden waarneemt en met elk spruitje rekening moet houden, genotypen door kenmerken onderscheiden, die men vaak in de flora niet aantreft. Het groote belang van vergelijken-en-nog-eens-vergelijken wordt wel hierdoor gedemonstreerd, omdat mijn vriend Boer, die mij dezen zomer op vele excursies vergezelde en die niet de kunst van determineeren

verstaat, toch weldra in staat bleek de meest voorkomende soorten van de *Molinia coerulea* M n ch.-associatie van de Krimpenerwaard behoorlijk van elkander te onderscheiden en tenslotte specialist was in het opsporen van *Triodia decumbens* B e r n h.-spruitjes en enkele mossoorten. Phytosociologisch onderzoek vereischt een bijzondere specialisatie op floristisch gebied, welke men zich alleen eigen kan maken door zich met groote hardnekkigheid op de gebiedsflora te werpen, totdat men van elk willekeurig plekje der te onderzoeken associaties de voorkomende soorten tot op de kiemplantjes weet te bepalen. Sociologisch werk is dikwijls geen pleziertje, en zoo men onder minder gunstige omstandigheden toch iets behoorlijks bereiken wil, kan het hooge eischen stellen aan het lichamelijk uithoudingsvermogen.

Exact phytosociologisch onderzoek, gebaseerd op een grondige floristische kennis, zal behalve ter oplossing van sociologische problemen en passant bijdragen tot vermeerdering van de systematische kennis, de kennis van de flora en fauna van een gebied (zoo vond ik het zeldzame bladmos *Cinclidium stygium* Sw. in de Krimpenerwaard op meerdere plaatsen) en gegevens verschaffen omtrent het voorkomen van planten onder zeer verschillende omstandigheden.

Volgen wij nu weer Du Rietz als hij p. 238 de vraag stelt: „Worin liegt nun diese Abgrenzung?“ Om dit duidelijk te maken, denken we ons de in de natuur voorkomende genotypen op de abscis gerangschikt volgens hun gelijkenis en geven de talrijkheid van elk genotype door een verticale lijn aan. We onderscheiden dan vier gevallen (l. c. fig. 1, p. 237). In het eerste geval groepeeren de genotypen zich om zekere centrale typen, en de werkelijk intermediaire ontbreken volkomen, we hebben te maken met scherp begrensde, ideale soorten; in geval *b* ontbreken de intermediaire genotypen niet volkomen, spelen echter in verhouding tot

de typische slechts een geringe rol („mittelgute Arten”); in *c* zijn zij slechts weinig minder talrijk („schwache Arten”) en in *d* hebben wij het extreme geval „wo die Genotypen eine einzige Serie von ungefähr derselben Häufigkeit bilden. Es ist in diesem Falle eigentlich nur eine Konstruktion, Arten zu unterscheiden, und die Grenzen sind nur konventionell. In diesem Falle sucht der Systematiker selbstverständlich durch eine kollektivere Fassung der Arten eine objektivere Begrenzung derselben zu erhalten; d. h. man erweitert die Art, bis man eine Senkung der Kurve von Typus *a*, *b* oder *c* erreicht”. Er is bij de begrenzing geen kwestie van smaak. „Die eine Begrenzung ist richtig, die andere ist unrichtig” (p. 239). „Die obigen Ausführungen gelten für alle Arten, ganz unabhängig davon, ob sie „gross” oder „klein”, sehr oder wenig variabel sind” zegt Du Rietz p. 240 en hij licht dat nog nader toe. Hij besluit met de volgende woorden het hoofdstuk van zijn uiteenzetting, handelend over het soortbegrip: „Die Art ist die Grundeinheit der Systematik und eine Art ist eine Art, ganz gleichgültig ob sie *Diapensia lapponica*, *Viola tricolor* oder *Hieracium marginelliceps* heisst. Irgend ein prinzipieller Unterschied zwischen diesen Fällen liegt nicht vor”, waar ik het geheel mee eens ben.

We gaan nu over tot het eveneens empirische begrip associatie, voor ons van zoo'n overwegend belang omdat het de directe grondeenheid is van de phytosociologische wetenschap in tegenstelling met de soort, welke slechts van indirect belang is. Het woord „associatie” is door Von Humboldt (1807) het eerst gebruikt en internationaal gemaakt door Flahault en Schröter (1910). De analogie van Du Rietz tusschen soort en associatie heeft alleen betrekking op het bestaan dezer eenheden; de reeds besproken krommen gelden evenzeer voor de associaties, „anstatt Genotypen setzen wir nur Artenkombinationen” (1923, p. 241). „Sie sind in der Natur

existierende, durch die Natur selbst mehr oder minder scharf und deutlich abgegrenzte Artenkombinationen" (1921, p. 13). De grenzen zijn nu over het algemeen scherp, dat wil dus zeggen de intermediaire vormen ontbreken geheel of zijn zeer gering in aantal. Voordat Du Rietz (1923, p. 242) een definitie van associatie geeft, merkt hij zeer terecht op: „Je mehr man die natürlichen Assoziationen wirklich empirisch kennen lernt, desto überflüssiger werden ja die Definitionen und es ist erfreulich zu sehen, dass wir schon jetzt in der Pflanzensoziologie so weit gekommen sind, dass man Definitionen der Assoziationsbegriffes ebenso wenig benötigt wie in der Systematik Definitionen des Artbegriffes und anstatt dessen die Assoziationen als in der Natur ohne weiteres gegebene Einheiten betrachtet". Zooals de systematische blik ons de soorten juist doet onderscheiden, kunnen we op de sociologische visie vertrouwen wat betreft de associaties. Het volk, dat alleen met oppervlakkigen blik de vegetatie gadeslaat, wordt alleen getroffen door het verschijnsel van het plaatselijk overheerschen van een bepaalden grondvorm en onderscheidt daarnaar slechts verschillende formaties, zooals reeds is opgemerkt. Geschoolde systematici zullen echter meer zien, zoo zij tenminste door steeds te staren naar de afzonderlijke boomen niet blind geworden zijn voor hun gemeenschap, het bosch. Ook ons gemeenschapsoog moeten we oefenen, wil deze waarnemingsbron de wetenschap hare producten leveren. Door verscherping van systematischen blik en sociologische visie, niet door floristisch en faunistisch onderzoek alleen, verkrijgt men kennis van de vegetatie. Zien wij dus met beide oogen flink open, bij het doorgaan van een bepaald gebied nauwlettend toe op de samenstelling van het plantendek, wat kunnen wij dan reeds daaraan waarnemen, voordat met een gedetailleerd analytisch onderzoek aangevangen wordt?

Dwaal met mij door het gebied van mijn Crempensch sociologisch onderzoek, het gedeelte van het Hollandsch laagveengebied, omsloten door de rivieren IJssel, Lek en Vlist, vroeger bedekt met zware bosschen, waar nu nog alleen armzalige restjes van voortvegeteeren. In de eerste plaats zien we de grondvormen en wel meer dan de onwetenschappelijke massa, maken bijv. onderscheid tusschen korstmossen, veenmossen en de rest van de mossen. Du Rietz (1921, p. 131—132) geeft een grondvormensysteem van Scandinavië, dat zeker wel algemeene geldigheid heeft voor Noord- en Midden Europa en betrekking heeft op collectieve grondvormen, niet op de „elementaire grondvormen”, die volgens hem zeker wel bestaan, maar aan welker studie we nog lang niet toe zijn. Dan treffen we een groote verscheidenheid van soorten aan, waaronder er ook zijn, die we hier niet zouden verwachten, indien we niet eenigszins op de hoogte waren van vroegere vegetatietoestanden; het zijn meestal sterk geïsoleerde species als enkele boomsoorten, *Viola canina* L. (talrijk in meer oorspronkelijke weide-associaties), *Viola tricolor* L. *z. vulgaris* Koch, *Erica Tetralix* L., *Pirola rotundifolia* L. *Hieracium Pilosella* L., op te vatten als relictën. Voorts beschouwen we de voorkomende formaties, dat zijn volgens Du Rietz, Fries en Tengwall (1918) „in der Natur regelmässig wiederkehrende Kombinationen von Grundformen, Pflanzengesellschaften mit bestimmter Physiognomie, aber wechselnder floristischer Zusammensetzung”. We naderen een griend en zien, dat deze formatie niet alleen uit boomen bestaat, hoewel die er het aanzien „bosch” aangeven, maar dat een gedeelte van den bodem bedekt is met tot twee meters hoge kruiden, het andere met grassen. Het verschijnsel, waar wij hier het oog op hebben, is dat van de natuurlijke samenstelling van het plantendek uit lagen.

Reeds Kerner (1863) merkte het bestaan van deze

„Schichten” op, die als verdiepingen van een huis op elkander volgen, en Hult (1881) maakte een diepere studie van het vraagstuk der lagen. Het lijkt mij het beste hier zijn samenvatting ervan te geven: „In den Formationen reihen sich die Bestände in Schichten übereinander. Diejenigen Formen, die auf derselbe Höhe über der Unterlage den grössten Raum einnehmen, gehören zur selben Schichte. Manche Formen haben ihre grösste Blätter- und Zweigenenge an der Basis gesammelt, andere ein Stück höher und wieder andere haben sie hoch über dem Substrat auf einen einfachen Stamm hinaufgezogen. Manche Formen sind von unten bis oben gleich dick; in diesem Falle bestimmt ihre totale Höhe, zu welcher Schichte sie gehören.

Wenn man eine Schichteneinteilung theoretisch konstruieren wollte, so würde man eine zahlreiche Menge verschiedener Schichten enthalten, die ohne Grenzen ineinander übergehen. Wenn man aber der eigenen Anweisung der Natur folgt, so findet man, dass die Zahl der Schichten in Wirklichkeit ziemlich begrenzt ist” (1881, p. 61) Hult en in navolging van hem Sernander, de stichter van de Zweedsche phytosociologische school van Upsala, met de meeste zijner leerlingen onderscheiden 7 lagen:

Die Bodenschichte.....	0 -0.3 dm	Die Gebüschschichte.....	0.8- 2 m
„ unterste Feldschichte	0.3-1 „	„ unterste Waldschichte.	2 - 6 „
„ mittlere „	1 -3 „	„ oberste „	. 6 -15 „
„ oberste „	3 -8 „		

Volgens de ervaring van Du Rietz komt het eer bij uitzondering dan regelmatig voor, dat deze zeven lagen goed omgrensde eenheden vormen; hij volgt dan ook het voorbeeld van Nilsson (1902), waarbij ik me eveneens slechts kan aansluiten, door te volstaan met één veldlaag inplaats van drie en één woudlaag inplaats van twee, zoodat we in 't algemeen vier lagen kunnen onderscheiden, nml.:

- A. de woudlaag (onderste grens ca. 2 m),
- B. de struiklaag (bovenste grens 2, onderste 0.8 m),
- C. de veldlaag (bovenste grens 0.8 m) en
- D. de bodemlaag, bestaande uit een meer of minder samenhangend kleed van mossen en korstmossen, benevens de basale gedeelten van andere grondvormen.

Sernander (1918, p. 652) wees er reeds op, dat we nog een wortellaag hebben te onderscheiden, welke we echter wegens de daaraan verbonden praktische bezwaren bij de gewone vegetatieanalyse niet aan een onderzoek kunnen onderwerpen. Du Rietz (1921, p. 134) behandelt in aansluiting op Carlsson (1902) dan nog de laagindeeling bij waterplanten-gemeenschappen.

We bevinden ons nog steeds in de genoemde griend, de Groote Eendenkooi van polder Wellepoort, bewesten Berkou (oude, juiste, benaming voor Berkenwoude), dit voorjaar nog een prachtige Schollevaarskolonie van honderden vogels (nu helaas totaal uitgemoord) en constateeren, dat de boomlaag bijna uitsluitend uit hooge esschen bestaat, brandnetels vormen de struiklaag en onder de grassen, die de veldlaag samenstellen, overheerscht *Holcus lanatus* L., hoewel merkbaar lijdend door de uitwerpselen der „vliegende reptielen”. We verlaten de kooi, blij dat we van het bombardement met rotte visch en den ondragelijken stank verlost geraken en trekken het Oosten in. In Beneden-Heul (Zuid) beschouwen we een andere griend, een elzenboschje, klaarblijkelijk een nog niet lang verlande plas van een vroegere eendenkooi, want steken we den kloet uit onze schouw in den bodem, dan schiet hij na het overwinnen van den eersten tegenstand gemakkelijk in de diepte weg. Dikke braamtakken hinderen ons bij het doorloopen en de veerende bodem is gedekt met een gesloten moslaag, waarin een duidelijke, maar onregelmatige scheidelijns opvalt, ten noorden waarvan *Mnium hornum* L. domineert, terwijl in het zuidelijk gedeelte *Hylocomium*

squarrosus B. et S. de oppermacht voert. We gaan nu, de brandende zon voor ons, in zuidelijke richting, links en rechts van den weg grazen de koeien: waar eens oerwoud was, overheerscht thans de weide-formatie. Een boschrijke zoom wenkt ons, de Lekkerkerksche Boezem (een van de oudste afwateringen van de Krimpenerwaard, verloopende van de Kijfhoekskade onder Zuidbroek naar Krimpen), in welker bosschages ver van alle menschelijk verkeer eenige overgeblevene Zachte Berken (*Betula pubescens* Ehrh.) en Grauwe Elzen (*Alnus incana* D. C.) ons aan vroeger herinneren. De noordoostelijke wind is in den namiddag opgestoken en over de verre hooilanden, die ons hier in het hart van de Crempene overal omgeven, hangt een grauwe nevel van stuifmeel, in zijn massaliteit afkomstig van een en dezelfde grassoort, welke zich alom aan ons oog opdringt: *Holcus lanatus* L., de Witbol. Over de geheele waard verspreid, tusschen de weiden s.s. en bemeste hooilanden als verdwijnend, liggen echter nog hooilanden van een geheel ander type, de zg. schrale landen, met een zeer oorspronkelijke begroeiing, maar gering in opbrengst. (Gewoonlijk één snede hooi einde Juli of begin Augustus, terwijl het ook wel voorgekomen is, dat men het in 't geheel niet de moeite waard achtte tot maaien over te gaan). Deze grasvenen — „Rasenmoore” noemt Lorenz (1858) ze — bedekten nog niet lang geleden een groote uitgestrektheid, maar de kalkhoudende kunstmeststoffen doen ze als sneeuw voor de zon verdwijnen, reden waarom ik zoo'n haast gemaakt heb met mijn beschrijvend morpho-sociologisch onderzoek. Dank zij het schitterende weer en de hulp van vrienden ben ik er dezen zomer in geslaagd een kleine zestig bunder, wat soortensamenstelling betreft, met mijn nog te bespreken methodiek nauwkeurig te analyseeren; het is echter te hopen dat er voor eventueel synoecologisch onderzoek nog voldoende terrein bewaard

zal blijven. De indruk, dien deze schrale landen maken, is eenigszins heideachtig met verspreide struiken van *Salix aurita* L. Zien wij op de floristische samenstelling toe, dan bemerken wij aanstonds, dat hier het stijve gras *Molinia coerulea* Mnch. de eerste viool speelt en een meer of minder dicht gesloten zode vormt. Hier en daar, meer regelmatig naar de slootkanten toe, geeft *Agrostis canina* L. den toon aan en hoewel heel zelden, kan ook *Calamagrostis lanceolata* Rth. plaatselijk domineeren. Het overheerschen van *Molinia* in de veldlaag gaat nu dikwijls gepaard met het voorkomen van een prachtige moslaag van *Hypnum cupressiforme* L.; op drogere plaatsen overheerschen in de bodemlaag echter korstmossen, terwijl mossen ook nagenoeg geheel kunnen ontbreken. Hoogveenontwikkeling ontstaat hier, wanneer *Sphagnum* soorten, door vochtigheid begunstigd, een eerste rol gaan spelen. *Leucobryum glaucum* Schmpr. vormt associatie-individuën van zeer beperkten omvang (tot enkele m² grootte). Bij onze terugreis naar Gouda nemen we nog even een kijkje in enkele boezems aan den IJseldijk, waarin het verlandingsproces voortgang maakt, en constateeren, dat behalve de veenmos- of *Sphagniden*-formatie, die hier binnen den rietzoom (*Phragmites communis* Trin.-Ass.) de overhand heeft, associaties als het *Molinietum coeruleae* en het *Agrostidetum caninae* zich toch ook niet onbetuigd laten.

Geven we ons nu rekenschap van onze voorloopige waarnemingen bij het beschouwen van het plantendek van een gebied, dat een zekere afwisseling in begroeiing vertoont. We zijn dan gekomen tot het constateeren van het volgende phaenomeen: Het plantendek van een gebied wordt door het plaatselijk overheerschen van grondvormen verdeeld in formaties, welke opgebouwd zijn uit lagen, waarin plaatselijk of de een of de andere soort overheerscht. Be-

schouwen we deze phytosociologische hoofdwet nader.

Voor de formatie is alleen een vereischte de vorming door een bepaalde grondvorm van een zeker omlijnd aaneengesloten geheel, waarbij de talrijkheid van andere grondvormen in ondergeschikte lagen binnen dit volumen (door den zich het eerst aan ons oog opdringenden, dus hoogsten, grondvorm ingenomen) van geen waarde is. Het doet er voor het type van boschformatie niet toe of grassen in de veldlaag welig tieren, of mossen een prachtig kleed vormen, dus oneindig talrijker zijn dan de boomen; zij, de boomen van een zeker grondvormtype, vormen het type van bosch. Zoo is een loofbosch een gedeelte van het plantendek bepaald door een aaneengesloten geheel van loofboomen. Zijn de boomen verstrooid of verdwenen, dan bepaalt de physiognomie van de grassen van de veldlaag de weide-formatie; geraakt de continuïteit van de graszodenbedekking te loor, dan slechts kan er sprake zijn van een mos-formatie. Du Rietz kan ik niet volgen, wanneer hij in zijn formatie-systeem (1921, p. 136—140), welk systeem Osvald (1923) ook volgt, bijv. spreekt van *Prato-deciduimagnolignosa* of Wiesen-Falläubwälder en *Eubryo-paludiherbosa* of Moosreiche Krautgrasmoore. Zeker kunnen wij meer formaties onderscheiden dan het volk (dat geen onderscheid maakt uit interesse voor de vegetatie op zichzelf, maar uitgaat van het nuttigheidsprincipe), maar slechts in evenredigheid met een toenemende kennis van het aantal grondvormen, door een intensiever beoefenen van deze grondvormenstudie te verkrijgen. De limiet van het aantal formaties wordt bepaald door het aantal elementaire grondvormen, dat in het gebied in staat blijkt formatie te vormen.

Nu het tweede gedeelte van de wet: In de lagen van het plantendek van een gebied overheerscht plaatselijk of de een of de andere soort. De gedeelten van een laag, waarin een bepaalde soort domineert,

behooren tot dezelfde associatie; bijgevolg vormt deze wet het uitgangspunt van de associatiewetenschap. De betreffende soort noemen wij de dominant en naar de dominant benoemen wij de associatie in de eerste plaats. Aldus:

Soorten:	Associaties:
<i>Alnus glutinosa</i> Gaertn.	<i>Alnetum glutinosae</i> .
<i>Molinia coerulea</i> Mnch.	<i>Molinietum coeruleae</i> .
<i>Hypnum cupressiforme</i> L.	<i>Hypnetum cupressiformis</i> .
<i>Sphagna</i> .	<i>Sphagneta</i> .

We kunnen slechts van overheersching of dominantie spreken, indien de soort de grootste massa vormt, het grootste volumen inneemt, hetgeen we gewoonlijk zeer gemakkelijk kunnen waarnemen. In dit verband moet ik er echter even op wijzen, dat we niet mogen volstaan met een laag alleen van boven te bezien, daar het bijv. voorkomt, dat groote bladeren talrijke plantendeelen aan ons oog onttrekken.

Het feit, dat de grenzen tusschen de associaties scherp zijn, is wel hierop terug te voeren, dat van het aantal soorten, dat in een gebied voorkomt, er slechts een betrekkelijk gering aantal in staat blijken te zijn een overheerschende rol te spelen, waarvan een aantal dan nog zóó beperkt plaatselijk overheerscht, dat het oppervlak, door hen ingenomen, practisch in het niet zinkt bij de groote uitgestrektheden, door slechts enkele associaties bedekt.

Het volumen, dat elke soort plaatselijk inneemt, wordt bepaald door het product van het aantal en het gemiddeld volumen der individuen, waarbij we wel moeten bedenken, dat niet in aanmerking kunnen komen spruiten, die zóó klein zijn, dat ze de laag niet bereiken. Als voorbeeld diene, dat *Agrostis canina* L. in het *Molinietum* van de Krimpenervaard talrijke kleine spruitjes

vormt van slechts enkele mm hoogte, terwijl de moslaag van Hult tot 3 cm gaat. Beiden, abundantie en gemiddeld volumen van de dominant, zijn bijgevolg van belang voor de dominantie. Het gemiddeld volumen nu van een soort is een maat voor den welstand of de prosperiteit, waarvoor behalve de vegetatieve ontwikkeling, ook nog kenmerkend is de mate van bloei en zaadvoortbrenging. Zelfs voor de dominant geldt, dat plaatselijk haar gemiddeld volumen zeer kan variëren. Wat de abundantie betreft, deze bepaalt het min of meer gesloten zijn van de associatie (voor de ass. is in tegenstelling met de form. geenszins noodzakelijk de vorming van een aaneengesloten geheel) de mate van gezelligheid of sociabiliteit van de dominant.

Men kan zich voorstellen, dat in een associatie een soort met klein volumen talrijker voorkomt dan de dominant. Werpen we een blik om ons heen, dan komen we al direct tot de uitsluiting van talrijke associaties, waarvoor dit onmogelijk het geval kan zijn, nml. die associaties, waarin slechts één soort in talrijkheid iets te beteekenen heeft: de dominant. Dergelijke ass. zijn bijv. het *Alnetum*, *Fraxinetum*, *Urticetum*, *Holcetum*, *Calamagrostidetum* en allerhande mos-associaties van de Krimpenerwaard. Bestond er aanvankelijk twijfel ten opzichte van het soortenrijke *Molinietum Crempense*, waarvan ik objectief statistisch ook de abundantie onderzoek, hier zij voorloopig medegedeeld, dat geen enkele soort zelfs niet in het absolute spruiten-aantal met *Molinia* kan wedijveren, waarbij verwezen wordt naar lijst 3. (Wat het woord „absolute” voor *Agrostis canina* L. beteekent, weten we; het aantal spruiten van deze soort dat van belang is voor de massa zal waarschijnlijk lager zijn dan dat van de soort die op de ranglijst volgt: *Carex panicea* L.) We krijgen dus als wet, dat in een associatie de soort, die domineert, ook het talrijkst is. Het bestaan van asso-

ciaties is terug te voeren tot een overheerschen ook in talrijkheid van dominanten: de plaatselijk meest sociale soorten. Van de verklaring der realiteit van de associatie zijn we gekomen tot de verklaring van de sociabiliteit, een gegeven eigenschap, eigen aan de sociale soorten (de mensch, zoowel als talrijke dier- en plantenspecies), die, zoo de uitwendige omstandigheden het maar eenigszins veroorloven, in kleinere of grootere groepen voorkomen in een min of meer innig verband, zoo innig soms, dat het in die gevallen bijkans niet uit te maken is of men met een of meer individuen te doen heeft. Zeer opvallend is het verschijnsel, dat sommige sociale soorten in staat blijken in zeer verschillend milieu oorzaak te zijn van het ontstaan van associaties. Om enkele voorbeelden te noemen: *Holcetum*-individuen kan men aantreffen zoowel op bemesten als onbemesten veengrond, in bosschen, zelfs in miniatuur op rieten daken der huizen en in knotwilgen; *Molinietum*-individuen komen voor op allerlei droge en vochtige gronden, die niet bepaald moerassig zijn, al of niet onder boomen en in hoogvenen, voor welker vorming door *Sphagnum*-species juist een groote vochtigheid noodig is. Andere soorten vereischen meer speciale omstandigheden. Terloops wil ik opmerken, dat de variatiebreedte van milieu, waaronder een soort sociaal voorkomt, geenszins dezelfde behoeft te zijn als die, waaronder zij bestaansmogelijkheid heeft.

Dit vermogen van de soort om onder een meer of minder groote variatie der uitwendige omstandigheden sociaal voor te komen, vormt den aard van gezelligheid, is als erfelijke eigenschap te beschouwen, wat niet weg neemt, dat onder de gegeven variatiebreedte behalve de mate ook de wijze van sociabiliteit door de uitwendige omstandigheden modificeerbaar is. Hier volgen eenige illustratieve voorbeelden. *Triodia decumbens* Bernh. is een grasje, dat zeer regelmatig,

maar geïsoleerd voorkomt in het *Molinietum* van de Krimpenerwaard. In een prachtig, $\pm 12000 \text{ m}^2$ groot, *Agrostidetum caninae* L.-individu, gelegen in den Lekkerk. Boezem vond ik deze soort echter in mooie kleine vaste zoden. *Molinia* zelf, welk gras in *Sphagneta* en op moerassige plaatsen dun gezaaid is, ziet men aan hoogveenranden en in bosschages in groote pollen optreden, terwijl de schrale landen bedekt zijn door een meer of minder dicht gesloten zode. Denk eens aan *Carex paniculata* L. en vergelijk haar kolossale pollen van den waterkant met de nietige exemplaren daar eenzaam in het veenmos!

Discussiëren we niet over de mogelijke voor- en nadelen van het sociale leven voor de soort zelf, maar dit mogen we wel vooropstellen, dat het optreden in massa op de oorspronkelijke standplaats in de een of andere richting wel een zekeren invloed moet oefenen, die leidt tot de secundaire standplaats van de associatie.

Ter verduidelijking moeten we alvorens verder te gaan het noodzakelijk even hebben over een van de oudste begrippen van het vegetatie-onderzoek, het begrip **standplaats** en wat daaraan annex is. Volgens Flahault en Schröter is de standplaats de kleinste physiografische of topografische eenheid. Hun definitie, op het Brusselsche Congres van 1910 aangenomen, luidt als volgt: „Unter Standort (station, habitat) versteht man die Gesamtheit der an einer geographisch bestimmten Lokalität wirkenden Faktoren, soweit sie die Pflanzenwelt beeinflussen.” Gams, (1918, p. 18) vindt dit begrip veel te rekbaar, „denn unter einen „geographisch bestimmten Lokalität“ kann man sich alles mögliche vorstellen.” Schröter gaf in 1902 volgende definitie „Unter einer Lokalität verstehen wir die Gesamtheit der übereinander liegenden Teile der Litho-, Hydro- und Atmosphäre eines geographisch bestimmten und benannten Raumes, soweit sie durch ihre pflanzlichen Bewohner verbunden sind; unter einem Stan-

dort verstehen wir die sich gleich bleibende Kombination klimatischer und Bodenfaktoren." Kraus (1911) nu komt reeds tot de stelling: „Es sind auf kleinstem Raum in der Natur eine unendliche Mannigfaltigkeit chemisch und physikalisch verschieden gebauter „Standorte" gegeben" en Gams (1918) onderscheidt de standplaats van de levensplaats of biotoop. Op p. 20 zegt hij: „Nach der Definition von Flahault und Schröter sind die in kleinsten Lokalitäten wirkenden Faktoren ebensogut „Standorte" wie die auf „häufig wiederkehrenden Bodenkomplexen", also diejenigen von südexponierten Kork-eichenrinde oder feuchtem Renntiermist ebenso wie ein Torfmoor oder eine Sanddüne. Es scheint mir zweckmässig hier eine Scheidung vorzunehmen und das Wort „Standort" auf die grössern Einheiten, und zwar auf die Lokalitäten, nicht auf die Faktoren, zu beschränken. Für die „Lokalitäten mit kleinstem Raum" schlage ich die Bezeichnung Lebensort oder Biotop vor." En verder: „Der Lebensort ist dem „mathematischen Ort" zu vergleichen, er ist ein geometrisches Gebilde, das im Grenzfall linien-, ja punktförmig werden kann. Er ist diejenige physiographische Einheit, an der alle physikalischen und chemischen Faktoren völlig einheitlich sind. Der Lebensraum einer Pflanze (bei einer höhern der „Wurzelort") umfasst demnach die Summe aller von ihnen eingenommenen Lebensorte; die darin wirksamen Faktoren resultieren aus allen der an den einzelnen Lebensorten auf den Organismus einwirkenden. Sie sind also für einen Baum wesentliche andere als für ein mit ihm den gleichen „Standort" einnehmendes Gras." Daarna bespreekt Gams in het kort de oecologische factoren en vervolgt p. 21: „Es ist zu beachten, dass ein wesentlicher Unterschied zwischen dem „Standort" in meiner Fassung und dem „Lebensort" darin liegt, dass nur für den Standort die Unterscheidung nach edaphischen, klimatischen und orga-

nogenen oder biotischen Faktoren (Schröter 1902) vollauf berechtigt ist: die klimatisch bedingten Standorte bleiben innerhalb desselben Distrikts die gleichen, wogegen die edaphisch oder biotisch bedingten viel rascher wechseln. Ganz anders bei den Lebensorten: hier wirken nur die direkten physikalischen und chemischen Faktoren, ganz unbekümmert um ihre Herkunft. Dass unter den „indirekten Faktoren“, die die direkten bestimmen, die biotischen von hervorragender Bedeutung sind, wird oft noch zu wenig gewürdigt“.

In den zin van Gams wil ik het woord standplaats gebruiken; ten opzichte van de soort lijkt mij zijn onderscheiding voldoende. Wij willen nu de habitatten opzichte van de associatie beschouwen. Reeds Willdenow, de vader van de phytosociologie, was doordrongen van den machtigen invloed van de plantenwereld op de standplaats, wat blijken mag uit volgend citaat (1818, p. 507): „Nackte Felswände, auf denen nichts wachsen kann, werden durch die Winde mit dem Samen der Flechten bedeckt, der im Herbst und Frühjahr, wo er zur Reife gedeiht, durch die zu der Zeit gewöhnlichen Staubregen zum Keimen gebracht wird. Er wächst aus und bekleidet mit seinem farbigen Laube den Stein. Mit der Zeit treiben Wind und Wetter feinen Staub in die rauen Zwischenräume, auch setzen vergangene Flechten selbst eine dünne Rinde ab. Auf dieser kärglich ausgestreuten Erde können schon die durch Zufall dahin getriebenen Samen der Moose keimen. Sie dehnen sich aus und machen eine angenehme grüne Schichte, die schon zur Aufnahme kleinerer Gewächse geschickt ist. Durch das Vermodern der Moose und kleineren Pflanzen entsteht allmählig eine dünne Erdschichte, die sich mit den Jahren vermehrt, und zuletzt zum Wachstume verschiedener Sträucher und Bäume bequem wird, bis endlich nach einer langen Reihe von Jahren, da, wo ehemals

nackter Felsen waren, ganze Wälder mit den prächtigsten Bäumen besetzt, das Auge des Wanderers ergötzen".

Velen hebben zich nadien bezig gehouden met dynamisch phytosociologisch onderzoek, met de veranderingen, die het plantendek doormaakt, wat toch neerkomt op ontstaan, zijn en vergaan van associatie op associatie. Onder de biotische factoren is de beteekenis van de plant een geheel andere dan die van mensch en dier: "Another source of confusion lies in the fact that biotic succession is stated to be due to plants and animals. The rôle of plants is that of reaction upon the habitat, as a consequence of which one stage succeeds another. Such a reaction is typical of all succession, and the latter would be impossible without it. Man and animals on the contrary, are initial causes, as is topography, and have little to do with reaction. Hence, as already shown (Chapter III), it is imperative for the understanding of vegetational development to distinguish initial causes, topographic, climatic, and biotic, from ecesic or continuative causes, of which reaction is the most striking". (Clements, 1916, p. 173). De massale oecologische werking van de dominant verandert den oorspronkelijken toestand van het complex litho-, hydro-, atmosfeer en er ontstaat een nieuwe standplaats, ten opzichte van de associatie dus secundair. Menschen en dier veranderen eveneens actief uitwendige omstandigheden; bij dieren zal dit kunnen geschieden volgens handelingsschemata op complexe instincten terug te voeren; de mensch verandert doelbewust zijn primaire standplaats; werden zwervende stammen niet secentair door den landbouw? Ten opzichte van de standplaatsen van plantengemeenschappen zijn de menschelijke en dierlijke invloeden slechts „initial causes".

De aard van de oecologische werking kan velerlei zijn; zoo hebben boomen niet alleen invloed door de vorming van een laag bladaarde, maar zij verminderen min of meer

de lichtintensiteit, geven beschutting en steun aan andere planten. De zodevorming door *Molinia coerulea* Mnch. en *Agrostis canina* L. leidt tot de vorming van een geheel anderen weide-bodem en door de eigenschap van het veenmos om het atmosferische water vast te houden verkrijgt het hoogveen zijn groote zelfstandigheid, onafhankelijkheid van den oorspronkelijken bodem waterstand.

Geenszins behoeft de invloed van de associatie als oecologische eenheid beperkt te blijven tot de haar eigen standplaats, maar ook naar buiten zal deze zich laten gevoelen. Bekend is het vermogen der *Sphagnum*-soorten om den zuurgraad van den bodem zoozeer te verhoogen; Chodat (1924, Ch. III), vond in plasjes tusschen het veenmos pH's van 5,45 en 4,2, waarden zelfs lager dan het perssap uit het mos. Het kan niet anders of dit zure excretieproduct der *Sphagnum*-associaties vormt een geducht strijdmiddel, zonder pardon treffend alle min of meer alcaliphiele planten. Bij den strijd om het bestaan, de voortdurende worsteling om de oppermacht, wordt door de associaties partij getrokken van de schommeling der gemeenschappelijke standplaatsfactoren binnen haar gegeven breedte (bijv. een zomer met meer of minder neerslag dan normaal) of een wijziging in het evenwicht der secundaire standplaatsfactoren. Om slechts twee voorbeelden te noemen: in de eerste plaats het verloop van den strijd tusschen het *Molinietum* en *Sphagnetum* onder invloed van de vochtigheid (beide associaties kunnen op hun beurt progressief optreden) en in de tweede plaats het ontstaan van *Holceta* door kalkbemesting van *Molinieta*, terwijl (in de Krimpenerwaard) de natuurlijke *Holceta* zeer in de minderheid zijn tegenover de *Molinieta* en zelfs *Agrostideta*. De secundaire standplaats zal variëeren naar gelang de primaire standplaats verschillend is en de invloed van de dominant zich in meer of mindere mate heeft

doen gelden, welke invloed afhankelijk is van de oorspronkelijke standplaats en den tijd van „reaction”.

Wij moeten scherp uit elkaar houden de begrippen **secundaire standplaats en associatie**! De dominant, waarnaar in eerste instantie de associatie genoemd wordt, bouwt weliswaar de eigen standplaats van de grondeenheid der phytosociologische wetenschap op, maar deze laatste, de associatie, is de soorten-combinatie, die de secundaire standplaats inneemt, scherp gescheiden van andere soorten combinaties in hetzelfde gebied, het floristisch uiterlijk van de secundaire standplaats. Ik wil hiermee niet zeggen, dat de associatie haar bestaan als soorten-combinatie alleen te danken heeft aan de oecologie van haar standplaats; zeer zeker spelen historisch-geografische oorzaken (Braun—Blanquet, 1921) ook nog hun rol, immers een willekeurige soort moet toch in een gebied gegeven zijn, wil zij ter plaatse deel uitmaken van een of meerdere associaties.

In verband hiermee verdient het aanbeveling de associaties in de tweede plaats te benoemen naar de streek, waar zij het eerst beschreven werden, ook al blijkt later, dat haar een veel grootere uitgebreidheid toekomt. Zoo kan ik nu reeds onderscheid maken tusschen het *Molinietum Limmatense* (Scherer, 19..) van de alluviale gronden van het Limmat-dal, het *Molinietum Salisburgiense* (Lorenz, 1858) van de venen van het praealpine heuvelland van Salzburg en het *Molinietum Crempensis* uit de Krimpenerwaard, waarvan een beschrijving van eigen hand volgen zal. „Het” *Molinietum* is geen associatie, is een groep wezenlijk verwante associaties, die de dominant (*Molinia*) gemeen hebben. De verschillende associaties, die onder eenzelfde gebied ressorteeren, mogen wij natuurlijk wel kortweg naar de respectievelijke dominanten onderscheiden.

Later, wanneer eenmaal meerdere associaties van eenzelfde groep beschreven zijn volgens methodes, die tenminste vergelijking der objecten veroorloven, kunnen we gaan classificeeren en benoemen volgens typische verschillen en gelijkenissen der soortencombinaties.

Gaan we nu in een gegeven gebied de ontwikkeling der associaties na, dan kunnen we waarnemen, dat eenzelfde ass. onder meer of minder verschillende omstandigheden voorkomt en wel in stadiën van eerste ontwikkeling, zeker evenwicht en achteruitgang. Bij de vorming van de secundaire standplaats zullen er soorten van de oorspronkelijke standplaats, voor wie de nieuwe voorwaarden niet te ongunstig zijn, voort blijven leven in de groeiende associatie; anderen verdwijnen binnen korten of langen tijd. Zaden zullen worden aangevoerd en de resulterende ass. zal kunnen bestaan uit planten, die oorspronkelijk ter plaatse aanwezig waren of met de nieuwe standplaats verschenen. Het schijnt Arrhenius (1920) toe, dat de associaties zelf de optimum reactie van den bodem regelen; Chodat (1924, p. 40) gelooft eveneens aan de actieve werking van de ass., maar: „Mieux vaut se borner, nous semble-t-il à dire qu'un type d'association végétal, en modifiant le pH du sol, prépare l'avènement d'un autre type; ainsi le *Picetum* ou le *Laricetum*, confèrent au terrain une réaction qui rend possible l'installation de la *Rhodoraie*. On ne peut concevoir, en effet, que la *Buxaie* s'installe directement dans le sol acide d'une *Châtaigneraie*, ou que le *Sphagnum* se développe subitement dans une garide à la faveur d'un lieu humide. Il ressort de nos études qu'il y a, au point de vue du sol, une hiérarchie des associations, c'est-à-dire que les unes font la première étape de l'acidification dont bénéficient les autres, incapables probablement de cette première transformation; ces dernières à leur tour, élèvent la concentration des ions H de ce degré à un degré supérieur et

ainsi de suite. C'est dans cet ordre d' idée, que la documentation pH peut, dans la géographie botanique, apporter des éclaircissements au problème des successions." Met laatstgenoemde opvatting, dat de associaties voor hun opvolgsters den weg bereiden, kan ik me zeer wel vereenigen; behalve de pH spelen echter andere factoren ook wel een rol. Met de ontwikkeling van een *Polytrichetum* op een *Sphagnetum* zal wel parallel gaan een vermindering der CH^+ ; het is een vraag of dit echter ook het geval is met de ontwikkelingsrij:

Molinietum — *Agrostidetum* / *Holcetum*
 \ *Anthoxanthetum*

Op symphysiologisch en synoecologisch terrein is alles nog vraag en probleem en hoe belangrijk zijn onderzoeken tot haar beantwoording niet uit een toegepast-wetenschappelijk oogpunt! Mijn morpho-sociologisch onderzoek geeft hier wel een aanwijzing, als we toch zien, hoe bij deze ontwikkelingsreeks de dominanten vervangen worden door soorten, die haar in m^2 — en dm^2 — frequentie proc. (zie pp. 245 en 249) dicht volgen. Hier volgen de voorloopige getallen. In het *Molinietum* voor *Agrostis canina* L. resp. 92 en 48;
 „ „ *Agrostidetum* voor *Holcus lanatus* L. „ 100 en 80;
 „ „ „ „ *Anthoxanthum odoratum* L. resp. 100 en 70.

Het kan intusschen voorkomen, dat de voor - een - Ass. - typische soortencombinatie nog bestaat, terwijl de dominant haar suprematie inboet; in deze gevallen, waarin geen uitgesproken leiding bestaat, deelen we bij het analytisch onderzoek de plaatselijke begroeiingen in volgens onze sociologische visie, die de karakteristieke soortencombinatie (meer speciaal de groep essentiëlen; (zie p. 243) door oefening heeft leeren kennen.

Facies van Associatie berusten op Modificaties der secundaire standplaats.

Bij onze vorige beschouwingen hebben we reeds gesproken

van de associaties als omvattend van een gebied de plaatselijke begroeiingen, gekenmerkt door een typische soortencombinatie. **Associatie-vormers** noem ik alle soorten van de algemeene soortenlijst eener associatie van het gebied; hun aantal kan hoog zijn, zoo vond ik tot nu toe voor het

Molinietum coeruleae Crempense. 94 species,

Agrostidetum caninae Crempense 91 „

(Mossen uitgesloten). Van eenige soorten werd slechts een enkel individu binnen het gebied gevonden, van andere werden weliswaar meerdere exemplaren in de associatie aangetroffen, maar slechts op een of eenige vindplaatsen, terwijl de overgroote meerderheid regelmatig voorkomt.

Wat is nu het karakteristieke dezer soortencombinaties? Reeds voordat we tot een gedetailleerde analyse, de soortensamenstelling betreffende, overgaan, merken we op, dat, behalve het overheerschen van een soort in volumen en aantal, er nog twee criteria zijn, van belang bij het stellen van de diagnose, te weten:

1^o. een kleine groep soorten komt meer frequent voor dan de rest en

2^o. bepaalde, min of meer trouwe, soorten komen uitsluitend of bijna uitsluitend in de betreffende associaties voor. Deze soorten behoeven in 't geheel geen groote frequentie te bezitten, komen echter veelal wel regelmatig verspreid voor.

We willen nu beide laatstgenoemde associatie-eigenschappen iets nader beschouwen, mede in verband met een mededeeling van voorloopige gegevens dienaangaande van mijn Crempensch onderzoek.

In de eerste plaats dan de natuurlijke verdeeling der associatie-vormende soorten in wezenlijke (essentiële) en onwezenlijke (inessentiële). De essentiële associatie-vormers maken die kleine afgescheiden

groep (men kan spreken van associatie s.s.) uit, welke men herhaaldelijk aantreft, waartoe dus in de eerste plaats ook de dominant behoort en waarnaar men in laatste instantie besluit of men al of niet met een bepaalde ass. te maken heeft. Het komt nu voor, dat de groep geen groep meer is, nml. voor het geval van één wezenlijke associatie-vormer: de dominant. Men moet geen dynamische beteekenis hechten aan het woord associatie-vormer; de essentiëlen zijn typeerende bouwstenen van het associatiegebouw, statisch beschouwd, meer niet. De oorzaak van het bestaan der ass. zoek ik in de oecologische werking van de dominant, die, zooals we gezien hebben, de secundaire standplaats opbouwt, waaraan de associatie gebonden is. Associatie-vormers zijn die soorten van het gebied, die geduld worden door de secundaire standplaats; onder hen passen de essentiëlen het best bij dit milieu. Om terug te komen op de woorden „geduld worden”, zelfs al komt een soort vrij regelmatig voor, moet men niet denken, dat het haar in de associatie daarom „naar den vleeze” gaat. Noemen we eenige voorbeelden uit eigen ervaring: *Lythrum salicaria* L. vond ik in het *Molinietum Crempense* in 32 en 0 van de 100 m² en dm²; voor het *Agrostidetum Crempense* zijn deze frequentieprocenten resp. 40 en 10. In eerstgenoemde ass. komen de planten echter bij zeer hooge uitzondering tot bloei, hetgeen in het *Agrostidetum* normaal is te noemen. *Angelica silvestris* L. heeft over het geheele gebied een regelmatige verspreiding in het *Molinietum* (6 m² F. 0/0); de ontwikkeling harer individuen (slechts enkele kleine bladeren ontstaan) zinkt echter geheel in het niet ten opzichte van de tot 2 m hooge exemplaren uit de moerassige *Alneta*. *Viola palustris* L. bloeit in de *Sphagneta* van de Krimpenerwaard; in het *Agrostidetum* zijn de planten veel forscher dan in de *Molinietum*-individuen. Het is noodzakelijk bij

associatie-beschrijvingen aan te geven de prosperiteit der associatie-vormers als een zekere aanwijzing voor de mate van aanpassing bij de standplaats. Het best passen bij de nieuwe omstandigheden zal zich behalve door een goeden welstand ook uiten door een groote regelmaat in verspreiding over het gebied naast een herhaaldelijk-weervinden van de soort over steeds kleiner wordende afstanden.

We scheiden hier de begrippen **regulariteit** en **frequentie**; zij zijn vrij onafhankelijk van elkaar. Soorten met gelijke frequentie-waarden kunnen zeer verschillend verspreid zijn over het gebied; soorten die gelijk regelmatig verspreid zijn (bijv. over het geheele gebied in de ass. voorkomen), kunnen toch zeer variërende frequentie-waarden bezitten. Dit neemt niet weg, dat hooge frequentie-getallen wel gepaard gaan met groote regulariteit.

De regelmatigheid van voorkomen der soorten kunnen we bepalen door van alle, al of niet natuurlijk geografisch bepaalde, complexen associatie-individuen of afzonderlijke associatie-individuen de algemeene soortenlijst op te stellen, en voor elke soort op de gebiedskaart aangeven.

De frequentie wordt bepaald door het aantal malen, dat we de soort aantreffen ten opzichte van het aantal malen, dat we naar haar uitzien. Bij het doorgaan van een gebiedsass. werpen we links en rechts blikken op de laag en uit de respectievelijke totalen van het aantal keeren, dat we de soorten weer vinden, resulteert onze vage indruk der specifieke frequentie-waarden. De blik, die ons een overzicht moet geven van de soortensamenstelling zal des te meer oppervlak omvatten, naarmate de soort-individuen grooter zijn, de laag hooger is. Genoemde primitieve, oppervlakkige, wijze van frequentie-onderzoek doet ons reeds interessante feiten opmerken:

Een groep soorten is in frequentie superieur aan de rest. Deze essentiëlen (exclusief natuurlijk de dominant)

zijn niet constant, waarmee ik zeggen wil, dat ze afzonderlijk of min of meer gezamenlijk over soms respectabele afstanden ontbreken kunnen, indien we maar alle facies van associatie beschouwen. Indien een ass. in een gebied zeer homogeen is, d. w. z. de secundaire standplaats weinig modificaties vertoont, zal er wel van constantie sprake zijn, wat echter aan het principiële van de zaak niets af doet. Een enkel voorbeeld: *Carex panicea* L. zag ik steeds *Molinia* trouw volgen, totdat ik op een goeden dag zeer verbaasd was, deze soort op een terrein van $\pm 4000 \text{ m}^2$ in 't geheel niet aan te treffen. Dit land in den Hoekschen Polder ligt meer dan een halven meter boven den waterspiegel; *Molinia* is er zoo geweldig ontwikkeld, dat er bijna geen plaats voor andere soorten is. Ook de frequentie der andere soorten was hier zeer gering. Men moet zeer voorzichtig zijn een plaatselijk-geringe frequentie of wel een geheel-ontbreken te wijten aan het abnormale van één oecologische factor. In voorgaand geval zou men geneigd zijn het ontbreken van *Carex panicea* L. en *Carex Hornschuchiana* Hoppe te verklaren door een grootere droogte van den bodem, wat voor de eerste soort binnen de variatie-breedte in de Krimpenerwaard zeer zeker niet geldt; deze soort treft men meer dan de andere op hoogere en drogere landerijen aan. Op die droge plaatsen vindt men vaak planten, die men beschouwt als gebonden aan een groote vochtigheid van bodem. Op genoemd land vond ik bijv. *Cirsium anglicum* Lobel., *Coronaria Flos cuculi* A. Br., *Galium palustre* L. naast *Galium uliginosum* L., *Hydrocotyle vulgaris* L., *Phragmites communis* Trin., *Ulmaria palustris* Mnch. en *Viola palustris* L. Het is het complex oecologische factoren van de secund. standplaats, waar het op aan komt.

Al kan deze voorloopige methode ons dus veel leeren, nuttige aanwijzingen geven, er kleven groote gebreken

aan. Onze blikken zullen niet altijd dezelfde oppervlakte beslaan; ze zullen niet regelmatig over het terrein verspreid zijn, waartoe op den voorgrond (in uiterlijk, bijv. bloei) tredende soorten meewerken; in de gedeelten van de laag, die we bezien, zullen we wegschuilende individuen (kiemplantjes bijv.) niet waarnemen en ten slotte zal de eindindruk de resultante zijn van talrijke indrukken, die we in ons geheugen moesten vasthouden en waarvan natuurlijk de laatste overwegen. Dit laatste bezwaar geldt eveneens voor schattingen van abundantie en volumen, waarbij sprake is van summatie van indrukken, doordat men met de analyse niet zoo ver gaat telkens met één blik te schatten en het resultaat dan direct te noteeren. Niet alleen zal men als regel zoo weinig mogelijk aan zijn geheugen moeten toevertrouwen, maar ook zal men slechts door absolute noodzaak gedreven, tot schatten in 't algemeen zijn toevlucht mogen nemen, omdat bij schatten nu eenmaal aard en stemming van personen een rol spelen: „il arrive souvent que non seulement les appréciations de différentes personnes diffèrent entre elles, mais encore qu'une seule et même personne juge différemment d'une seule et même chose". (Raunkiaer, 1918, p. 8).

We zullen nu in de eerste plaats nagaan, welke eischen van wetenschappelijkheid we moeten stellen aan een methodiek, welke de associatie analyseert in bouw, ons haar soortensamenstelling leert kennen kwalitatief en kwantitatief. De kwalitatieve samenstelling eener ass. wordt bepaald door de algemeene soortenlijst: immers, een soort is associatie-vormer of ze door een enkel individu dan wel door milliarden spruiten vertegenwoordigd is. Een kwantitatieve analyse vereischt bepaling der regulariteit, frequentie, abundantie en volumen. Wat de verhouding tusschen abundantie en frequentie betreft, deze is soortgelijk als die tusschen frequentie en regulariteit. Een soort kan op sommige plaatsen zeer talrijk voorkomen, op andere

geheel of nagenoeg ontbreken, waardoor zij een zelfde absolute abundantie kan hebben als een soort, die men met een middelmatige talrijkheid herhaaldelijk weer aantreft. Het zijn allen schakels van één keten: de chorologische verspreiding der soort over de verschillende gebieden der aarde, haar verspreiding over de gezamenlijke associaties van een bepaald gebied, over de natuurlijke associatie-complexen van het gebied en over de afzonderlijke gebiedsassociaties (regulariteit), haar frequentie en abundantie.

Hierop zal volgen een weergave van onze morpho-phytosociografische methode, weide-onderzoek betreffende, om in de derde plaats voorloopige algemeene resultaten van mijn Crempensch Schraalland-onderzoek te bespreken, mede in verband met door anderen gevonden wetten.

Allereerst dus de eischen van wetenschappelijkheid. In 't algemeen zullen de feiten zooveel mogelijk naar waarheid weergegeven moeten worden. Ter opstelling van de algemeene soortenlijst is het dus zaak zooveel mogelijk alle plaatsen van het gebied, die we tot de ass. kunnen rekenen, te bezoeken, niet eens, maar meermalen per jaar, zoodat we tevens de phaenologische aspecten (Gams, 1918, p. 69—80) leeren kennen. Dan moet men in den beschikbaren tijd zoo veel en zoo scherp mogelijk waarnemen; nu merkt de een meer op dan de ander, in ieder geval is de kans groot dat vele personen meer zien dan één: ook uit een wetenschappelijk oogpunt verdient het dus aanbeveling gezelschap mee te nemen. De grootte van gebied, welke men ter onderzoek mag kiezen, zal behalve van den beschikbaren tijd afhankelijk zijn van de uitgestrektheid en verdeeling der betrokken associaties. Helaas zal de waarheid slechts benaderd kunnen worden, een soortenlijst zal niet gauw geheel volledig zijn, men kan kwalijk een geheel gebied doorkruipen!

Een quantitatieve analyse van het plantendek

vereischt massa-waarneming en cijfers; we zijn dus altijd op cijfermatige massa-waarneming of statistiek aangewezen. Dit vooropgesteld, moeten we ons voorts zooveel mogelijk stellen op den grondslag van het te onderzoeken object, in casu de associatie en wel de geheele gebieds-associatie, alle facies inbegrepen. Stelt men als de Upsalasche School „een zekere homogeniteit” als voorwaarde, dan kan ik dat onmogelijk exact noemen. Bij het onderzoek schakelen we dus onze subjectiviteit zooveel mogelijk uit en stellen ons objectief tegenover de ass., waarvan we gemiddelde waarden moeten verkrijgen van soortelijke frequentie, abundantie en volumen. Gemiddelde waarden verkrijgt men door het doen van opnamen, het nemen van steekproeven. Willen deze gemiddelde waarden aanspraak maken op wetenschappelijkheid, dan moet voldaan worden aan de volgende voorwaarden:

1. De opnamen moeten onderling vergelijkbaar, dus van dezelfde groote en hetzelfde phaenologisch aspect zijn;
2. het aantal opnamen moet groot genoeg zijn, zoodat we nagenoeg constante waarden verkrijgen;
3. de opnamen moeten wiskundig gelijkmatig over het gebied van onderzoek verdeeld worden;
4. de inhoud van de steekproeven moet exact geanalyseerd worden naar voorkomen, talrijkheid en volumen der soorten, dat wil dus zeggen: tellen, meten, wegen;
5. de uitkomsten worden direct genoteerd en in tabellen en krommen verwerkt.

Reeds Raunkiaer onderzocht associaties door middel van oppervlakte-maten van dezelfde grootte: van hem stamt de *valentie-methode*. Onder *valentie* of *frequentie* verstaat hij de verhouding tusschen het aantal bestudeerde oppervlakte-opnamen tenopzichte van het aantal, dat de soort in quaestie bevat. Drukt men deze verhouding in procenten uit, dan spreekt men van *frequentie-pro-*

centen (F. $\%$). Het getal, dat het F. $\%$ aangeeft, zal slechts waarden kunnen innemen van 1 t. e. m. 100.

Wat de grootte der opnamen betreft, deze zal natuurlijker zijn naarmate zij meer overeenstemt met het oppervlak, dat onze blik beslaat, wanneer we eenigszins oplettend een plantenlaag gadeslaan. In aansluiting op de primitieve methode en uit practische overwegingen koos ik voor de veldlaag de m^2 , welke oppervlakte-maat ook door de Zweden vaak wordt gebruikt.

Als phaenologisch aspect ligt voor de hand, ook uit een toegepast-wetenschappelijk oogpunt, te nemen het tijdperk van optimale jaarlijksche ontwikkeling der associatie. Quantitatief-analytisch onderzocht ik de schrale landen van de Krimpenerwaard in de maanden Juni en Juli (hooitijd einde Juli, begin Augustus).

Bij de vraag naar het minimum aantal opnamen, hebben we niet alleen rekening te houden met de valentie, maar ook met de abundantie en het volumen. Ten opzichte van de frequentie afzonderlijk is de oplossing vrij ingewikkeld; het minimum aantal zal niet alleen afhangen van de oppervlakte-maat der opnamen, maar zelfs bij een gelijkmatige verspreiding ervan nog van hun volgorde tijdens het onderzoek, waarmee ik bedoel, dat het mogelijk is, dat men aanvankelijk steeds opnamen van eenzelfde hoofdfacies krijgt te analyseeren, later pas vertegenwoordigers van andere facies volgen, terwijl het evengoed voor kan komen, dat men al vlug een gemiddelde krijgt, dat meer met het eindresultaat overeenstemt. Raunkiaer en volgelingen werpen op goed geluk hun raam (van $\frac{1}{10} m^2$ opp.) en na (25-) 50 opnamen zijn de soortelijke valentie-getallen constant. Bij mijn *Molinietum*-onderzoek (wiskund. verdeling der opp.) voldeden 80 opnamen van $1 m^2$ en 50 van $\frac{1}{100} m^2$ opp. Dus vlugger constantie naarmate kleiner oppervlak. Het benodigde aantal opnamen voor het verkrijgen van de natuurlijke groepeerings

volgens de F. % stemt hier vrijwel mee overeen. Bij mijn 10 *Agrostidetum*-opnamen heb ik reeds genoemde groepeerings, maar deze opnamen liggen verspreid over onderling verwijderde landerijen en vertegenwoordigen dus ook in hooge mate de gebieds-ass. Loopende het onderzoek berekene men bv. na elke 10 opnamen de specifieke F. % en uit het verloop der krommen concludeere men of verder gaan in dit opzicht luxe is. Mijn (dm^2 .) frequentiebepaling is verbonden aan het abundantie-onderzoek, reden waarom ik als volmaaktheid eisch 100 opnamen, zulks ter opstelling van de soortelijke samenstelling van een gemiddelde m^2 . Intusschen verkreeg ik ook voor de abundantie-getallen na (30-) 50 opnamen constante waarden; de soortelijke groepeerings volgens de abundantie verkrijgt men nagenoeg aanstonds.

Wil men een gelijkmatige verdeling der opnamen doorvoeren, dan moeten we veelal rekening houden met het feit, dat de afzonderlijke gedeelten van de laag, ingenomen door een ass. (de associatie-individuen) sterk in grootte variëeren en zeer onregelmatig omgrensd zijn, zoodat we niet precies het opp. kunnen berekenen, dat de ass. in het gebied inneemt. Ik heb dit bezwaar hiermee ondervangen door inplaats van het afzonderlijke *Molietum* als object van onderzoek te verkiezen het „half-cultureele” associatie-complex der schrale landen, waardoor ik behalve een meer dan voldoende aantal *Molinietum*-opnamen verkrijg een beeld van de samenstelling der oorspronkelijke hooilanden uit de verschillende associaties, ook van de andere associaties gegevens en door deze gezamenlijke studie zal de omgrenzing der ass. tevens scherp zijn. Het is natuurlijk een groot gemak bij de berekening van het oppervlak, dat door de talrijke sloten de schrale landen overwegend in mooie rechthoekige stukken over het gebied verdeeld liggen. Bij den aanvang van mijn onderzoek wist ik niet, hoeveel opnamen ik

moest nemen, ging daarom met het oog op den beschikbaren tijd uit van de grondstelling „hoe grooter het aantal opnamen, des te juister het resultaat” en besloot tot het getal 200. Het ruwweg geschatte oppervlak der schrale landen deelde ik door dit getal en kwam zoo tot één opname per 4000 m². Bij mijn onderzoek worden dus de terreinen verdeeld in stukken van genoemd oppervlak (wat men over houdt of tekort komt, komt bij of gaat af van het volgende stuk), in het midden waarvan worden uitgezet stokjes, waar omheen, haaks op de slooten, worden gelegd de m²- en dm²- ramen. Een groot bezwaar van deze methodiek is, dat het opmeten en uitzetten veel tijd kost, men daarbij noodzakelijk hulp nodig heeft, maar ze is tenminste uitgesproken objectief en daarom verkieslijk.

Allereerst noteeren we nu in onze meest natuurlijke maat (de m²) het voorkomen der soorten, terwijl we elk plekje ervan doorsnuffelen en komen uit de gezamenlijke soortenlijsten tot de gemiddelde specifieke frequentie-waarden. Voor het verkrijgen van gemiddelde abundantie-waarden is het geenszins noodzakelijk de spruiten van alle m² te tellen, wat practisch onuitvoerbaar is; men komt evengoed tot de samenstelling van een gemiddelde m² door uit te gaan van het principe der concentrische oppervlakte-opnamen. Ik ga aldus te werk door van elke m²-opname der veldlaag de spruiten (wat hare oorsprong betreft) vallend binnen een dm²-raam, centraal genomen om het uitzetpaaltje, te tellen. Is men klaar met 100 opnamen, dan voegt men voor elke soort de respectievelijke abundantie-getallen bij elkaar en men heeft niet alleen de gemiddelde m², maar tevens (dm²) F. proc. verkregen. Bij het tellen der (levende!) spruiten snijd ik ze bij den bodem af, zoodat tenslotte het opp. geheel „afgegraasd” is. Niet alleen voor het verkrijgen van abundantie-

waarden, ook voor zuivere (dm^3) F. $\%$, is tellen absoluut noodzakelijk. Het volgend voorbeeld moge dit illustreren. In mijn eerste 40 *Molinietum*-opnamen telde ik niet; vergelijkt men nu de specifieke F. $\%$, berekend naar alle 120 opnamen (zie lijst 2a), met die naar de laatste 80 „getelde” (zie lijst 2b) berekend, dan ziet men, dat voor de meeste soorten het verschil in (dm^3) F. $\%$ slechts enkele procenten bedraagt, voor *Triodia* echter 13 $\%$. De getallen van Lijst 2b geven de werkelijkheid beter weer, want de natuurlijke groepeerings volgens de (dm^3) F. proc. treedt hier vlugger op, wat ik na kon gaan uit het verloop der soortelijke krommen, die na elke 10 opnamen het berekende F. $\%$ aangeven. De *Triodia*-kromme gaat in het geval van de 120 opnamen niet evenals de andere krommen (behoudens een geringe schommeling) evenwijdig met de abscis verlopen (wat dus duidt op een constant worden der F. $\%$), maar blijft stijgen, wat een natuurlijk gevolg daarvan is, dat ik deze soort in de eerste niet-„getelde” opnamen meermalen over het hoofd moet hebben gezien. *Triodia* heeft hoge frequentie-waarden (komt voor in 92 van de 100 m^2 en in 53 van de 100 dm^2) en een talrijkheid van 3 spruiten per dm^2 , maar deze spruiten zijn veelal klein en schuilen hinderlijk weg tusschen de andere; meermalen is het voorgekomen, dat ik dacht „nu is *Triodia* er toch niet” om bij het uitsnijden der laatste *Molinia*-spruiten uit de dm^2 de soort toch weer aan te treffen. Voor de (m^3) F.-bepaling is dit niet het geval, omdat men in dit honderdmaal grootere oppervlak veelal wel grootere of bloeiende of vruchtdragende exemplaren aantreft; toch kan men ook hier niet gauw te nauwkeurig zijn.

Lagerberg (1914) bepaalde niet voor elke soort het volumen dat ze inneemt, maar schatte in zijn oppervlaktematen de bedekkingsgraad of het areaalprocent (A. $\%$) der soorten, aldus te werk gaande volgens de door Raunkiaer (1913, p. 203) voorgestelde gecombineerde

valentie- en schattingsmethode. Bodembedekking (door de verticale projecties der luchtorganen) is geenszins een maat voor volum en, hoogstens kunnen we er oppervlakkig mee benaderen de onderlinge verhouding in volum en; een groot verschil in areaalprocent wijst wel op een groot verschil in volum en, maar verder moeten we zeer voorzichtig zijn volum enverhoudingen af te leiden van relaties in bedekking, immers planten met een overeenkomstig volum en kunnen recht of schuin omhoog groeien of wel vlak uitgespreid zijn als bijv. rosetplanten. Bij mijn Cremensch schraalland-onderzoek schatte ik in den m^2 de bedekking der soorten, die meer bedraagt dan $\frac{1}{8}$ ($\frac{1}{4}$ van $\frac{1}{8}$ tot $\frac{3}{8}$; $\frac{2}{4}$ van $\frac{3}{8}$ tot $\frac{5}{8}$; $\frac{3}{4}$ van $\frac{5}{8}$ tot $\frac{7}{8}$ en $\frac{4}{4}$ van $\frac{7}{8}$ tot $\frac{8}{8}$), waardoor soorten met geringe bedekking verwaarloosd worden (wat er voor de groepeerings volgens het A. $\%$ echter niet op aan komt) en degene met een groote bedekking bevoorrecht. Mijn A. $\%$ nadert nu een V. $\%$, doordat ik wel degelijk rekening hield met de hoogte der planten, is dus geen geheel zuiver A. $\%$, waardoor de waarde echter geenszins verlaagd wordt. Deze methode bevredigt me echter niet en bij eventueel volgend onderzoek zal ik gaan in de richting door Stebler en Schröter (1892) aangegeven, toepassen de gewichtsanalytische methode, waarbij we dan echter weer gebruik maken van den dm^3 in den m^3 . Men berge de afgesneden spruiten tegelijk met het tellen afzonderlijk op en bepale het drooggewicht; men krijgt dan tevens mooie gegevens voor de hooiopbrengst.

Om een goed beeld te verkrijgen van de quantitative specifieke samenstelling der associaties, lijkt mij voor de veldlaag voorhands het beste de besproken gecombineerde mathematische valentie (dm^3 in m^3), tel- en weeg-methode als bijzonder geval van de gecombineerde mathematische concentrische valentie-, tel- en weeg-methode.

Hier volgt een korte samenvatting van onze morpho-phytosociografische methodiek:

A. Qualitatieve Analyse.

a. van alle terreinen van een gebied, omvattende het te onderzoeken associatie-complex (of ass.) worden genoteerd de soortenlijsten der verschillende ass., zulks ter opstelling van de algemeene soortenlijst (lijst der associatievormers) en ter aangifte van de regulatie.

B. Quantitatieve Analyse.

a. deze terreinen worden verdeeld in stukken van eenzelfde grootte;

b. van elke dezer oppervlakken wordt een opname genomen, groot 1 m^2 , waarbinnen een andere centraal van 1 dm^2 grootte;

c. het aantal opnamen bedraagt bij voorkeur 100;

d. van elke m^2 - en dm^2 -opname wordt opgemaakt de volledige soortenlijst om te komen tot de specifieke (m^2) en (dm^2) F. $\%$;

e. van elke dm^2 -opname worden van elke soort geteld het aantal spruiten; waardoor men komt tot de samenstelling van een gemiddelde m^2 .

f. men bepaalt het drooggewicht van de spruiten der verschillende soorten, die men heeft geteld, zulks ter benadering van het soortelijke gemiddelde volumen en ter bepaling van de hooiopbrengst.

Zeër vruchtbare resultaten zal opleveren een onderzoek van de gezamenlijke horizontale en verticale associatiecomplexen van een gebied door samenwerking van specialiteiten in de floristiek van boom-, veld- en moslaag, waarbij gebruik gemaakt wordt van het verder uitgewerkt principe der concentrische opnamen.

Raunkiaer (1918) gaat na op welke wijze zich de F.-procenten laten groepeeren in F.-klassen. Hij neemt daartoe de proc., vastgesteld volgens zijn methode ($\frac{1}{10} \text{ m}^2$ opp.) in de volgende onderzoekingen (chronolo-

gisch gerangschikt): Raunkiaer (1909), Vahl (1911), Resvoll-Holmsen (1912), Vahl (1912), Raunkiaer (1913), Vahl 1913, a) Vahl (1913 b), Resvoll-Holmsen (1914, a) Resvoll-Holmsen (1914 b), Raunkiaer (1914) en Olsen (1914). De berekeningen berustten gewoonlijk op slechts 25 opnamen, waardoor hij de 8078 specifieke frequentie-proc. verdeelt over 5 klassen (van 1—20, 21—40, 41—60, 61—80 en 80—100 %). En nu het resultaat: „Si l'on veut, au moyen d'une courbe, mettre en évidence les relations numériques des espèces constitutives d'une formation (men leze „association") et ayant des degrés de fréquence différents, on verra que cette courbe présente deux sommets; elle commencera par un sommet relativement élevé, situé au-dessus du groupe qui montre les chiffres de fréquence les plus faibles, pour aboutir à un second sommet, qui se trouvera au-dessus du groupe des chiffres de fréquence les plus forts, et dont la situation sera de beaucoup moins élevée. A partir du premier sommet, on verra la courbe descendre jusque vers le groupe précédant le dernier sommet, ce qui veut dire que, d'une façon générale, ce sont les espèces les moins fréquentes des formations qui sont les plus nombreuses, et que, au fur et à mesure que s'accroîtront les chiffres de fréquence, le nombre des espèces ira en diminuant, pour augmenter de nouveau dans le dernier groupe, celui qui contient les espèces les plus fréquentes de toutes; celles qui se trouvent être les plus fréquentes après ces dernières, sont les moins nombreuses" (1918, p. 26). Dit geldt ook voor de mossen. Op p. 32 vervolgt Raunkiaer „Si nous désignons les cinq classes de fréquence par les lettres A, B, C, D et E, la loi de répartition des chiffres de fréquence peut s'exprimer ainsi: $A > B > C \geq D < E$. Le plus souvent, on trouve $C > D$; cependant au tableau 9, les numéros 5 et 11 montrent $C = D$ et le numéro 10 $C < D$." Wanneer hij gebruik maakt van de onderzoekingen, waarin,

50 opnamen werden gedaan, werden de frequentie-procenten verdeeld over 10 frequentie-klassen. In de meeste gevallen bevindt het laagste punt van de kromme zich in de groep van 61—70, maar kan ook liggen in de groep van 71—80 of 51—60%. Ook Lagerberg (1914), die zijn opnamen van $\frac{1}{2}$ m² deed in bosschen op een onderlingen afstand van 2, 4 of 8 m, kwam (ook voor mossen) tot een overeenkomstige groepeerings.

De resultaten van mijn 120 m²-opnamen van het *Molinietum coerulae Crempense* bevestigen de Wet van Raunkiaer. Voor 5 klassen wordt de formule: $A > B > C > D < E$ (Zie Fig. 1, kr. A), dus zooals Raunkiaer de uitdrukking het talrijkst vond; voor 10 klassen (Zie Fig. 1, kr. B) aldus:

$$A > B > C = D > E > F > G = H < I < J.$$

Hier hebben we twee laagste punten in de klassen van 61—70 en 71—80%.

Bezien we de lijst, waarop de associatie-vormers gerangschikt zijn volgens het F. % (Zie Lijst 1), dan bemerken we tusschen *Carex Hornschuchiana* Hoppe en *Centaurea jacea* L. een sprong $76-61 = 15\%$, waarna weer een geleidelijke daling plaats heeft.

Hoe staat het nu met de (d.m².) frequentie-proc. en wel direct met de verdeeling over 10 klassen van 10%? Zie Fig. 2 en Lijst 2b. Ook nu weer staan dezelfde acht soorten, die hun (m²) F. % boven 75 hebben, te weten: *Molinia coerulea* Mch., *Carex panicea* L., *Potentilla Tormentilla* Neck., *Triodia decumbens* Bernh., *Agrostis canina* L., *Anthoxanthum odoratum* L., *Carex Hornschuchiana* Hoppe en *Viola canina* L., bovenaan, maar de corresponderende sprong is grooter geworden (van 15 tot 24%), tevens gedaald op de ranglijst (inplaats van tusschen 76—61 bevindt ze zich nu tusschen 40 en 16%). Dat dit ontbreken van tusschenliggende frequentie-procenten, waardoor de essentiëlen

gescheiden zijn van de inessentiëlen op de dm^2 -lijst lager plaats heeft dan op de m^2 -lijst, kon ik verwachten: immers men zal een soort eerder aantreffen in een m^2 dan in een dm^2 .

Voor het *Agrostidetum caninae Crempense* (10 opnamen slechts), verkrijg ik een sterk gelijkende kromme (zie Fig. 3). De sprong (zie Lijst 5) ligt hier tusschen 50 en 30, is dus even groot, ligt alleen iets hoger op de lijst. Hier volgen de zes essentiëlen van het *Agrostidetum*: *Agrostis canina* L., *Holcus lanatus* L., *Anthoxanthum odoratum* L., *Potentilla Tormentilla* Neck., *Plantago lanceolata* L. en *Rumex Acetosa* L.

Deze (dm^2) F.-lijsten (2a, 2b en 5) en krommen (Fig. 2 en 3) leeren ons echter nog meer; we zien de dominanten, resp. *Molinia coerulea* Mch. en *Agrostis canina* L. door een grooten sprong (100—73 en 100—80 %) gescheiden van de andere essentiëlen.

Vergelijken we voor het *Molinietum* de ranglijsten der soorten volgens haar (m^2) en (dm^2) F. % (Lijst 1 en 2b), abundantie (Lijst 3) en areaalprocent (Lijst 4), dan merken we het volgende op: De „sprong der essentiëlen is ten opzichte van de (m^2) F. % lijst gedaald, tevens grooter geworden op de lijst der (dm^2) F. %, wordt daar toch reeds overtroffen door den „sprong der dominant” en gaat op de abundantie- en A. %-lijsten geheel te niet, terwijl daar maar één sprong resisteert, de sprong der dominant, die geweldig groot geworden is (resp. 56—16 en 61—10). De essentiëlen staan, hoewel geen sprong hen meer afsplitst van de rest, toch nog bovenaan op de abundantie-lijst met gemiddeld 1 of meer exemplaren per dm^2 . *Carex pulicaris* L. komt een veel lagere abundantie-waarde toe dan op lijst 3 is aangegeven, daar die betrekkelijk-hooge talrijkheid berust op slechts één opname, welke mij indertijd al zeer twijfelachtig voorkwam als tot het

Molinetum te behooren en die ik, sedert ik als eerste onderscheidingspunt tusschen de ass. ben gaan beschouwen het overheerschen van een soort, in 't geheel niet meer kan handhaven. Na het opmaken der tabellen en ranglijsten uit de talrijke opnamen, heb ik bovendien kennis gemaakt met een uitgesproken *Caricetum pulicaris*-individu, tot welke ass. ik genoemde opname mag rekenen eerder te behooren.

Vatten we de wetten van de natuurlijke groepeerings der soorten, die de associatie samenstellen, samen: In een ass. is slechts één soort (de dominant) verheven boven de andere in volumen en aantal; in frequentie is de groep der essentiëlen superieur aan de andere associatie-vormers, welke laatste groepeerings, volgens de frequentie ook voor kleinere oppervlakte-maten dan de „natuurlijke” m^2 -maat, als van $\frac{1}{2}$, $\frac{1}{10}$ en $\frac{1}{100}$ m^2 , blijft bestaan. Met den dm^2 krijgt men niet alleen spoedig vrij constante frequentie-waarden, maar beiderlei groepeerings zijn er uitstekend mee waar te nemen.

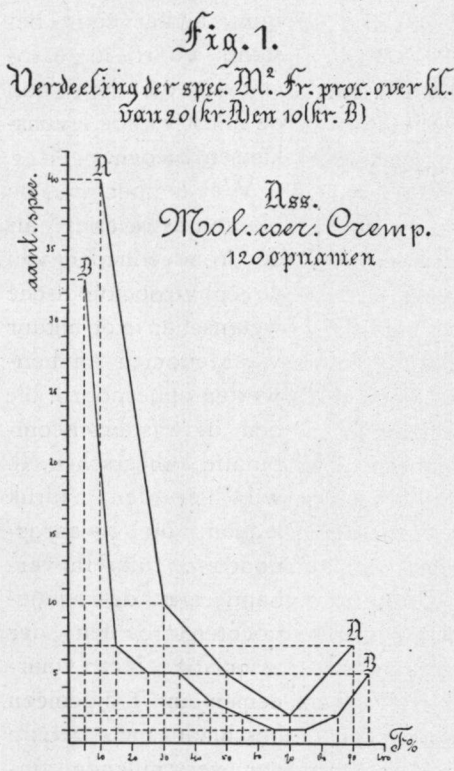
Hier moet ik, om eventueel misverstand te voorkomen, er nadrukkelijk op wijzen, dat de constanten der der Zweden niets anders zijn dan onze essentiëlen, die ze kunstmatig constant (= 90 F. %) maken door alleen begroeiingen van een „zekere homogeniteit” aan een onderzoek te onderwerpen met oppervlakte-maten van „voldoende grootte” (d.i. boven het „Minimiareal”). De essentiëlen behoeven in 't geheel niet „praktisch niemals zu fehlen”, het komt maar aan op de natuurlijke groepeerings in frequentie. Bovendien hebben we de dominant scherp uit de groep der essentiëlen te halen als de scheppende soort der associatie.

Hebben we de secundaire- of associatie-standplaatsen in te deelen volgens de resulterende complexen indirecte oecologische factoren, een classificatie van asso-

ciaties als typische soortencombinaties is uiteraard slechts mogelijk op floristische gronden. Braun-Blanquet (1921) is die richting ingeslagen. Moesten we de associaties vergelijken naar de gezamenlijke associatie-vormende soorten, het ware niet te doen. De natuurlijke groepeerings der samenstellende soorten maakt het ons gemakkelijk; het ligt dus voor de hand in de eerste plaats te classificeeren volgens de dominant, vervolgens naar de groep der essentiëlen (de grondcombinatie der ass. = de associatie stricto sensu) de associatiegroepen, die de dominant gemeen hebben („het” *Molinietum* bijv.).

Is de frequentie-bepaling ook uit een bloot beschrijvend oogpunt van belang, van trouw, het in meer of mindere mate gebonden zijn aan een associatie eener soort kan alleen sprake zijn als we associaties met elkaar vergelijken. Ter classificatie overigens hecht ik aan de trouw geenerlei waarde. Vierhapper (1925, p. 15) zegt: „Handelt es sich aber zunächst nur um die Erfassung einer Assoziation als statische Einheit und um ihre Unterscheidung von anderen Assoziationen, so genügt es wohl, die Konstanten allein zu ermitteln”. Zeker, voor de onderscheiding van associaties zijn dominant en essentiëlen wel voldoende, maar ook trouwe soorten kunnen de diagnose vergemakkelijken. Juist hierin ligt de eenige sociologische waarde van de trouw; noch voor het verkrijgen van een beeld, noch ter classificatie, alleen voor een voorloopig vaststellen der associaties zijn trouwe soorten van belang in de statisch-analytische associatiewetenschap! Trouwe soorten, opvallend door hoogte, bloeiwijze of wel door bloei in een ander phaenologisch aspect dan dat, waarin de periode van morpho-analytisch onderzoek valt, kenmerken reeds van eenigen afstand de associatie. Enkele voorbeelden mogen dit illustreeren! In de optimale ontwikkelingsperiode der schrale landen van

de Krimpenerwaard voorspellen de forsche bloeiende *Brassica Rapa* L. planten, die ik nimmer in het *Molinietum* vond, oases van het *Agrostidetum caninae* *Symphytum officinale* L. en *Valeriana officinalis* L. zijn iets minder trouw voor het *Agrostidetum Crempense* ten opzichte van het *Molinietum* der Crempene. *Glechoma hederaceae* L.,

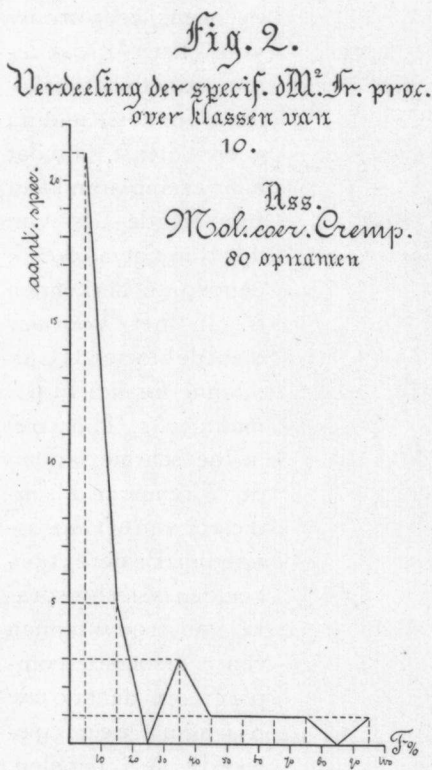


eveneens zeer trouw voor het *Agrostidetum*, doet natuurlijk ter onderscheiding geen dienst, omdat haar exemplaren klein zijn en de ass. van dichtbij gemakkelijk genoeg te herkennen is. In het voorjaar dient de bloeiende *Cardamine hirsuta* L. (*C. multicaulis* Hoppe) in de schrale landen der Crempene als indicator van het *Agrostidetum*. Bij deze voorbeelden is slechts sprake van trouw binnen een associatie-complex; om de trouw binnen een gebied te bepalen,

moeten we alle associaties vergelijken in hare specifieke frequentie-procenten.

Geven we tot slot van de beschouwing over trouw de verklaring, die voor de hand ligt: De trouwe soorten van een ass. zijn die gegeven soorten van het gebied, die min of meer uitsluitend op de be-

robben secundaire standplaats voor kunnen komen, wat in 't geheel niet zegt, dat het hen daar wel gaat. Veelal zullen zij er wel goed bij passen, vooral in het oog loopend die trouwe soorten, welke hoge frequentiewaarden bezitten, maar het behoeft geenszins het geval te zijn. Zoo slepen relictten uit vroegere vegetatie-perioden

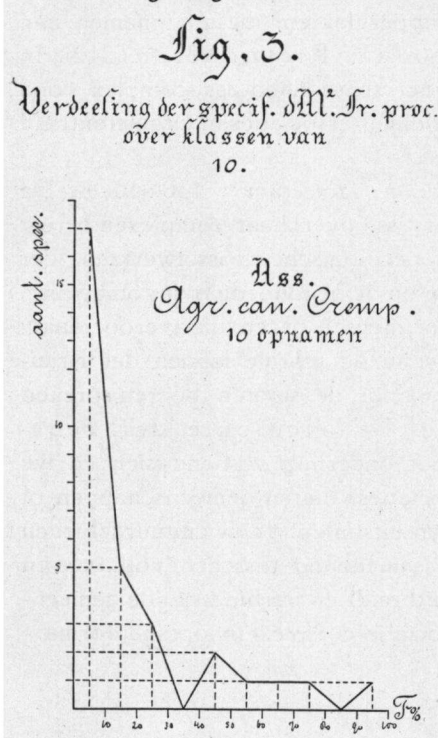


hun uitstervend bestaan voort in associaties, die hen nog de minst kwade levenskansen bieden.

We hebben nu de planten-associaties als de grondeenheden van de phytosociologische wetenschap in de natuur waargenomen en hebben weten opgespoord, die ben deze soortencombinatie beheerschen. Ik wil hier den nadruk leggen op „waargenomen”, zulks in verband met de aangevochten realiteit der associatie. Het waarnemen in 't algemeen geschiedt met behulp der verschillende zinn-

tuigen en dikwijls moeten instrumenten te hulp komen om objecten waar te kunnen nemen. Bestaan er geen bacteriën, bestaat er geen electriciteit, geen HCl, is waterdamp niet evengoed reël als ijs? Zijn volken, dierenstaten en kolonies niet wezenlijk, het zijn eveneens associaties. In hoeverre de onderzoeker echter de associaties leert

kennen, zal afhangen van de gevolgde methodiek en zijn gaven. „Entweder sind die Einheiten Art und Assoziationen in der Natur existierende Einheiten oder sind sie nur von den Botanikern konstruiert. In beiden Fällen können aber die Botaniker nur durch Abstraction zur Kenntnis der Einheiten gelangen. Die klassischen Worte Johannsens über



die biologische Verwendung der Mathematik können in diesem Falle dahin verändert werden: „Wir müssen die Pflanzen-soziologie mit Logik, nicht aber als Logik treiben“. Denn die Zentralprobleme der Pflanzen-soziologie sind doch die Naturerscheinungen selbst und nicht die Gedanken-operationen der Naturforscher, die diese Erscheinungen kennen lernen wollen.“ (Du Rietz, 1923, p. 246—247).

Tot slot nog eenige woorden over het eveneens empirische begrip

associatie-complex, welk woord ik reeds meermalen in dit stuk gebruikt heb, daarbij expresselijk geen uitleg gevende, omdat de uitdrukking op zichzelf reeds genoeg zegt. Associatie-complexen zijn natuurlijke complexen van associaties of er dan al of niet een onderlinge oecologische samenhang bestaat. Niet alleen associaties van eenzelfde laag kunnen een complex vormen, er is

geenerlei reden om associaties van andere lagen uit te sluiten, mits er maar van een natuurlijke groepeeringsprake is. De schrale landen, boezem- of rietlanden en elzenbrandnetelvenen zijn associatie-complexen, ook in de Krimpenerwaard voorkomend. Behalve dat men in de complexen steeds dezelfde associaties terugvindt, schijnt ook de verhouding der oppervlakten, die zij innemen aan regels gebonden. (Zie ook Du Rietz, 1921, p. 212). In mijn m²-opnamen van het schraalland-ass.-complex vond ik de verhouding der veldlaag-associaties in uitgestrektheid als volgt:

Molinietum : *Agrostidetum* : *Holcetum* = 130 : 10 : 1. De onderlinge verdeling der ass. over haar complexen berust wel op de onderlinge oecologische wisselwerking der associatie-standplaatsen en op de beïnvloeding der omgeving, waaronder invloeden, door mensch of (en) dier veroorzaakt; zoo ligt het *Agrostidetum* in de schrale landen der Krimpenerwaard voornamelijk langs de slooten (boeren spreken van „opdrachtige grond”). De oecologie der vegetatie moeten we in groot onderling verband zien en we mogen geen planten-associaties, dieren-gemeenschappen of menschelijke nederzettingen uitsluiten. In de cultuurgebieden bestaat één oecologische samenhang tusschen volk, vee en plantendek, welke zich uitbreidt en verbindt tot de gemeenschap, wordt tot dit associatie-complex in optima forma.

Lijst 1.

Rangschikking der associatie-vormers van het *Molinietum*
coeruleae *Crempense* volgens de specif. (m²) F. %
na 120 opnamen.

No.	Species.	(M ²) F. %
1	<i>Molinia coerulea</i> Mnch.	100
2	<i>Carex panicea</i> L.	96
3	<i>Potentilla Tormentilla</i> Neck.	94
4	<i>Agrostis canina</i> L.	92
5	<i>Triodia decumbens</i> Bernh.	92
6	<i>Anthoxanthum odoratum</i> L.	90
7	<i>Viola canina</i> L.. . . .	84
8	<i>Carex Hornschuchiana</i> Hoppe	76
9	<i>Centaurea Jacea</i> L.	61
10	<i>Cirsium anglicum</i> Lobel.	54
11	<i>Valeriana dioica</i> L.	51
12	<i>Luzula campestris</i> D. C.	48
13	<i>Carex pulicaris</i> L.. . . .	43
14	<i>Hydrocotyle vulgaris</i> L.	41
15	<i>Thalictrum flavum</i> L.	38
16	<i>Cirsium palustre</i> Scop.	33
17	<i>Juncus conglomeratus</i> L.	33
18	<i>Lythrum salicaria</i> L.	32
19	<i>Briza media</i> L.	31
20	<i>Holcus lanatus</i> L.	27
21	<i>Plantago lanceolata</i> L.	27
22	<i>Eriophorum polystachyum</i> L.	25
23	<i>Carex vulgaris</i> L.	24
24	<i>Viola palustris</i> L.	24
25	<i>Ranunculus Flammula</i> L.	18
26	<i>Festuca rubra</i> L.	17

No.	Species.	(M ²) F. %
27	<i>Brunella vulgaris</i> L.	13
28	<i>Thrinicia hirta</i> Rth.	13
29	<i>Gentiana Pneumonanthe</i> L.	12
30	<i>Phragmites communis</i> Trin.	11
31	<i>Ranunculus acer</i> L.	11
32	<i>Cardamine pratensis</i> L.	10
33	<i>Rumex Acetosa</i> L.	10
34	<i>Ulmaria palustris</i> Mnch.	8
35	<i>Taraxacum officinale</i> Weber	7
36	<i>Angelica silvestris</i> L.	6
37	<i>Galium palustre</i> L.	6
38	<i>Linum catarticum</i> L.	6
39	<i>Drosera rotundifolia</i> L.	4
40	<i>Aira caespitosa</i> L.	3
41	<i>Lotus uliginosus</i> L.	3
42	<i>Carex Oederi</i> Ehrh.	3
43	<i>Juncus effusus</i> L.	3
44	„ <i>lamprocarpus</i> Ehrh.	3
45	<i>Menyanthes trifoliata</i> L.	3
46	<i>Salix aurita</i> L.	3
47	<i>Galium uliginosum</i> L.	2
48	<i>Mentha aquatica</i> L.	2
49	„ <i>arvensis</i> L.	2
50	<i>Salix repens</i> L.	2
51	<i>Succisa pratensis</i> Mnch.	2
52	<i>Calamagrostis lanceolata</i> Rth.	1
53	<i>Carex rostrata</i> With.	1
54	<i>Comarum palustre</i> L.	1
55	<i>Equisetum palustre</i> L.	1
56	„ <i>limosum</i> L.	1
57	<i>Festuca elatior</i> L.	1
58	<i>Juncus obtusiflorus</i> Ehrh.	1

No.	Species.	(M ²) F. %
59	<i>Juncus supinus</i> Mnch.	1
60	<i>Orchis Morio</i> L.	1
61	<i>Ranunculus repens</i> L.	1
62	<i>Valeriana officinalis</i> L.	1
63	<i>Vicia Cracca</i> L.	1
64		1

Lijst. 2a.

Rangschikking der associatie-vormers van het
Molinetum coeruleae Crempense
 volgens de specif. (dm²) F. % na 120 opnamen.

No.	Species.	(dm ²) F. %
1	<i>Molinia coerulea</i> Mnch	98
2	<i>Carex panicea</i> L.	70
3	<i>Potentilla Tormentilla</i> Neck	64
4	<i>Anthoxanthum odoratum</i> L.	44
5	<i>Agrostis canina</i> L.	43
6	<i>Triodia decumbens</i> Bernh.	40
7	<i>Carex Hornschuchiana</i> Hoppe	39
8	<i>Viola canina</i> L.	38
9	<i>Cirsium anglicum</i> Lobel	17
10	<i>Carex pulicaris</i> L.	16
11	<i>Valeriana dioica</i> L.	15
12	<i>Centaurea Jacea</i> L.	14
13	<i>Hydrocotyle vulgaris</i> L.	13
14	<i>Festuca rubra</i> L.	8
15	<i>Luzula campestris</i> D. C.	8
16	<i>Plantago lanceolata</i> L.	8

No.	Species,	(dm ²) F. %
17	<i>Holcus lanatus</i> L.	5
18	<i>Carex vulgaris</i> L.	4
19	<i>Eriophorum polystachyum</i> L.	4
20	<i>Thrinicia hirta</i> Rth.	4
21	<i>Briza media</i> L.	3
22	<i>Viola palustris</i> L.	3
23	<i>Cirsium palustre</i> Scop.	2
24	<i>Juncus conglomeratus</i> L.	2
25	<i>Ranunculus Flammula</i> L.	2
26	<i>Succisa pratensis</i> Mnch.	2
27	<i>Thalictrum flavum</i> L.	2
28	<i>Brunella vulgaris</i> L.	1
29	<i>Calamagrostis lanceolata</i> Rth.	1
30	<i>Drosera rotundifolia</i> L.	1
31	<i>Juncus effusus</i> L.	1
32	„ <i>lamprocarpus</i> Ehrh.	1
33	<i>Linum catarticum</i> L.	1
34	<i>Lotus uliginosus</i> L.	1
35	<i>Lythrum salicaria</i> L.	1
36	<i>Phragmites communis</i> Trin.	1
37	<i>Ranunculus acer</i> L.	1
38	<i>Taraxacum officinale</i> Weber	1

Lijst 2b.

Rangschikking der associatie-vormers van het *Molinietum coeruleae* *Crempense* volgens de specif. (dm²) F. % na 120 opnamen, onder uitsluiting der eerste 40.

No.	Species,	(dm ²) F. %
1	<i>Molinia coerulea</i> Mnch.	100
2	<i>Carex panicea</i> L.	73
3	<i>Potentilla Tormentilla</i> Neck.	66

No.	Species.	(dM ²) F. %
4	Triodia decumbens Bernh.	53
5	Agrostis canina L.	48
6	Anthoxanthum odoratum L.	40
7	Carex Hornschuchiana Hoppe	40
8	Viola canina L.. . . .	40
9	Centaurea Jacea L.	16
10	Cirsium anglicum Lobel	16
11	Carex pulicaris L.. . . .	14
12	Valeriana dioica L.	14
13	Hydrocotyle vulgaris L.	13
14	Festuca rubra L.	9
15	Luzula campestris D. C.	9
16	Thrinicia hirta Rth.	6
17	Briza media L.	5
18	Carex vulgaris L.	5
19	Plantago lanceolata L.	5
20	Eriophorum polystachyum L.	4
21	Viola palustris L.	4
22	Cirsium palustre Scop.	3
23	Holcus lanatus L.	3
24	Juncus conglomeratus L.	3
25	Ranunculus Flammula L.. . . .	3
26	Succisa pratensis Mnch.	3
27	Brunella vulgaris L.	1
28	Calamagrostis lanceolata Rth.. . . .	1
29	Drosera rotundifolia L.	1
30	Juncus lamprocarpus Ehrh.	1
31	Linum catarticum L.	1
32	Phragmites communis Trin.	1
33	Ranunculus acer L.	1
34	Taraxacum officinale Weber	1

Lijst 3.

Rangschikking der associatie-vormers van het
Molinietum coeruleae Crempense
 volgens de gemiddelde abundantie per dm² (80 opn.).

No.	Species.	Abund.
1	<i>Molinia coerulea</i> Mnch.	55,66
2	<i>Agrostis canina</i> L.	16,14
3	<i>Carex panicea</i> L.	4,24
4	<i>Triodia decumbens</i> Bernh.	3,33
5	<i>Potentilla Tormentilla</i> Neck.	3,19
6	<i>Carex Hornschuchiana</i> Hoppe	2,58
7	<i>Anthoxanthum odoratum</i> L.	1,73
8	<i>Carex pulicaris</i> L.	1,30
9	<i>Viola canina</i> L.	1,20
10	<i>Cirsium anglicum</i> Lobel	0,41
11	<i>Festuca rubra</i> L.	0,30
12	<i>Valeriana dioica</i> L.	0,30
13	<i>Centaurea Jacea</i> L.	0,29
14	<i>Juncus conglomeratus</i> L.	0,28
15	<i>Hydrocotyle vulgaris</i> L.	0,26
16	<i>Briza media</i> L.	0,16
17	<i>Carex vulgaris</i> L.	0,14
18	<i>Luzula campestris</i> D. C.	0,10
19	<i>Thrinia hirta</i> Rth.	0,09
20	<i>Viola palustris</i> L.	0,09
21	<i>Plantago lanceolata</i> L.	0,08
22	<i>Eriophorum polystachyum</i> L.	0,06
23	<i>Calamagrostis lanceolata</i> Rth.	0,03
24	<i>Cirsium palustre</i> Scop.	0,03
25	<i>Holcus lanatus</i> L.	0,03
26	<i>Juncus lamprocarpus</i> Ehrh.	0,03

No.	Species.	Abund
27	Phragmites communis Trin.	0,03
28	Ranunculus Flammula L.	0,03
29	Succisa pratensis Mnch.	0,03
30	Brunella vulgaris L.	0,01
31	Drosera rotundifolia L.	0,01
32	Linum catarcticum L.	0,01
33	Ranunculus acer L.	0,01
34	Taraxacum officinale Weber	0,01

Lijst 4.

Rangschikking der associatie-vormers van het
Molinietum coeruleae Crempense
 volgens het A % (per m²) na 120 opnamen.

No.	Species.	A %
1	Molinia coerulea Mnch.	61,46
2	Potentilla Tormentilla Neck.	10,42
3	Carex panicea L.	9,79
4	Cirsium anglicum Lobel	9,25
5	Carex Hornschuchiana Hoppe	8,13
6	Agrostis canina L.	6,46
7	Viola canina L.	3,96
8	Anthoxanthum odoratum L.	2,29
9	Hydrocotyle vulgaris L.	1,25
10	Triodia decumbens Bernh.	1,25
11	Carex pulcaris L.	0,83
12	Centaurea Jacea L.	0,83
13	Juncus conglomeratus L.	0,63
14	Carex vulgaris L.	0,42

No.	Species.	A %
15	Valeriana dioica L.	0,42
16	Holcus lanatus L.	0,21
17	Juncus obtusiflorus Ehrh.	0,21
18	Succisa pratensis Mnch.	0,21
19	Ulmaria palustris Mnch.	0,21

Lijst 5.

Rangschikking der associatie-vormers van het
Agrostidetum caninae Crempense
 volgens de specif. (dm²) F. % na 10 opnamen.

No.	Species.	(dm ²) F. %
1	Agrostis canina L.	100
2	Holcus lanatus L.	80
3	Anthoxanthum odoratum L.	70
4	Potentilla Tormentilla Neck.	60
5	Plantago lanceolata L.	50
6	Rumex Acetosa L.	50
7	Carex panicea L.	30
8	Cirsium palustre Scop.	30
9	Galium palustre L.	30
10	Carex vulgaris L.	20
11	Festuca elatior L.	20
12	Juncus conglomeratus L.	20
13	Ranunculus acer L.	20
14	Viola canina L.	20
15	Briza media L.	10
16	Carex acutiformis Ehrh.	10

No.	Species.	(dM ²) F. %
17	<i>Centaurea Jacea</i> L.	10
18	<i>Chrysanthemum Leucanthemum</i> L.	10
19	<i>Cynosurus cristatus</i> L.	10
20	<i>Glechoma hederacea</i> L.	10
21	<i>Hydrocotyle vulgaris</i> L.	10
22	<i>Hypochoeris radicata</i> L.	10
23	<i>Lotus uliginosus</i> F.	10
24	<i>Lythrum salicaria</i> L.	10
25	<i>Molinia coerulea</i> Mnch.	10
26	<i>Poa trivialis</i> L.	10
27	<i>Rumex Acetosella</i> L.	10
28	<i>Stellaria media</i> Cyrillo	10
29	<i>Thrinchia hirta</i> Rth.	10
30	<i>Valeriana dioica</i> L.	10
31	<i>Vicia Cracca</i> L.	10

Literatuur.

- Arrhenius, O., 1920. Oecologische Studien in den Stockholmer Schären, Akad. Avhandl., Stockholm.
- Braun-Blanquet, J., 1921. Prinzipien einer Systematik der Pflanzengesellschaften auf floristischer Grundlage, Jahrb. d. St. Gallisch. Nat. Ges. 57, St. Gallen.
- Carlson, G. W. F., 1902. Om vegetationen i några Smäländska sjöar, Bih. K. Sv. Vet.-Akad. Handl. 28. 3, Stockholm.
- Chodat, F., 1924. La Concentration en Ions hydrogènes du Sol et son Importance pour la Constitution des Formations végétales, Diss. Genève.
- Clements, F. E., 1916. Plant succession. An analysis of the development of vegetation, Carnegie Inst. 242, Washington.
- Du Rietz, G. E., 1921. Zur methodologischen Grundlage der modernen Pflanzensoziologie, Diss. Upsala.
- , 1923 (2). Der Kern der Art- und Assoziationsprobleme, Bot. Not., Lund.

- Du Rietz, G. E., Fries, T. C. E. und Tengwall, T. Å., 1918. Vorschlag zur Nomenklatur der sociologischen Pflanzengeographie, Sv. Bot. Tidskr. 12, Stockholm.
- Flahault, C. und Schröter, C., 1910. Phytogeographische Nomenklatur, Berichte und Vorschläge. Nomenclature phytogéographique, rapports et propositions, IIIe Congr. intern. d. Bot. Bruxelles.
- Gams, H., 1918. Prinzipienfragen der Vegetationsforschung. Ein Beitrag zur Begriffserklärung und Methodik der Biocoenologie, Diss. Zürich, Vierteljahrsschr. d. Nat. Ges. in Zürich.
- Heribert—Nilsson, N., 1918. Experimentelle Studien über Variabilität, Spaltung, Artbildung und Evolution in der Gattung Salix, Lunds Univ. Årsskr. N. F. Avd. 2, 14, 28, Kungl. Fysiogr. Sällsk. Handl. N. F. 29, 28, Lund.
- Hult, R., 1881. Försök till analytisk behandling af växtformationerna, Meddel. Soc. pro fauna et flora fennica 8.
- Humboldt, A. von, 1807. Ideen zu einer Geographie der Pflanzen nebst einem Naturgemälde der Tropenländer, Tübingen.
- , 1807. Essai sur la Géographie des Plantes, Paris.
- Kerner von Marilaun, A., 1863. Das Pflanzenleben der Donauländer, Innsbrück.
- Kraus, G., 1911. Boden und Klima auf kleinstem Raum. Versuch einer exakten Behandlung des Standorts auf dem Wellenkalk, Fischer, Jena.
- Lagerberg, T., 1914. Markfloras analys på objektiv grund. Résumé: Die Analyse der Bodenvegetation auf objektiver Grundlage, Meddel. fr. Stat. Skogsförsöksanst. 11, Skogsvårdsfören. Tidskr., Stockholm.
- Lorenz, J. R., 1858. Allgemeine Resultate aus der pflanzengeographischen und genetischen Untersuchung der Moore im praealpinen Hügellande Salzburgs, Flora 16 (N. R.), Regensburg.
- Nilsson, A., 1902. Svenska växtsamhällen, Tidskr. f. Skogshushålln. 30, Stockholm.
- Olsen, C. 1914. Vegetationen i nordsjaellandske Sphagnum moser, Bot. Tidskr. 34, København.
- Osvald, H., 1923 (5). Die Vegetation des Hochmoores Komosse. Diss. Upsala, Svensk. Växtsociol. Sällsk. Handl. 1.
- Pinkhof, M., 1925 (10). De Biologie als Wetenschap. Een methodologische schets, Diss. Amsterdam, C. de Boer Jr., den Helder.
- Raunkiaer, C., 1909. Formationsundersøgelse og Formationsstatistik, Bot. Tidskr. 30, København.
- , 1913. Formationsstatistike Undersøgelser paa Skagens Odde, Bot. Tidskr. 33, København.
- , 1914, Sur la végétation des alluvions méditerranéennes françaises, Mindeskr. f. Japetus Steenstrup, København.

- Raunkiaer, C., 1918. Recherches statistiques sur les formations végétales, Biol. Meddel. (udg. a. d. Kgl. Danske Videnskab. Selsk.) 1, 3, København.
- Resvoll—Holmsen, H., 1912. Om Vegetationen ved Tessevand i Lom, Norske Vid. Selsk. Skr. 1 Mat.—Naturvid. Kl. 16, Christiania.
- , 1914. Statistiske Vegetationsundersøgelser fra Maalselvdalen i Tromsø Amt, Norske Vid. Selsk. Skr. 1 Mat.—Naturvid. Kl. 13, Christiania.
- , 1914. Statistiske Vegetationsundersøgelser fra Foldalsfjeldene, Norske Vid. Selsk. Skr. 1 Mat.—Naturvid. Kl. 7, Christiania.
- Scherer, M., 19... Das Molinietum des Limmattaes.
- Schröter, C. und Kirchner, O., 1902. Die Vegetation des Bodensees 2. Bodenseeforschungen, Lindau.
- Sernander, R., 1918. Förna och äfja, Geol. För. Förh. 40, Stockholm.
- Stebler, F. G. und Schröter, C., 1892. Versuch einer Uebersicht über die Wiesentypen der Schweiz. 10e Abh. der Beiträge zur Kenntnis der Matten und Weiden der Schweiz, Landwirtsch. Jahrb. d. Schweiz 6, Bern.
- Vahl, M., 1911. Les types biologiques dans quelques formations végétales de la Scandinavie, Bull. Acad. Sc. et Lettr. d. Danemark 5, Copenhagen.
- , 1913. The Growth-Forms of some Plant Formations of Swedish Lapland, Dansk Bot. Ark. 1, 2, København.
- , 1913. Livsformerne i nogle svenske Moser, Mindeskr. f. Japetus Steenstrup, København.
- Vierhapper, F., 1925 (7—9). Pflanzensoziologische Studien über Trockenwiesen im Quellgebiete der Mur, Oesterr. Bot. Zeitschr. 74, 7—9, Wien.
- Warming, E., 1908. Om Planterigets Livsformer, Festskr. ugd. a. Univ., København.
- Willdenow, C. L. 1794. Grundriss der Kräuterkunde, Berlin.
- , 1818. 5e Aufl. J. A. Schultes, Wien.