949

DE ONTWIKKELING VAN DE NATUURLIJKE VEGETATIE IN DE WIERINGERMEER-POLDER, DE EERSTE GROOTE DROOGMAKERIJ VAN DE ZUIDERZEE

W. FEEKES

97

DE ONTWIKKELING VAN DE NATUURLIJKE VEGETATIE IN DE WIERINGERMEERPOLDER, DE EERSTE GROOTE DROOGMAKERIJ VAN DE ZUIDERZEE

Dit proefschrift met stellingen van

WILLEM FEEKES,

landbouwkundig ingenieur, geboren 27 Dec. 1907 te Meester Cornelis, is goedgekeurd door den promotor: Prof. Dr. J. Jeswiet, hoogleeraar in de plantensystematiek, dendrologie en plantengeografie.

De Rector-Magnificus der Landbouwhoogeschool,
DR. W. C. MEES R.AZN.

Wageningen, 12 Juni 1936.

AAN MIJN OUDERS
AAN MIJN VROUW
AAN TH. G. POTTER

STELLINGEN.

1. De resolutie van Braun-Blanquet, Du Rietz en Nordhagen, betrekking hebbende op nomenclatuur van sociologische vegetatie-eenheden, aanvaard door de Geobotanische Sectie van het 6e Internationaal Botanisch Congres, zou veel aan waarde gewonnen hebben, indien het verband tusschen sociatie en associatie ware aangegeven.

2. De doelstelling van de z.g. Noordsche phytosociologische school verschilt niet fundamenteel van die der Fransch-Zwitsersche.

3. Het „enkelvoudige gezelschap" is de bouwsteen zoowel van de sociatie als van de associatie.

4. Het slagen van het landbouwkundig onderzoek van het grasland in Nederland is afhankelijk van het gebruik van phytosociologische methoden.

5. Onkruiden en onkruidgezelschappen zullen als aanwijzers van bodemgesteldheid slechts zelden een andere dan oriënteerende beteekenis hebben.

6. De aanvankelijk slechte resultaten bij het in cultuur brengen van de Anna Paulowna polder zijn te wijten geweest aan een onvoldoende ontzilting van den bodem.

7. De modellen van begrooting en rekening en verantwoording van Nederlandsche waterschappen behooren eenzelfde inrichting te hebben en het indienen dier begrootingen, enz. bij de Provinciale Besturen behoort verplicht gesteld te worden.

8. De door Thal Larsen opgeworpen mogelijkheid, dat plantenwortels bij beregening van den grond door stijging van het phreatisch oppervlak tijdelijk van het bodemwater kunnen profiteren, zal voor de planten weinig nuttig effect hebben.

9. Bij het samenstellen van graszaadmengsels voor bepaalde graslanddoeleinden dient men rekening te houden met de daarvoor geschikte oekotypen der samenstellende soorten.

10. Gelijkmatigheidsonderzoek van proefvelden door middel van blancoproeven, voorafgaand aan de eigenlijke proefneming, is bij éénjarige gewassen niet loonend.

11. Voor modern proeveldonderzoek bij „hoeveelheidsproeven" is de proeveldmethodiek van Fisher ongeschikt.

12. Het is mogelijk en gewenscht de handelsgradeering van Nederlandsche tarwe in overeenstemming te brengen met de waarde, die zij als grondstof voor de meelfabricage heeft.

13. Het streven van sommige hoogleeraren der Universiteit om de bestaande Hoogescholen op te nemen in het universitair verband, leidt tot een gevaarlijke vervlakking van het hooger onderwijs.

14. De bezwaren tegen het doorvoeren der voorgestelde plannen tot verdere drooglegging van het IJsselmeer wegen niet op tegen de voordeelen daaraan verbonden.

15. Het is een nationale plicht van de Nederlandsche bioloog werkkracht en middelen te vinden om de vegetatiereacties, welke als gevolg der Zuiderzeewerken optreden, zoo volledig mogelijk na te gaan. Door onvoldoende belangstelling en organisatie en onvoldoende contact tusschen instellingen van Hooger Onderwijs is reeds te veel verloren gegaan.

ERRATA.

Blz. 45: 3e regel van beneden: „blz. 169" moet zijn „blz. 199".

„ 57: 13e regel van beneden: „in de poldersectie" moet zijn „in de poldersectie D".

„ 64: 14e regel van beneden: „Velden" moet zijn „Vele".

„ 116: In de eerste kolom van de tabel: „P_2O_4" moet zijn „P_2O_5".

„ 143: De twee alinea's boven de streep hebben betrekking op Fig. 5e.

„ 173: Laatste regel: „blz. 102" moet zijn „blz. 108".

„ 174: Tweede kolom van Tabel XV A: De „1" boven „idem" moet zijn „op 4 m² 1".

„ 187: 8e regel van beneden: „bidentatum" moet zijn „Bidentetum".

„ 204: In Tabel XVIII A: „x" moet zijn „+".

„ 236: 5e regel van beneden: „Capsella-pastoris" moet zijn „Capsella-Bursapastoris".

„ 282: 9e regel van boven: „duizende exemplaren" moet zijn „duizende vindplaatsen".

„ 293: In de verklaring ontbreekt een zwarte stip vóór „Vrij sterk begroeid".

Gaarne volg ik de goede traditie om bij het voltooien van een proefschrift dank te betuigen aan allen, die tot de vorming van de promovendus en tot het tot stand komen van het proefschrift hebben bijgedragen.

In het bijzonder U, Hooggeleerde J e s w i e t, Hooggeachte leermeester en Promotor, ben ik veel verschuldigd voor het vertrouwen, dat U in mij hebt gesteld en voor Uw medeleven met dit onderzoek.

Met eerbied gedenk ik wijlen de Hoogleeraar S ö h n g e n; zijn levenshouding en opvatting van wetenschap zullen mij steeds ten voorbeeld zijn.

Hooggeleerde R e i n d e r s, U betuig ik mijn dank voor de degelijke grondslag, welke Uw colleges en practica in de Wageningsche student leggen.

U, Hooggeachte S m e d i n g, ben ik zeer erkentelijk voor de belangstelling, welke U voor het botanisch onderzoek der Zuiderzee-polders hebt, en voor hetgeen ik van U mocht leeren in de tijd, dat ik aan het Laboratorium der Zuiderzeewerken te Medemblik was verbonden.

Aan de leden der „Commissie van Advies voor de Landbouwtechnische aangelegenheden betreffende den proefpolder nabij Andijk", ben ik dank verschuldigd, niet alleen omdat zij mij gedurende eenige jaren met dit onderzoek belastten, maar tevens omdat zij in samenwerking met de „Commissie voor het Botanisch onderzoek der Zuiderzee en omgeving" de publicatie mogelijk maakte.

Waarde H a r m s e n, Uw waarachtige vriendschap is mij van groote waarde en de vele tijd en moeite, die U zich voor mij getroost hebt, zal ik niet vergeten.

Zeergeleerde D e L e e u w, ik ben U zeer erkentelijk, dat U dit, reeds door U begonnen onderzoek in 1931 aan mij overdroeg, en sindsdien het contact er nog mee hebt onderhouden. Deze dank geldt ook U, Zeergeleerde D e V r i e s.

Van velen heb ik voorts nog hulp ondervonden in de loop van dit onderzoek.

Mijn gedachten gaan in de eerste plaats uit naar de leden en

medewerkers van de „Zuiderzee-Commissie" van de Nederlandsche Botanische Vereeniging.

U, waarde Companjen, Renkema, Venema, Verweel en Zuur dank ik voor Uw vriendschappelijk gegeven hulp. Waarde Oostendorp, ik heb Uw goede zorgen, aan mijn foto's besteed, bijzonder op prijs gesteld.

Met dankbaarheid gedenk ik hier wijlen mijn vriend Van Dieren. Met hem verloren zijn vrienden een enthousiast mensch.

Jegens het Wageningsch Studentencorps gevoel ik mij zeer verplicht voor het vele, dat het mij gaf. Ik betreur het, dat er naast het Corps een andere vereeniging is opgetreden, die verschillende studeerenden te Wageningen de vorming door het Wageningsch Studentencorps onthoudt.

Ten slotte betuig ik nog gaarne mijn dank aan U, Hooggeleerde De Vries, voor hetgeen ik, onder Uw leiding werkende, van U heb mogen leeren.

Overgedrukt uit het Nederlandsch Kruidkundig Archief, Deel 46, 1936.

DE ONTWIKKELING VAN DE NATUURLIJKE VEGETATIE IN DE WIERINGERMEER-POLDER, DE EERSTE GROOTE DROOGMAKERIJ VAN DE ZUIDERZEE

door

WILLEM FEEKES

INHOUD

		Blz.
Inleiding	.....	3
Eerste Hoofdstuk: Vraagstelling en methoden van onderzoek	.....	5
Tweede Hoofdstuk: Beschrijving van het terrein		10
§ 1. De bodem van de Wieringermeer	.....	10
§ 2. Over de vegetatie van de Wieringermeer-zeebodem		18
Derde Hoofdstuk: Hoogere planten in de Wieringermeer	.....	22
§ 1. Inventarisatie	.....	22
§ 2. Verspreidingsbiologie	.....	23
De verspreiding door de menschen	.....	38
De verspreiding door vogels en andere dieren	..	40
De verspreiding door de wind	.....	43
Steppenloopers of steppenruiters	.....	54
De verspreiding door het water	.....	55
§ 3. Over de wijze van voorkomen der soorten	.....	63
§ 4. Over de levensvormen der soorten	.....	69
§ 5. De bestuivingstypen der sociale soorten	.....	73

Blz.

§ 6. Vormenontplooiing van de pioniersoorten op de maagdelijke bodem 74
Salicornia herbacea L. 77
Spergularia salina Prsl. 93
Aster Tripolium L. 94
§ 7. Sociologie 96
De analyse volgens Noordsche methode 101
De soorten-areaal-kromme in de Wieringermeer .. 117
Frequentiecurven der plantengezelschappen in de Wieringermeer 118
Generische coëfficienten van de Wieringermeer-begroeiing 121
De begroeiing van de Wieringermeer en associaties in Zwitsersch-Franschen zin 122
Het reservaat Aartswoud 133
Het reservaat Kavel K 8 141
§ 8. Oekologie 149
Kiemproeven 161
Waarnemingen over kieming, kiemplanten en concurrentie 167
Over de reactie van de belangrijkste halophyten en glykyphyten in de Wieringermeer op het zoutgehalte van de bodem 179
Stikstof en plantengroei in de Wieringermeer .. 191
Vierde Hoofdstuk: Musci en Hepaticae in de Wieringermeer 196
Vijfde Hoofdstuk: Fungi in de Wieringermeer .. 207
Zesde Hoofdstuk: Algae in de Wieringermeer .. 212
Zevende Hoofdstuk: Een en ander over de fauna van de Wieringermeer 218
Achtste Hoofdstuk: De practische beteekenis van het onderzoek 232
Samenvatting der resultaten..... 246
Literatuur 252
Bijlagen: I Soortenlijst.
II Kaarten.
III Afbeeldingen van de vegetatie.

INLEIDING.

Het onderzoek van de natuurlijke begroeiing van de Wieringermeerpolder maakte deel uit van het werkprogramma van de „Commissie voor het botanisch onderzoek van de Zuiderzee en omgeving" uit de Nederlandsche Botanische Vereeniging. Zij stelde zich ten doel de reacties van de plantengroei, welke onder invloed van de Zuiderzeewerken zouden ontstaan, te bestudeeren. De sfeer van dit gebied reikt verder, dan de eerste gedachte ingeeft, want zelfs op de Boschplaat van Terschelling en op Griend, hadden als gevolg van de afsluiting van de Zuiderzee, reeds groote veranderingen in het plantendek plaats, hetgeen nog door Dr. J. W. v a n D i e r e n werd vastgesteld.

Het onderzoek in de Wieringermeerpolder werd voorbereid door Dr. W. C. d e L e e u w, van wien ik het onderzoek in het voorjaar 1931 overnam. Ook Dr. D. M. d e V r i e s, die het plan had opgevat, naast zijn weide-onderzoek in de Wieringermeerpolder de nieuwe begroeiing sociologisch volgens Noordsche methode te bewerken, droeg deze bewerking aan mij over.

Het onderzoek geschiedde in contact met de „Commissie van advies voor de landbouwtechnische aangelegenheden betreffende den Proefpolder nabij Andijk" en met de Directie van de Wieringermeerpolder.

Gedurende het jaar 1931 werd mij gastvrijheid verleend op het Microbiologisch Laboratorium te Medemblik. In 1932 en 1933 was ik als wetenschappelijk ambtenaar bij de genoemde Commissie op haar Laboratorium te Medemblik werkzaam. Op initiatief van de Heer Ir. S. S m e d i n g, lid van genoemde Commissie en lid van de Directie van de Wieringermeerpolder, thans Directeur van de Wieringermeerpolder, werden in 1931 en 1932 eenige vegetatiekaarten vervaardigd.

Drie jaren kon ik dus geheel aan het onderzoek besteden. In deze tijd bezocht Professor Dr. J. J e s w i e t de polder op verscheidene excursies en gaf mede leiding aan het onderzoek. Op het Laboratorium voor Systematiek en Plantengeografie te Wageningen

had ik herhaalde malen gelegenheid proefnemingen te doen in verband met het onderzoek.

In 1934 en 1935, toen de geschiedenis der natuurlijk vegetatie in de Wieringermeerpolder reeds grootendeels was afgespeeld, bleef ik nog in de gelegenheid de polder eenige malen per jaar te bezoeken.

Het behoeft geen betoog, dat het contact met de wetenschappelijke ambtenaren van de genoemde Commissie te Medemblik dit onderzoek ten goede is gekomen. In het bijzonder noem ik in dit verband de Heeren Ir. G. W. Harmsen, Dr. H. J. Verweel en Ir. A. Zuur; voorts den Heer C. Wit, analyst aan het Bodemkundig Laboratorium te Medemblik.

Bij het vegetatieonderzoek genoot ik geruime tijd hulp van de Heer A. Companjen, die tevens in 1932 en 1933 de insectenfauna van de Wieringermeerpolder verzamelde.

De Heeren P. Jansen en Ir. A. W. Kloos waren zoo vriendelijk de determinaties van diverse hoogere planten te verzorgen. De benaming der soorten is geschied volgens de Flora van Heukels, 1934, bewerkt door W. H. Wachter.

De *Musci* en *Hepaticae* werden gedetermineerd door de Heer en Mevrouw Ir. A. N. Koopmans-Forstmann en door de Heer W. H. Wachter; de *Fungi* door de Heeren Ir. A. C. S. Schweers en Dr. W. J. Lütjeharms; de *Algae* door Mej. Dr. K. J. Hocke Hoogenboom en de Heer A. van der Werff. Voorts werden door ambtenaren aan het Entomologisch Laboratorium te Wageningen, onder leiding van Prof. Dr. W. Roepke eenige determinaties van insecten verricht.

Het onderzoek heeft uit de aard der zaak een massa materiaal opgeleverd aan detailkaarten, opnamen, enz. Ook werden ongeveer 200 foto's genomen van de vegetatie van de Wieringermeer en van enkele schorren. Een en ander zal te zijner tijd gedeponeerd worden in het Archief van de „Commissie voor het botanisch onderzoek van de Zuiderzee en omgeving."

EERSTE HOOFDSTUK.

Vraagstelling en methoden van onderzoek.

Het doel van het onderzoek was de studie der ontwikkeling van de natuurlijke vegetatie op het nieuwe land, haar ontleding, beschrijving, dynamiek en oorzaken, een onderwerp, dat gemakkelijk diverse onderzoekers interessante arbeid had kunnen verschaffen.

Op drieërlei wijze dringt de plantengroei van de Wieringermeerpolder zich als studieobject aan ons op, namelijk:

1. als *verspreidingsbiologisch object*,
2. als *sociologisch object*, dus als *type* van een *nieuwlandbegroeiing* met de haar inhaerente *snelle successie*, haar *oekologische karakteristieken* (als voorlichting te gebruiken tot eventueel physiologisch onderzoek), waarbij ook vragen van het *halophytenprobleem* aan de orde zouden komen, omdat hier van een zilt milieu werd uitgegaan,
3. als een *floristisch object*, dankbaar door een uitgesproken polymorfie der dominanten.

De hoogere planten vormden de hoofdschotel bij het onderzoek, doch *Algae*, *Fungi*, *Musci*, *Hepaticae* benevens de fauna vonden in de volgende bladzijden een korte behandeling.

Bovendien werd om practische landbouwkundige redenen bij de opzet van het onderzoek er naar gestreefd de plantengroei te benutten als indicator der bodemgesteldheid, vooral inzake het zoutgehalte van de bodem.

De plantengroei van het *omland*, dus van het eiland Wieringen, de Noord-Hollandsche dijken en het achterland werd op verschillende excursies door de Zuiderzee-Commissie geinventariseerd. In den loop der jaren stelde ik mij zelf zoo veel mogelijk van deze vegetatie op de hoogte, waarbij de inventarisatie voornamelijk aangevuld werd door waarnemingen over de mate van voorkomen (veel, sociaal, matig, weinig, sporadisch) en localisatie der soorten.

De vestiging der hoogere planten werd sinds 1931, althans in opzet, nagegaan, door de polder kavelsgewijs te inventariseeren, éénmaal per jaar grondig in de voorzomer en zomer, aangevuld door vluchtiger herhalingen in de nazomer en herfst. De kavel, in den regel 800 bij 250 meter, was de meest voor de hand liggende

inventarisatie-eenheid, daar de kavelslooten, waardoor ze omgeven worden, hinderpalen voor de detailverspreiding zijn.

In 1930 is de Wieringermeerpolder geinventariseerd door de Zuiderzee-Commissie, terwijl verder G. W. Harmsen en J. B. van der Meulen de begroeiing van de polder en die der nieuwe dijken uitvoerig hebben opgenomen. D. M. de Vries verrichtte voorts enkele sociologische opnamen.

Het inventariseeren beperkte zich niet tot een enkel noteeren der soorten, doch er werd gestreefd naar een zoo volledig mogelijke waarneming van het gedrag der soorten op het nieuwe land, haar reproductie, vorming van zaailing-aggregaten, verder sociaal gedrag, oekologische geaardheid, enz. Van elk der soorten kon een verspreidingskaart verkregen worden en kon ook haar voorkomen op bepaalde standplaatsen, b.v. bij bepaalde zoutgehalten; in bepaalde vegetaties, enz. worden vastgelegd. Vooral in 1931, toen de polder door het beperkte aantal wegen nog vrij ontoegankelijk was, terwijl ook de kavelslooten nog slechts ten deele waren gegraven, kon niet alles in voldoende mate bewerkt worden; ook in de volgende jaren werden enkele weinig begroeide gedeelten door gebrek aan tijd globaler behandeld.

Een bijzondere moeilijkheid bij de veldwerkzaamheden was, dat men in het begin van het jaar niet wist, welke begroeiing er zou komen en waar die zich vestigen zou. Ondanks globale orienteeringen kon het blijken, dat „onverwacht" geheele gebieden een vrij rijke begroeiing droegen; dit was een gevolg van de langzame groei van de halophyten in het voorjaar en leidde tot misschattingen bij de voorloopige orienteeringen. Daar tevens het in cultuur brengen (onkruid-ploegen, schijveneggen, enz.) met rassche schreden (tractoren) en op vele plaatsen tegelijkertijd vorderde, bracht het voldoen aan de gestelde taak gehaast werk en vaak veel moeilijkheden met zich, omdat ook niet nagelaten kon worden naast deze opnamen óók de zoutvocht-toestand der standplaatsen vast te stellen.

De jonge *plantengezelschappen* werden voorts *in kaart gebracht*, waarbij van de gewaardeerde hulp van enkele bedrijfsboeren o.a. de Heer De Graaff werd genoten. De karteering geschiedde eerst op een schaal van 1 : 1000, later van 1 : 2500; zij werd mogelijk en eenvoudig gemaakt, doordat de kavels door greppels regelmatig in akkers werden verdeeld.

Als basis der karteering werden volgens Noordsche methode onderscheiden vegetatie-eenheden gekozen, en wel aanvankelijk *enkelvoudige gezelschappen* met één of enkele dominanten, welke zich over groote oppervlakten vestigden en later, toen de vegetatie

per oppervlakte-eenheid steeds complexer werd als gevolg van het optreden van zaailingaggregaten rondom moederplanten, *vegetatie-complexen*. Loopende over de kavel werden de enkelvoudige gezelschappen en complexen zoo goed mogelijk ingeteekend, waarbij de afstanden geschat werden. Kleinere vlekken werden verwaarloosd. Door de lange routine kon een dergelijke karteering betrekkelijk vlot geschieden. Op de detailkaarten werd in de vegetatievlekken de bedekkingsgraad in tienden, de hoogte der planten en (of) aanteekeningen over de vitaliteit genoteerd, voorts werd de massaverhouding der dominanten of de rangorde naar belangrijkheid van de gezelschappen in de complexen geschat, daar exacte methoden bij beperkte kracht alleen op kleine schaal bruikbaar zijn. Door de eenvoud der vegetatie was deze karteering echter reeds vrij objectief, hoewel schattingsfouten konden optreden, vooral bij lage zonnestand, door het tegen of mèt het zonlicht meekijken, enz. Tijdens het karteeren werden de gezelschappen door middel van *kwadraten* geanalyseerd, in den regel van 1 m^2, naar alle zijden uitgebreid tot 100, 400, 900 en soms 1600 m^2. De opnamen geschiedden volgens de schattingsmethoden, welke aangegeven zijn in de Vocabulair der Plantensociologie van Braun Blanquet—de Leeuw; dit werd echter aangevuld door tellingen van het aantal planten en meten van hoogte en diameter der belangrijkste planten, welke waarnemingen in de plaats der sociabiliteitsschatting konden komen. Bij de inventarisatie van de kavel werd door een teeken aangegeven in welke gezelschappen een soort voorkwam.

Zoowel bij de karteering als bij de inventarisatie en sociologische opnamen werd van gedrukte formulieren gebruik gemaakt. Op de laatste formulieren waren de meest frequente soorten aangegeven.

Zoo kreeg ik dus de beschikking over een groot aantal kwadraatopnamen van de diverse gezelschappen. Verscheidene der kwadraten werden op eenvoudige wijze vastgelegd als „*Dauerkwadrat*", namelijk door op een bepaalde hoek een genummerd etiquet in de grond te plaatsen, terwijl het kwadraat op de détailkaart werd aangegeven. De standplaats dezer kwadraten werd in den regel bemonsterd en op zoutvochtgehalte onderzocht; dit oekologisch onderzoek werd in den regel op aparte excursies verzorgd. Slechts zelden werden de Dauerkwadraten ouder dan 2 jaar, omdat de cultuur dan in hun bestaan ingreep.

Door de snelle progressie der vegetatie bleven de kaarten natuurlijk een compromis, vooral de geschematiseerde overzichtskaarten. Daar deze laatste door het veld winnen van de landbouw, juist op de ontzilte en eerst begroeide terreinen, steeds weer op een

kleiner areaal betrekking hadden, geven zij wel een goed beeld van het in bezit nemen van de polder door de plantengroei, doch geven vrijwel geen indruk van de successie.

Ten einde over enkele terreinen te beschikken, welke geheel ongestoord konden blijven liggen, werden in 1931, tezamen met Dr. W. C. de Leeuw, Ir. C. L. van Steen op nog ongestoorde grond een drietal *reservaten* aangelegd elk van 50 bij 50 meter. Ook werd er een begreppeld gedeelte van 30 bij 50 meter aan toegevoegd. Op de reservaten werden een aantal Dauerkwadraten uitgezet. De ligging van twee er van was echter, wat betreft de bodemgesteldheid zóó ongunstig, dat zij na eenige tijd opgeheven werden; het derde, het reservaat Aartswoud, op de kavel C 13, beantwoordde evenwel, ondanks zijn kleine afmeting, tot nog toe zeer goed aan het doel. Tijdelijk, tot de herfst 1934 werd ook nog een geheele kavel (K 8) van 20 hectare als reservaat ter beschikking gesteld.

Het spreekt wel vanzelf, dat het aantal reservaatjes, afgezien van hun belangrijkheid, voor een juiste successie-studie onvoldoende is. De keuze dient in de toekomst anders te geschieden en de afmetingen zouden grooter dienen te zijn.

Aan de lagere planten werd minder aandacht besteed. Tijdens de karteering der hoogere planten werden wel steeds notities over de lagere planten en de fauna gemaakt. De nauwkeurige opnamen op aparte excursies geschiedde niet kavelsgewijs, doch gebieds- of standplaatsgewijs.

De mossen werden eerst belangrijk in de winterperiode 1932-33. Toen is getracht de mosbegroeiing in de secties C en D, waar zij groote oppervlakten besloeg, in kaart te brengen en tevens extensief sociologisch vast te leggen. In de rest van de polder werden mossen-inventarisaties verder voornamelijk verricht in gebieden waar krachtens een sterke ontzilting mossen konden worden verwacht, terwijl de meer zilte terreinen buiten beschouwing werden gelaten.

Fungi werden eerst van beteekenis in de nazomer 1933, afgezien van enkele Discomyceten, die als echte halophyten zich al vroeg op de zoute gronden manifesteerden. De heer Schweers toonde in dit jaar zijn belangstelling door enkele malen de Wieringermeer voor een excursie te bezoeken. Voorts werden in het najaar van 1933 door mij verschillende excursies door het geheele gebied aan de *Fungi* besteed; nog meer dan de mossen traden zij slechts op sterk ontzilte bodem op.

Ten einde ook een verband te kunnen leggen tusschen de vegetatie der schorren en die van de Wieringermeerpolder, werden de

schorren langs de Noord-Hollandsche Oostkust bestudeerd, terwijl ook schorren langs de Noordkust van Groningen tot aan de Dollard, Friesland en op de eilanden Texel, Terschelling en Griend werden bezocht.

Ter bestudeering van de *oekologische factoren*, op de standplaatsen in de Wieringermeer inwerkend, werden een 2000 bodemmonsters op zoutvocht-gehalte onderzocht; voorts een aantal monsters onderzocht op totaal en gemakkelijk opneembare stikstof, verder op P_2O_5, pH, water- en luchtcapaciteit, terwijl bij het bemonsteren aandacht werd geschonken aan de aeratie-toestand van de bodem. Bijzondere oekologische beteekenis werd toegekend aan vergelijkende waarnemingen der begroeiingen, progressie der soorten, enz. Op het laboratorium werden voorts nog een aantal kiemproeven genomen, ook met zaad, dat lange tijd onder zeewater bewaard werd, terwijl ook een tweetal monsters van de N.O.-polder-bodem op kiemkrachtige zaden onderzocht werd.

Voor het onderzoek van een volgende polder ben ik tot het inzicht gekomen, dat de beste methode zou zijn, om zoowel de karteering als de inventarisatie *globaler* op te zetten, tenzij men het zeer toevallige karakter van de nieuwlandbegroeiing over het geheele oppervlak in zijn toevalligheid zoo volledig mogelijk wenscht te leeren kennen.

Om het détail te leeren kennen van de *hoofd-successielijnen* dient men, behalve het vastleggen van eenige honderden tijdelijke proefkwadraten, over het geheele oppervlak verdeeld, eveneens regelmatig over het terrein verdeeld, een betrekkelijk klein aantal terreintjes uit te zetten, welke typisch zijn voor de *eerste* pionierbegroeiing. Het uitzetten daarvan hoeft pas te geschieden, nadat de eerste orienteeringen in deze begroeiing hebben plaats gehad, omdat men toch niet van een maagdelijke bodem uitgaat. De terreinen zouden ½ à 1 hectare groot kunnen zijn, een dertigtal zou aanvankelijk bij een oppervlakte, als die van de Wieringermeerpolder, voldoen. Deze terreinen zouden zeer gedetailleerd dienen te worden gekarteerd en oekologisch in finesses te worden nagegaan, waartoe proefkwadraten of transecten noodig zijn. De grootte dezer kwadraten dient zich aan te passen aan de plantengroei en de 4 m² liefst niet te overschrijden, afgezien van vegetaties met zich snel vegetatief uitbreidende soorten, zooals *Phragmites communis*, waartoe grootere kwadraten noodig zijn. Gedurende het onderzoek zal blijken dat een aantal terreinen niet juist gekozen is, niet overeenkomt met het algemeene successieverloop waarna men ze kan laten vervallen. Ten slotte kan het aantal gereduceerd worden tot enkele der mooiste terreinen, welke als

minimum aantal reservaten behouden kunnen blijven voor het verdere successie-onderzoek. De aanleg der reservaten in de Wieringermeer was onvoldoende door gebrek aan ervaring.

TWEEDE HOOFDSTUK.

Beschrijving van het terrein.

§ 1. *De bodem van de Wieringermeer.*

De Wieringermeer, 200 km² groot, gevat tusschen Wieringen in het Noorden, de Amstelmeerdijk, de Anna Paulownapolder, Waard en Groetpolder in het Westen, de Vier Noorder Koggen in het Zuiden en in het Oosten de nieuwe dijk Medemblik—Den Oever, welke gelegd werd van 1927—1929, werd van 10 Februari 1930 tot 21 Augustus van hetzelfde jaar drooggemalen. De kanalen en tochten werden vóór het droogvallen in zee gebaggerd, de baggergrond min of meer willekeurig weer op de zeebodem gedeponeerd en ten deele gebruikt voor het opwerpen van een vluchtheuvel „de Terp". Langs de Westkust werd een kanaal gelegd voor het afvoeren van het water van de aangrenzende oude polders. De Wieringermeerbodem vertoont een niveau-verschil van 0 tot ruim 5 meter beneden N.A.P. en viel dus successievelijk droog; allereerst, reeds in de eerste maanden, de ondiep gelegen zanden in het N.W. en N. van de polder, welke onder Wieringen bij De Houkes over een uitgestrekt gebied met zeegras begroeid waren. Verder was de drooggevallen polder een vrijwel kale vlakte, waarin mosselbanken en andere schelp-vegetaties hier en daar afwisseling brachten. Bij sterke regens stonden de kale vlakten spoedig weer blank, waarbij de wind het water over de vlakten in de kanalen en tochten joeg.

Water en wind veroorzaakten vooral in de zandgebieden spoedig sterke erosie van de kanaaloevers. Vooral na hevige regens, toen de korrels aan de oppervlakte niet meer door zout aaneengekit waren, konden enkele zandgebieden, doch ook kleigronden, geweldig stuiven, zoodat ware zand- en stofstormen ontstonden.

Verschillende kanalen en vooral tochten bleken na het droogvallen weer ten deele te zijn dichtgeslibd, zoodat zij opnieuw moesten worden uitgebaggerd, waarbij de baggergrond ter weerszijden op het land werd gedeponeerd.

Na het droogvallen bleef het water nog in enkele diepere gaten en plassen staan, vooral langs de Amstelmeerdijk, terwijl langs de dijk van Medemblik—Den Oever een breede kwelstrook, een ondiepe plas van soms eenige honderden meters breedte ontstond.

Verder bleken er in de Noord-Oostelijke sector van de polder tallooze zoetwaterwellen te bestaan, waaromheen zich zoete tot brakke plassen of drassige plekken vormden.

De polder werd in vier afdeelingen verdeeld; in elk der afdeelingen ligt het maaiveld ongeveer 1½ meter uit het water. De eerste afdeeling beslaat de secties A en E, de tweede afdeeling de secties B, C en D; de derde afdeeling de secties F, G, H, J en L; de vierde afdeeling de secties K en M. (zie kaart I). Direct na het droogvallen werd begonnen met de détailontwateringswerkzaamheden; de verkaveling en begreppeling. De kavelslooten, in den regel 1.50 M. diep, werden gegraven op onderlinge afstanden van 250 M., terwijl de kavels in den regel 800 M. lang waren. Op de klei werden dan op 11 M. en bij zanden in den regel op 15 M. onderlinge afstand 60 cm. diepe greppels gegraven. Deze afstanden werden op de zandgronden ook wel grooter genomen. Draineering werd ook in enkele deelen (o.a. in de Sectie C en verder op enkele ontwateringsproefvelden), doch slechts in beperkte mate toegepast. In 1930 werden reeds de hoogste deelen van Sectie E onder De Houkes begreppeld, en verder het grootste deel van de kustkavels van Sectie A en B. In 1931 volgde successievelijk de rest van de Secties E, A, en B, verder de secties D, H, G, en F en een deel van de Secties L, J en C. De rest volgde in 1932 en was in September klaar. (zie kaart II). Voor de vestiging van plantengroei is de begreppeling een zeer belangrijke kwestie geweest. In de eerste plaats leidt ze de ontzilting en ontwatering in, doch door de kluiten van de greppelgrond, die over de akkers verspreid werd, ontstond een beter kiembed dan op de vlakke grond.

Verder wordt door de begreppeling de verspreiding door het regenwater gebroken, terwijl het vangvermogen van de grond voor verspreidingseenheden van anemochoren door de kluiten aanmerkelijk vergroot wordt.

In 1931 was de polder nog slechts op enkele plaatsen te bereiken door middel van fietspaden, terwijl het verkeer met het midden en het Oosten van de polder langs de niet altijd even gemakkelijk te bevaren kanalen moest geschieden. In de volgende jaren maakte het groeiend wegennet de polder steeds „kleiner".

De cultuur begon op de hooggelegen zanden in het N.O. van de polder reeds in 1930 en had in 1934 vrijwel beslag gelegd op de geheele polder, zoodat de geschiedenis van de natuurlijke vegetatie zich in de korte tijd van 4 à 5 jaren grootendeels had afgespeeld.

Bodemgesteldheid.

In 1880 werd de bodem van de Wieringermeer door Van Bemmelen op 120 plekken onderzocht. In 1927 voerde Hissink een herbemonstering uit op 51 plekken.

Deze karteeringen waren echter nog niet voldoende voor de diverse water- en landbouwkundige werkzaamheden in de Wieringermeer, zoodat na het droogvallen nog een tweetal kaarten het licht zag.

1. een meer globale kaart, waarbij telkens één plek per 5 hectare tot op 1½ M. diepte werd bemonsterd, vervaardigd door Zuur,
2. een zeer gedetailleerde kaart van de bouwvoor tot ± 30 cm diep. Deze kaart, welke eenig in haar soort is, werd onder leiding van de Directie van de Wieringermeerpolder vervaardigd door Van Steen.

Beide kaarten[1]), vooral de tweede hebben veel bijgedragen tot het afronden der kennis van de geologische bouw van de Wieringermeer, welke Steenhuis reeds in 1929 schetste, terwijl Florschütz de diverse veenafzettingen onderzocht.

In de Wieringermeer kunnen naar bodemgesteldheid en geologie een aantal landschappen onderscheiden worden.

In de N.O. punt tegen Wieringen en op enkele plekken beoosten de Terp komt het *Diluvium* aan de oppervlakte. Het vertoont vaak fraaie podsolprofielen, resten van heidevegetaties, doch ook van bosch. Hier en daar liggen op dit Diluvium dunne tot vrij dikke veenlagen (soms meer dan 1 m dik), waarin plaatselijk veel grove houtresten aanwezig zijn. Zij kunnen geheel uit jong laagveen bestaan, terwijl er ook plaatsen voorkomen, waar de onderste lagen van het veen veel ouder zijn; wellicht plekken, waar het veen op groote diepte, dat elders ook op het Diluvium ligt, direct aansluit aan het jonge veen, zonder dat de formatie „oude zeeklei" zich hiertusschen geschoven heeft. De diluviale zanden zijn zwak zuur, ontkalkt, humusarm (minder dan 1%), doch ter plaatse van de vroegere vegetatieresten aanmerkelijk zuurder.

Het Pleistoceen ligt in het geheele N.O.-kwart van de polder vrij dicht onder het maaiveld. In de rest van de polder duikt het diep onder de latere formaties weg. Dit gebied, vooral zijn Zuidelijke rand, een strook Oostwaarts van de Terp en een strook iets ten Noord-Westen van de Terp beginnende en naar het N.N.O.

---

[1]) Beide kaarten zijn opgenomen in: Zuur: Over de bodemkundige gesteldheid van de Wieringermeer, 1936.

verloopend, kenmerkt zich door een groot aantal zoetwaterwellen, welke ook verder over het gebied verspreid en nog vrij ver Zuidelijk in het aangrenzende oude zeekleigebied voorkomen (zie Kaart IX).

Behalve deze welplekken komen er ook nog een tiental kleine welplekken voor in het Westen in de omgeving van de kavel B 44. De wellen in het N.O. zijn over het algemeen smalle strooken en plekken zandgrond met kernen van grof zand, welke met onder druk staand zoet water in de ondergrond in verband staan. De diepe ondergrond van de Wieringermeer is overal zandig en bevat zoet water, dat onder een zoodanige druk staat, dat het water tot boven het maaiveld wordt opgevoerd. Elders in de polder wordt dit water echter door een ondoordringbare laag klei afgesloten of wordt ondergrondsch reeds afgevoerd. Alleen in de N.O. sector van de polder zijn de mogelijkheden zoodanig, dat het water ondanks de afvloeiing naar de kanalen, dicht onder het maaiveld komt en op enkele plekken — in den vorm van wellen — boven het maaiveld uitstijgt, hetgeen zelfs reeds in zee zou hebben plaats gehad [1]).

Op het straks te bespreken Oostelijk kwelderland zijn de wellen vaak putten, door menschen door de klei heen gegraven; zij zijn in de meeste gevallen met afval opgevuld.

Na het droogvallen ontstonden rondom de wellen zoet- en brakwaterplassen, waarin zich wiervegetaties en later vochtminnende, hoogere planten ontwikkelden. Na de begreppeling en verkaveling hielden de meeste wellen in het maaiveld op te vloeien, manifesteerden zij zich steeds minder in de vegetatie, uitgezonderd in die der kavelslooten.

De rest van de polder wordt grootendeels ingenomen door de formatie *oude zeeklei*, welke bestaat uit twee groote complexen fossiel *kwelderland*, het Oostelijke rondom, ten Oosten en Z.O. van de Terp; het Westelijke van Niewesluis tot aan Medemblik, bestaande uit klei en zware klei en doorsneden door vele kreeken en geulen, welke later met zandige wadafzettingen werden opgevuld. De kwelders worden gescheiden door een groot fossiel *wad-*

---

[1]) P. Harting. Het eiland Urk, zijn bodem, voortbrengenselen en bewoners, Utrecht, van Paddenburg & Comp. 1853, waaraan de volgende passage is ontleend:

„....eenen brief van N. Witsen aan G. Cuper, gedagteekend 18 Augustus 1709 en voorkomende onder de nagelaten papieren van wijlen Mr. Jac. Scheltema, thans berustende bij zijnen neef, den Hoogleeraar C. A. Bergsma. Witsen schreef daarin: „Men bespeurt mede, dat bij zeer laag water omtrent het eiland Wieringen zoet water uit den grond ontspringt, hetgeen gewisselijk uit de onderaardsche kanalen komt...."

dengebied, grootendeels bestaande uit zanden en lichtere zavels (zie kaart III).

Een breede geul beoosten Kolhorn scheidt het Westelijk kwelderland nog in een Noordelijk en Zuidelijk deel. Behalve deze aaneengesloten groote complexen komen vooral tusschen het Oostelijk kwelderland en Wieringen nog diverse kleine, verspreid liggende, fossiele kweldertjes voor.

Dat de beide typen „oude zeeklei" ondanks de bestaande niveauverschillen steeds naast elkaar en niet op elkaar voorkomen, wijst er volgens T e s c h en S t e e n h u i s op, dat de opslibbing der oude zeeklei ongeveer gelijke tred gehouden heeft met de relatieve niveau-verandering.

Op dit kwelderland en misschien ook op het waddenland heeft zich later het *groote laagveen* ontwikkeld, dat echter met enkele uitzonderingen weer grootendeels is opgeruimd door de instroomende Zuiderzee, welke op enkele plaatsen ook duidelijk de oude zeeklei heeft afgeslepen. Deze resten werden aangetroffen langs de kust van af een punt iets ten Zuiden van Nieuwesluis tot aan het Amstelmeer en van hieruit in een min of meer langgerekte, telkens onderbroken strook langs de Den Oeversche vaart en de kust van de Wieringerwaardpolder naar het N.O. van de polder. Verder nog enkele kleine plekken ten Oosten van de Terp. Tezamen vormen zij slechts een klein oppervlak, terwijl de dikte van de veenlaag in den regel gering is.

Later zijn weer dikke lagen *jong zeezand* van uit het N.W. in de omgeving der geulen naar de Waddenzee en onder De Houkes gedeponeerd. Verder zijn zandbanken in een strook langs de Westkust, vooral in de sectie A afgezet, benevens nog enkele kleine banken bij Middenmeer en in de Sectie D (kavel D 52 Hoek van Aartswoud) afgezet. Verder werd in het uiterste N.O. nog een vrij uitgestrekt gebied jong zeezand gevormd, dat in het Zuiden aansluit op de zandbank de Oude Zeug, welke nog met haar Westelijk deel in de Wieringermeer ligt. De geheele polder is voorts met een 5—20 cm. dik laagje jong zeezand bedekt, uiteenloopend van zand tot zware zavel.

Het jonge zeezand wordt nog onderscheiden in de grove diepwaterzanden en de fijnzandige afzettingen (de groote ondiep gelegen zandplaat onder De Houkes). Op slechts enkele plaatsen, b.v. tegen de kust bij Medemblik, komt slik voor.

Onder De Houkes, bij Kolhorn en Aartswoud vormde zich wat jong kwelderland, dat echter na het verbinden van Wieringen met het vasteland weer gedeeltelijk verdronk.

Zure gronden.

De diluviale gronden in het N.O. reageerden zwak tot matig zuur. Ook de veengronden in het N.O. en N.W. zijn vrij zuur, terwijl de onderliggende klei in den regel ontkalkt is.

Zeer zure gronden komen echter in de beide kweldergebieden voor. In het Oostelijk kwelderland zijn het meer grootere aaneengesloten doch minder zure complexen, in het Zuidelijk gebied meer kleine, echter soms zeer zure plekken (pH<1). In beide gevallen is de ontkalking van de bodem waarschijnlijk het gevolg geweest van een sterke brakwater-rietvegetatie, toen het land nog kwelderland was en die zich in het Zuidelijk kwelderland vooral nog manifesteert door één, soms twee 5—20 cm. dikke, kleiige veenhorizonten, die sterk golvend soms met meters niveau-verschil door de oude zeeklei verloopen. Verder is de klei vrij dicht bezet met resten van rietwortelstokken. Het veenbandje zelf en de grond er onder en soms er boven is in den regel sterk zuur. De verzuring is eerst opgetreden nà het droogvallen bij de aeratie van de gronden door ontstaan van zwavelzuur en basisch ferrisulfaat uit zwavel en zwavelijzerverbindingen, welke veel in de Wieringermeergrond voorkomen.

In het Westen, in de omgeving van Aartswoud, is het veenbandje het dikst, terwijl hier ook de dikste zure lagen en grootste zure terreinen van het Westelijk kwelderland voorkomen.

Naar het Oosten wordt het veenbandje in den regel dunner, doch hier treedt een tweede veenbandje op een hooger niveau op, dat parallel aan het eerste golvend verloopt en er iets ten Westen van Medemblik mede samenvloeit. Het bovenste veenbandje, waaronder de grond minder verzuurd is, schijnt in bijna zoet water afgezet te zijn, vooral aan de kant van Medemblik, terwijl het onderste veenbandje de resten van de brakwatervegetatie bevat (F l o r s c h ü t z).

De bodem van de Wieringermeer is zeer grillig van bouw, zoowel horizontaal als verticaal, hetgeen ook een grillige detailontzilting tot gevolg had. Het meest regelmatig zijn nog de grovere in diepwater afgezette jonge zee-zanden.

Ontwatering en ontzilting.

Bij het droogvallen van de Wieringermeer bevatte de met water geheel verzadigde grond ongeveer 20 gram keukenzout per liter bodemvocht. In diepere bodemlagen nam het zoutgehalte af. Zooals wij reeds zagen komt in de N.O.-sector van de polder het ondergrondsche, zoete water zelfs in het maaiveld, en heeft daar-

door in dit polderdeel groote invloed op de zouthuishouding gehad.

Het door de ontwatering (kanalen, tochten, kavelslooten, greppels) wegzakken van bodemwater, veroorzaakt wel een zekere ontzilting van den bodem; in het algemeen is het echter meer de uitlooging door het regenwater, dat echter eerst goed effect kan hebben na aanleg der detailontwatering.

Capillaire opstijging van zout water, verdamping door grond en vegetatie zijn de tegenwerkende krachten, waardoor de ontzilting gedurende de zomermaanden steeds gering is geweest, uitgezonderd in enkele langdurige regenperioden.

De ontzilting vond voornamelijk plaats in de periode herfst tot voorjaar. In de winter 1930-31 was de regenval sterk, doch te weinig terrein nog begreppeld om veel ontziltend effect te hebben.

Bij onderzoek van Z u u r bleek, dat de oppervlakkige ontzilting van onbegreppelde kavels bij zware regenval, waarbij de kavels blank kwamen te staan, soms niet onbelangrijk was.

In de winter 1931-32 viel er weinig regen en de ontzilting was dan ook gering. De winter 1932-33 kenmerkte zich door zeer sterke regenval, vooral in de maand October, zoodat een belangrijke ontzilting hiervan het gevolg is geweest. In de hierop volgende winter 1933-34 was de regenval matig.

Elk voorjaar werd een vrij gedetailleerde zoutkarteering uitgevoerd, waarbij de bouwvoor (van 5—20 cm.) op zoutgehalte werd onderzocht, waar noodig aangevuld door beperktere nazomerkarteeringen, terwijl het geheele proces van de ontzilting door Z u u r in studie werd genomen (Kaart IV).

Het tempo der ontzilting volgde min of meer dat der begreppeling, terwijl de zanden, althans oppervlakkig, veel sneller ontziltten dan de kleigronden. Begreppelde kleigrond had 2 à 3 jaar noodig om een vrijwel ontzilte bouwvoor te leveren.

Het eerst verloren de hooggelegen, vroeg drooggevallen zandgronden in het Noorden van de polder hun zout, in het bijzonder de in dit gebied talrijke zand- en schelpenbanken, verder ook dergelijke zand- en schelpenbanken van de zandbankenstrook langs de Westkust van de polder. Op deze banken vestigde zich reeds in 1930 de eerste welige plantengroei.

Dan volgde, zelfs ook vóór de begreppeling aangebracht was, de strook zandige wadgrond, welke van Slootdorp over Middenmeer naar het Z.O. afbuigt; zoo ook de zandige plaat beoosten Kolhorn, welke ontzilting waarschijnlijk een gevolg is geweest van ondergrondsche waterafvoer door de diepere, grofzandige bodemlagen naar de kanalen. De zanden van het wadland en ver-

moedelijk ook de andere zandgronden ontziltten in de bovenste lagen veel sneller dan de kleigrond van het kwelderland. Echter is de capillaire opstijging in de warme perioden veel grooter en van langer duur dan op de kleigrond, zoodat hier, vooral als de grond nog rijk aan zout is, de variatie in zoutgehalte veel grooter is, vooral van de bovenste grondlagen.

In beide gevallen is echter op zoute grond de concentratieverhooging der bovenste grondlaagjes zeer sterk, zoodat men na warme of droge perioden (ook in winter en voorjaar) in deze bovenste laagjes zeer hooge zoutconcentraties, tot verzadigens toe, kan meten; hetgeen oekologisch belangrijk is, daar in deze laagjes juist de zaden der hoogere planten aanwezig zijn, die dus vooral in afwisselende droogte- en regenperioden aan groote concentratieschommelingen blootstaan.

Vermeldenswaard is nog de snelle oppervlakteontzilting in het veenbandjesgebied, als gevolg van de draineerende werking van het venige laagje, vooral waar dit niet dieper dan 30 cm. onder het oppervlakte lag, verder de plaatselijk ontziltende werking der mosselbanken.

In de secties F, J en L waren enkele zandige en zavelige gebieden, vooral het midden der sectie F, die na het droogvallen hardnekkig zout vasthielden, terwijl de concentraties van het bodemvocht in de bovenste grondlagen hier zeer sterk op konden loopen.

De verklaring zoekt Z u u r in een zeer sterke capillaire opstijging naar de bovenste lagen als gevolg van het onder druk staande water in de ondergrond, dat in deze gebieden vooral in de zomer tot dicht onder het maaiveld stijgt.

In dit zelfde gebied vinden wij de wellen, waarbij hetzelfde onder druk staande zoete water de oppervlakte bereikt, en daar de omgeving van de wel min of meer ontzilt.

De détail-ontzilting was als gevolg van horizontale en verticale onregelmatigheid van de grond *zeer grillig*, vooral in en na de tijden van sterke regenval. Ook andere factoren dan de bodemeigenschappen werkten een grillige détailontzilting in de hand, b.v. de ligging der greppelkluiten, aanwezigheid van hoogere planten, beworteling, enz. Op afstanden van nog geen dm. kon hierbij op hetzelfde niveau in de grond het zoutgehalte meer dan 10 gr. per liter bodemvocht verschillen (zie verder onder oekologie).

Bij het onderzoek heb ik zelf steeds met de keukenzoutconcentraties gewerkt, titrimetrisch bepaald als Cl-concentratie, waarbij de grond steeds in lagen bemonsterd werd. Het zoutgehalte uitgedrukt als grammen keukenzout per hoeveelheid droge stof is

oekologisch onbruikbaar. Z u u r voerde een tweetal begrippen in, welke, hoewel door mij niet gebruikt, hier zeker een aanbeveling verdienen voor oekologische studies op schorren, namelijk de W- en Z-waarden.

W = het aantal grammen water dat een laag grond van bepaalde dikte bevat per cm^2 oppervlak;

Z = het aantal grammen keukenzout in dit volume.

Voor beide waarden moet men weliswaar het volumegewicht van de grond kennen, doch, is dit bepaald, dan kan de *zoutbeweging* in de profielen met deze waarden zeer goed worden nagegaan.

Op de ontwatering wordt hier niet ingegaan, omdat de samenhang tusschen plantengroei en waterhuishouding van de grond vooral op onrijpe bodem zulk een moeilijk probleem is, dat hier vrijwel niets aan kon worden gedaan. Bij het droogvallen waren de Wieringermeergronden verzadigd met water. Vooral de kleigronden waren in vergelijking met oude kleigrond op het oude land zeer waterrijk. Veel van dit water was hydratatiewater. Zoodra door de ontwatering veel hydratatiewater verloren was, een irreversibel proces, begon de kleigrond te scheuren en daarmee sterker te aereeren.

De microbiologie van de Wieringermeerbodem komt, voor zoover deze bij de plantengroei van belang is, in het oekologisch hoofdstuk nog ter sprake.

Vanzelfsprekend, doch niet overbodig is het, hier te vermelden, dat de hierboven globaal behandelde onderzoekingen naar bodemgesteldheid, ontzilting, enz. door de betreffende onderzoekers naast en terzelfder tijd van de vegetatiestudie werd verricht, zoodat de vegetatiestudie niet of slechts gedeeltelijk gebaseerd kon worden, of gebruik kon maken van deze gegevens.

§ 2. *Over de vegetatie van de Wieringermeer-zeebodem* (Kaart V).

Het is te betreuren, dat niemand onder de Nederlandsche biologen het initiatief heeft genomen om de marine vegetatie van de zeebodem van de Wieringermeer te bestudeeren, en op de gevoelige plaat vast te leggen direct na het droogvallen. Hoe moeilijk het terrein ook begaanbaar was, het was een bij uitstek geschikte gelegenheid, die voorloopig niet weerkeert.

De marine fauna van de Wieringermeer is na droogvallen spoedig afgestorven of viel ten prooi aan de vele azende vogels. Op de zeebodem vond men slechts weinig visch. Deze kwam in de kanalen terecht of werd door de vogels genuttigd. In enkele diepere, eerst later drooggelegde gaten is echter tot in 1931 nog vrij veel visch, vooral *paling (Anguilla vulgaris* L.) gevangen.

De enkele ingesloten *zeehonden (Phoca vitulina* L.) zijn volgens mededeeling van een ooggetuige over de dijk gevlucht naar het IJsselmeer. Een veertiental *bruinvisschen (Phocaena phocaena)* L.) werden binnen de Wieringermeerdijken gevangen. Zij kwamen in de kanalen terecht, vonden daar den dood of werden uit medelijden afgemaakt. Millioenen krabben heeft de Wieringermeer geherbergd. Vele kwamen in de kanalen terecht en maakten het visschen met fuiken daar in het eerste jaar zeer onproductief. Eind 1931 vond ik nog krabben in de kwelstrook langs de dijk Medemblik—Den Oever.

De schaaldieren verrotten spoedig na het droogvallen. *Mya arenaria* L. was nog eenigszins hardnekkig. In de herfst 1931 vond ik nog een levend exemplaar in de bovengenoemde kwelstrook.

De *Mya arenaria,* waaronder groote exemplaren van 18 cm. lengte vooral in het wellengebied beoosten de Terp aangetroffen werden, kwam veel over de geheele polder voor; in het N.O. plaatselijk eenigszins kolonie-gewijs.

Kreukels *(Litorina littorea* L.) kwamen in groote hoeveelheden op de *Zostera* onder De Houkes voor, waar zelfs banken van doode kreukels afgezet werden. *Cardium edule* L. in kleiner getale dan *Mya arenaria* was verspreid over heel de polder, doch kwam op enkele plaatsen in de sectie C in grootere hoeveelheid voor. Bij Nieuwesluis waren groote banken van doode *Cardiums* samengespoeld. Oesters waren in de polder zeldzaam.

Het interessantste waren de mosselbank-complexen. Zij kwamen zoowel op zand- als op kleigrond voor, in den regel bestaande uit een groot aantal grootere en kleinere kolonies, vaak in hoefijzervorm liggend aan de diepe, niet aanslibbende kanten van groote zandbanken. Op kleigrond groeiden de mosselenbanken door zandaanslibbing en ophooping van doode mosselschalen tot ± 30 cm. boven de omringende zeebodem. De banken bleven hier meestal klein en compact. Op zandgrond groeiden zij minder hoog op, doch waren vaak meer langgerekt, soms tot een lengte van 50 m. bij een breedte van 2 m.

De localisatie, kolonisatie-wijze en mate van voorkomen van diverse schelpdieren in de Wieringermeer was zeker een studie waard geweest.

Zuur heeft in 1930 bij het bemonsteren van de gronden van de eerste droogvallende gedeelten van de Wieringermeerpolder aanteekeningen gemaakt over het voorkomen en de stand van het zeegras *(Zostera)* in de omgeving der monsterplekken. Aan de hand van deze notities is het mogelijk omtrent areaal, bodemge-

steldheid en standplaats (diepte beneden N.A.P.) het volgende mede te deelen.

Het zeegras kwam voor op een groot deel van de zandplaat bezuiden De Houkes (een kleine 400 ha dicht begroeid), verder op enkele terreintjes langs de Wieringsche kust bij het gemaal de Leemans; voorts een ijle vegetatie van vrij groote uitgestrektheid in de omgeving van het schelpenzandbankencomplex bij Nieuwesluis; een zeer ijle vegetatie in de hoek van Aartswoud, terwijl verder langs de geheele kust verspreide pollen waren te vinden. (Kaart V).

Volgens Van Goor (1922) hebben wij hier te doen met de brakwater- of groenwieren-*Zostera*-vegetatie, die in de Zuiderzee bij een zoutgehalte van 10-20‰ tot bij Marken voorkwam en waarin behalve *Zostera*, groenwieren mede het aspect bepalen. Over eventueele *Zostera nana*, *Zostera marina var. stenophylla* A. u. G. en *Zostera marina* zonaties wordt niets vermeld en is bij het droogvallen niets genoteerd.

Het zeegras, waartusschen steeds een dikker of dunner laagje slik werd afgezet, groeide slechts op de jonge fijnzandige wadafzettingen, de zoogenaamde goede zanden, en niet op de grove in dieper water afgezette zanden, de zoogenaamde slechte zanden. Het verschil in slibanalyse van deze bodemtypen is (opgave van Kalisvaart te Medemblik):

Fractie-nummer	Grootte der deeltjes in micron	Goede zanden varieerend van:	Slechte zanden varieerend van:
klei	0—16	8—5 %	3—1 %
1 en 2	16—74	70—40%	16—3 %
3	74—104	20—20%	38—2 %
4	104—147	20—5 %	36—15%
5	147—208	14—0 %	39—6 %
6	208—295		25—1 %
7	295—417		12%
8	417—589		3 %

Uit de monsterplekken, in wier omgeving de stand van het zeegras werd opgenomen, bleek, dat het zeegras verschillende malen in de nabijheid groeide van plaatsen, waar de zandlaag niet dikker was dan 10 cm. Deze zandlaag kon liggen zoowel op zavel, klei als veen. Was de zandlaag dunner dan 5 cm, dan was er geen zeegrasbegroeiing; op open klei, zavels of veen, welke grondsoorten slechts op kleine plekken in dat terrein voorkwamen, was

geen zeegras aanwezig. Enkele malen werd zeegras waargenomen op zandig slik bij Nieuwe-Sluis.

Daar de verticale ligging der monsterplekken tot op 1 dm nauwkeurig bekend was, kon de volgende aardige samenhang tusschen het voorkomen van *Zostera* en de diepte der standplaats beneden N.A.P. worden vastgelegd.

Diepte beneden N.A.P. in dm.	Aantal waarnemingen van zeegrasbegroeiing in de omgeving der monsterplekken (de terreinen bij De Houkes en Nieuwesluis tezamen genomen).
20	1
19	
18	
17	
16	
15	6
14	5
13	9
12	8
11	11
10	35
9	15
8	18
7	9
6	5
5	2

De groeiplaatsen bij De Houkes en Nieuwesluis, afzonderlijk beschouwd, gaven dezelfde top bij 1 m beneden N.A.P..

Bij voorkeur groeide het zeegras dus op een diepte van 110-80 cm beneden N.A.P. met een scherp optium bij 1 m beneden N.A.P., terwijl beneden 1½ m en boven 50 cm beneden N.A.P. praktisch geen zeegras meer voorkwam. Voor het juiste begrip van de oekologische beteekenis van deze dieptecijfers bij de vergelijking met *Zostera-begroeiing* elders dienen natuurlijk de eb- en vloedcijfers te worden geraadpleegd.

Na het droogvallen is het zeegras spoedig uit de polder verdwenen; het werd op de rijke velden onder De Houkes bijeengeharkt en als laatste oogst Wieringen binnengehaald.

Noch in de kanalen, noch in de aanvankelijk bestaande plassen heeft deze gevoelige halophyt zich opnieuw in de polder kunnen vestigen.

Ook in het snel verzoetende Amstelmeer is ze volgens visschers binnen het jaar geheel verdwenen. In de Zuiderzee haalde K r u s e-

man op zijn tocht in 1933 het zeegras echter nog een enkele maal met de kor omhoog, terwijl in het najaar van hetzelfde jaar bij Medemblik vrij groote hoeveelheden smalle lichtgroene blaadjes aanspoelden, welke volgens Van der Werff zeer waarschijnlijk van *Zostera* afkomstig waren. Het schijnt dus, dat het afsterven van zeegras in het IJsselmeer anders verloopt dan in het Amstelmeer, hetgeen merkwaardig is voor deze halophyt met uitgesproken enge zoutamplitude. Dit zou mogelijk een verklaring kunnen vinden in het voorkomen van oekotypen van *Zostera marina* eertijds in de Zuiderzee, welke zich ontwikkeld hadden bij lagere zoutgehalten.

Fucus-vegetaties, soms vrij veel voorkomend op de wad-mosselbanken van het Balgzand, schijnen in de Wieringermeer niet aanwezig geweest te zijn. Volgens Wit, analyst op het Laboratorium der Zuiderzeewerken te Medemblik, één der beste kenners van de polder vanaf het droogvallen, zou de zeesla *(Ulva Lactuca* L.) min of meer op dezelfde plaatsen als de *Fucus* op het Balgzand, sociaal voorkomend, opgetreden zijn ten Zuiden van Nieuwesluis ongeveer tot bij Kolhorn tot een diepte van ± 3½ m beneden N.A.P., terwijl zij onder Wieringen en elders in de polder slechts sporadisch voorkwam.

In de nazomer van 1930, het jaar van droogvallen, hebben in het Oosten van de polder, ter hoogte van de Terp, groote plakkaten „zeeschuim" rondgedreven. De samenstelling is onbekend. Waarschijnlijk zullen het *Enteromorpha* spec. zijn geweest, die zich in 1930 reeds in het ondiepe water ontwikkeld hadden en bij wind zijn losgeslagen.

DERDE HOOFDSTUK.

Hoogere planten in de Wieringermeer.

§ 1. *Inventarisatie.*

Zooals bij de behandeling der methoden van onderzoek reeds werd medegedeeld, is van elk der soorten zaadplanten, welke zich in de Wieringermeer gevestigd hadden, de „geschiedenis" in de polder zoo goed mogelijk opgeteekend.

Behalve deze gegevens, door directe waarneming verkregen, werden van elk der soorten zooveel mogelijk allerlei bijzonderheden uit de literatuuur verzameld, ten einde eventueel verborgen karakteristieken van de nieuwland-begroeiing langs deze weg te ontdekken.

In de lijst der tot 1934 in de Wieringermeer gevestigde soorten (zie Bijlage I), waarin binnen de families de soorten alphabetisch zijn gerangschikt, is aangegeven:

A. *Wat de meer algemeene eigenschappen der soorten betreft,*

1. levensduur en levensvorm volgens Raunkiaer (kolom I),
2. verspreidingstype volgens een eenvoudig schema; bij een aantal soorten is bovendien aangegeven, welk agens in de Wieringermeer waarschijnlijk de verspreiding bewerkstelligd heeft (kolom II),
3. het onkruid-type (kolom III),
4. het bestuivingstype (kolom IV).

B. *Wat het gedrag der soorten in het omland betreft,*

1. het voorkomen der soorten op schorren en zilte terreinen, waarbij nog diverse standplaatsen worden onderscheiden (kolom V),
2. het voorkomen in het directe achterland: Noord-Holland en het eiland Wieringen (kolom VI).

C. Wat het *gedrag der soorten in de Wieringermeerpolder* betreft:

1. het voorkomen, de mate van voorkomen en het sociale gedrag in de jaren 1930, 1931, 1932, 1933 (kolom VII),
2. de vitaliteit der soorten, reproductie, zaailing- en uitlooper-aggregaten (kolom VIII),
3. het voorkomen der soorten op diverse, in de polder te onderscheiden typen van stand- of vindplaatsen, ongeacht het zoutgehalte (kolom IX),
4. bij welke zoutgehalten de soorten nog in de polder werden aangetroffen, ingedeeld in 4 groepen (kolom X).

Het lag aanvankelijk in de bedoeling voor elk der in de Wieringermeerpolder gevestigde soorten de *trouw voor diverse plantengezelschappen* in Zwitsersch-Fransche zin aan te geven, daar de trouw waarschijnlijk één der beste oekologische kenschetsingen van een soort is. Dit bleek echter bij de beschikbare bronnen nog niet mogelijk.

Verder werd getracht de oekologische specilatisatie, zoowel wat betreft de kieming, de kiemplant, als de latere ontwikkelingsstadia, uit de literatuur na te gaan; door gebrek aan gegevens leverde dit een teleurstellend resultaat.

Ook ander voorbereidend werk is in de tabel niet tot uitdrukking gebracht. Zoo bijvoorbeeld de gedetailleerde verspreidingsbiologische behandeling der soorten volgens het ver doorgevoerde systeem van Sernander.

§ 2. *Verspreidingsbiologie.*

Het proces der nieuwland-begroeiing (Warming (1896), Cle-

ments (1916), Lüdi (1920), is te ontleden in:

1. *Migratie*, de aanvoer van diasporen naar het nieuwland.

2. *Vestiging*, de kieming en ontwikkeling van de plant in het nieuwland. De vestiging is geslaagd als de plant door zaad, generatief of door vorming van uitloopers vegetatief nakomelingen levert.

3. *Concurrentie.* Deze treedt op, zoodra de bezetting van het nieuwland door planten voldoende dicht is. Met de concurrentie begint het sociale leven der vegetatie. Het beginpunt van de concurrentiestrijd is moeilijk vast te stellen. In zeer ijle vegetaties, b.v. van 5% bedekkingsgraad, waar de planten elkander, wat ruimte en voedsel betreft, zeker niet beconcurreeren, kan de beinvloeding der verspreiding van de zaden zeer aanzienlijk zijn.

4. *Successie.* Progressief in de richting van de climax, retrogressief in omgekeerde gang. Volgens de climax-complextheorie van Braun-Blanquet streeft de vegetatie van een klimatologisch homogeen gebied langs één of meer serieën van opeenvolgende vegetatie-stadia naar een door het klimaat bepaalde, van het gesteente onafhankelijke, stabiele eindtoestand, de climax. Het geheele complex van serieën wordt climax-complex genoemd.

Bij de migratie-vestiging komen twee processen sterk naar voren, namelijk:

a. *haardprojectie:* de meer of minder samenhangende projectie van het zaad van populaties in het randgebied of op het nieuwland als meer of minder ijle, enkelvoudige gezelschappen op het nieuwland (zie later de verspreiding van zeeaster in de Wieringermeerpolder).

b. *aggregatie:* het verschijnsel, dat de nakomelingschap zich samenhangend rondom de moederplant groepeert tot zg. aggregaten. Soorten met vegetatieve uitbreiding vormen uitlooper-aggregaten.

Nieuwlandbegroeiingen, vooral van extreme nieuwlanden, zijn sociogenetisch belangrijke objecten, omdat hier de successie direct en zuiver te bestudeeren is. Men kan zich o.a. een veel juister inzicht vormen in het aandeel der verspreidingsfactoren, dan in bestaande vegetaties, waar dit probleem vaak slechts speculatief te benaderen is. Voorts verloopt de successie hier aanvankelijk zeer snel, zoodat niet als in bestaande vegetaties, uitgezonderd de meer labiele als duin en schor, een lange tijd voorbijgaat, alvorens men een successieschrede duidelijk kan constateeren. In het nieuwland behoeft men in den regel niet uit het „naast elkaar" op het „na elkaar" te besluiten.

Hoewel zij een vergelijking met de nieuw-begroeiing van Krakatau niet kunnen doorstaan, zijn de Zuiderzeepolders voor Europa

unieke objecten; mijns inziens zijn zij door het snelle ingrijpen van de mensch echter verspreidingsbiologisch belangwekkender dan voor de studie der successie, welke hoogstens op enkele kleine reservaten over lange tijd vervolgd kunnen worden.

Voor de vrij uitgebreide literatuur over nieuwlandbegroeiingen in Europa wordt verwezen naar L ü d i (1932).

In het kort, mede ter inleiding van de paragrafen over sociologie en oekologie worden hier enkele voorbeelden aangehaald.

Fr. M e i g e n (1888) beschreef de herbegroeiing van door de wijnluis geteisterde wijnbergen, waarvan de bodem met insecticiden behandeld was. De waarnemingen liepen over 6 jaar. De pioniervegetatie bestond uit een welig, open, soortenrijk gezelschap, waaronder 73% éénjarige- (meerendeels onkruiden en ruderaalplanten) en 13% méérjarige soorten. Na enkele jaren ontstond hieruit een bepaald weide-type („Trockenwiese").

B i r g e r (1907) geeft een overzicht van de begroeiing van 29 eilandjes, ontstaan door verlaging van de waterspiegel van het Hjälmar-meer in Midden-Zweden, welke in haar ontwikkeling bestudeerd werd over meer dan 30 jaar. De randen der eilandjes raakten met Phragmitionplanten begroeid, de hoogere deelen droegen in het begin een gemengde, ruderale, soortenrijke, niet als een bepaald gezelschap te karakteriseeren vegetatie, welke naderhand door hooger georganiseerde samenlevingen van grassen, struiken en boomen werd verdrongen. De diasporenaanvoer zou veel door het water, voorts door winddriften over het ijs zijn geschied. Het effect van het windtransport acht hij gering.

S. D z i u b a l t o w s k i (1918) beschrijft de regeneratie van een boschkaalslag in Polen, waarin vier stadia worden onderscheiden. Ten eerste een uitbreiding van de lichtverdragende boschplanten, daarnaast op open plekken de ontwikkeling van een zeer gemengde, ruderale vegetatie, waaronder veel éénjarige soorten, opgevolgd door een gesloten vegetatie van grassen of *Juncus spec.* met dominantie van *Agrostis alba* en *Calamagrostis Epigeios*, op haar beurt verdrongen door boomgroei, waaronder struiken en schaduwplanten.

Vele der pioniervegetatiestudies zijn wel sociologisch meer of minder diepgaand vervolgd; de verspreidingsbiologie is echter niet steeds tot haar recht gekomen. De Wieringermeer komt sociologisch-oekologisch met de bestaande voorbeelden goed overeen en klopt heel goed met de door V a n D i e r e n beschreven pioniervegetatie van de zilte Terschellinger-duinvalleien.

Verspreidingsbiologisch zijn de verschillende gevallen minder goed vergelijkbaar. De Wieringermeer leidt m.i. tot een met

Birger overeenstemmende beoordeeling van de verspreiding door water en wind en komt minder overeen met de misschien ook minder vergelijkbare door Ulbrich (1928) gegeven resultaten van een door Osterwald bestudeerde nieuwlandbegroeiing van een afgegraven terrein bij Berlijn. Dit laatste voorbeeld komt later nog ter sprake.

De verspreidingsbiologie heeft zich over verscheidene vooraanstaande onderzoekers ontwikkeld: Hildebrand (1873), Kerner (1896), Vogler (1901), Kirchner (1915), Dingler (1889), Sernander (1927), Murbeck (1920), Ulbrich (1928), Ridley (1930), e.a. De literatuur is te omvangrijk om hier nader te behandelen.

In Nederland is weinig aan verspreidingsbiologie gedaan.

Omdat men toch reeds een gedetailleerd systeem van soortskarteering (Ivon plantenkaartjes) in Nederland doorvoert, zou het waardevol zijn de Nederlandsche vegetatie eveneens verspreidingsbiologisch te bewerken volgens één der bestaande systemen. Dit is vooral voor de vegetatiestudie van belang. Als objecten dient men dan biologisch gesloten vegetatiecomplexen te kiezen. Een mooi voorbeeld is de studie van Paul Müller in de Zuid-Fransche Garrigue (1933). Dergelijke studies kunnen zelfs bijdragen tot het verschaffen van inzicht in het wezen van sociologische tegenstellingen, doordat zij aan kunnen geven in hoeverre een vegetatiecomplex een meer of minder natuurlijke, biologische eenheid is, dan wel een meer kunstmatig gedacht geheel.

Bij een volledig verspreidingsbiologische bewerking wordt (worden) voor elke soort de diaspore(n) beschreven. Onder diaspore (Sernander 1927) of verspreidingseenheid (Vogler 1901) verstaat men het levensvatbare deel, dat van de plant wordt afgescheiden in dienst van de voortplanting, dus b.v. sporen, zaden, vruchten, planten of deelen daarvan. Men deelt de diasporen in al naar de de verspreiding bewerkende agentia (b.v. dieren, wind, water, mensch, de plant zelf) en de aan de diasporen ten dienste staande verspreidingsmiddelen (b.v. vruchtvleesch, haarkransen, krukweefsel) in één of meer verspreidingstypen: zoöchoren, anemochoren, hydatochoren, autochoren en soorten zonder herkenbare verspreidingswijze. Deze zijn elk weer onder te verdeelen in vaak zeer ver doorgevoerde, meer beperkte categorieën, b.v. haarkranszwevers, korreltjesvliegers, enz. Verder kan worden aangegeven de tijd van verspreiding, de wijze waarop de diasporen aan de verspreiding worden prijsgegeven, terwijl tevens aan de middelen der plant, welke de verspreiding belemmeren, een plaats is gegeven. Deze systemen, waarvan de fijnere indeelingen in hoofdzaak ge-

baseerd zijn op morfologische kenmerken, in verband gebracht met de diverse verspreidingsagentia, zijn vaak zeer ingewikkeld, terwijl de „doelmatigheid" van de diverse typen vaak onvoldoende bekend is, zoodat het effect der verspreiding niet altijd opgehelderd wordt.

Men zal nog over veel meer waarneming-gegevens moeten beschikken; de verdere Zuiderzeepolders zijn hiertoe bij uitstek geschikt, terwijl voorts de verspreidingsbiologie zoo veel mogelijk op experimenteele basis dient te worden gesteld om het speculatieve element, waar zulks noodig is, uit te schakelen. Het eene agens (water en wind) en diaspore leenen zich gemakkelijker tot het experiment dan het andere (vogels).

In dit werk heb ik de pioniervegetatie van de Wieringermeer en van de omgeving van de polder niet volledig verspreidingsbiologisch weergegeven. Dit zou b.v. later bij een eventueele onderlinge vergelijking der Zuiderzeepolders nog kunnen worden gedaan. Voor de indeeling der soorten heb ik een eenvoudig systeem opgesteld, waarbij de onderverdeeling der hoofdgroepen in de eerste plaats is geschied naar de doelmatigheid van de diaspore met betrekking tot de diverse agentia. Onder doelmatigheid wordt voornamelijk verstaan de afstand van de moederplant, die de diaspore door inwerking van een agens kan bereiken; hoewel moeilijk consequent door te voeren is een dergelijke indeeling in de eerste jaren eener pioniervegetatie reëel. Deze indeeling is aan de hand van eigen waarnemingen, in en buiten de Wieringermeer, eigen experimenten, en voorts naar literatuurgegevens betreffende de doelmatigheid van de verschillende verspreidingstypen, opgesteld:

Hydatochoor	H	eenige weken tot jaren drijvend,
	h	eenige uren tot dagen drijvend,
Zoöchoor	Z	typisch endozoöchoor,
	z	min of meer toevallig zoöchoor, b.v. epizoöchorie, endozoöchorie bij fijne zaden etende vogels.
Anemochoor	Zw	zeer doelmatige verspreidingsmiddelen, waardoor bij stormen de diasporen over km. verspreid worden,
	V	matig doelmatige verspreidingsmiddelen, bij stormen honderden meters ver vliegend,
	v	weinig doelmatige verspreidingsmiddelen, zich in den regel slechts enkele meters ver verspreidend, hoogstens tientallen meters.
Au		Planten met zeer beperkte verspreiding (Autochoren, als Ballisten, Schleuderer, Kriecher,

Selbstableger) en planten, waarvan geen verspreidingswijze bekend is.

Voor de toepassing van de indeeling wordt verwezen naar de inventarisatielijst (Bijlage I).

De verspreiding van een soort is een functie van:

1. de diasporenproductie,
2. de verspreidingsdoelmatigheid met betrekking tot de werkzaamheid van de verspreidingsagentia,
3. de andere oekologische specialisaties der diaspore,
4. de milieufactoren ter plaatse, waar de diaspore tot rust komt; deze bepalen de vestiging.

Het is moeilijk zich een juiste voorstelling te maken van de *migratie* der plantengroei van het omland naar de Wieringermeer, omdat de *vestiging* der planten in de polder in de eerste jaren sterk is beperkt door de extreme factoren zout-vocht. De soortenlijst der gevestigde soorten geeft ons dus slechts een betrekkelijk inzicht in de werkelijke migratie; veel van hetgeen door wind, water en dieren werd gebracht, kon niet slagen door de niet passende omgeving. Door de soorten over de diverse verspreidingstypen te verdeelen krijgt men een *verspreidingsverdeelingsdiagram* of *-spectrum* waaruit de verspreidingsbiologische karakteristieken van de bedoelde vegetatie blijken.

In de Wieringermeer was de selectie zoo scherp, dat het migratie- en vestigingsverdeelingsspectrum zelfs niet de dezelfde karakteristieken zouden behoeven te vertoonen.

De migratie is moeilijk reëel vast te stellen. In 1931 heb ik eenige met lijm besmeerde vangapparaten geplaatst om een idee te krijgen van de migratie door wind. De proef mislukte echter, daar de kleefborden na korte tijd onder het stuifzand zaten, waardoor geen zaden meer werden gevangen. Het onderzoek van het grondoppervlak op diasporen met het doel de migratie te leeren kennen, heeft alleen dan zin, indien men zeker weet, dat de grond steriel is, hetgeen in de Wieringermeer niet het geval kan zijn geweest. Ten opzichte van migratie door vogels heb ik verzuimd de vogelfaeces grondig op diasporen te onderzoeken, terwijl een afspraak met een jager in verband met vogelpoot-onderzoek op niets uitliep. Er rest mij derhalve slechts de vergelijking van de omgevende flora met die van de polder.

Het eiland Wieringen en de aan de polder grenzende enkele kilometers breede kuststrook van Noord-Holland zijn geinventariseerd. De mate van voorkomen der soorten (sporadisch, matig, veel) en de geografische verspreiding van soorten en populaties

is hierdoor in de polderomgeving min of meer bekend. Waarschijnlijk zijn er slechts weinig soorten in de Wieringermeer van buiten deze geinventariseerde leverings-sfeer afkomstig; hiertoe behooren namelijk een aantal duinplanten, waarover later nog bericht zal worden.

Bij vergelijking van omland en nieuwland blijkt nu, dat er in 1934 in het directe achterland van de polder *218 soorten* voorkwamen, die zich nog niet in de polder gevestigd hadden.

In de Wieringermeerpolder zijn van 1930 tot en met 1934 *357 soorten* gevonden. Van deze zijn er 93 soorten door de menschen in de polder gebracht. Deze „niet natuurlijk" verspreide soorten sluit ik bij de volgende verspreidingsbiologische behandeling uit, zoodat deze alleen betrekking heeft op 261 (tot 1934) soorten; dit werd 264 natuurlijk-verspreide soorten tot en met 1935.

De soorten uit de polder en het omland zijn in de hieronder volgende tabel verdeeld over de diverse verspreidingsdoelmatigheidstypen.

TABEL I.

Aantal soorten, voorkomend in het omland en nog niet in de polder gevestigd.				Voorkomend in de polder op natuurlijke wijze verspreid	Mate van voorkomen dezer soorten in de omgeving van de polder.			
Verspreidingstype	Totaal	Veel voorkomend	Zouttolerant		Sporadisch	Matig tot veel	Veel in duinstreek	Waarschijnl. van groote afstand afkomstig
Zw	25	5	2	41	16	20	5 [2])	3[2])
V	29	12	2	59	21	34	4	
v	63	20	7	95	35	57	3	
H	4	2		7	2	4		1
h	5	4	1	8	4	4		
Z	9			9	5	4		
z	17	6	2	7	2	4	1	1
Au	24	15	4	27	5	21		1
[1])	42	9		8	3	5		
Totaal	218			261				

Uit de verspreidingsspectra in Tabel I volgt, dat de soorten met de meest verplaatsingsdoelmatige diasporen in relatief grooter getale in het nieuwland gevestigd zijn, dan hun minder goed uitgeruste

[1]) Niet goed tot een verspreidingstype thuis te brengen doch zeker geen verplaatsingsdoelmatige verspreiders.

[2]) Respectievelijk 3 en 2 soorten zeer sporadisch in de omgeving van de polder voorkomend.

concurrenten. Uit kolom 3 krijgt men een goede indruk van de scherpe selectie op het nieuwe land.

Het aantal planten van „verre" (duinen, enz.) is zeer beperkt, 13 in tal (12 + 6 — 5). Zij zijn vermoedelijk door vogels, mogelijk uit de omgeving van het Zwanewater aangevoerd. Men zou hieruit kunnen afleiden, dat ongeacht de verspreiding door water, de effectieve verspreiding in het algemeen na enkele km. al vrij gering gaat worden.

Ik zal trachten het ontbreken van soorten in de polder, welke wel in het kustgebied voorkomen nader te belichten.

LIJST I.

Lijst van niet in den polder aanwezige planten, die wel in het randgebied voorkomen.

Zw. *Ophioglossum vulgatum, Crepis biennis, Orchis mirio* (zt) *Cirsium palustre* (zt), *Galinsoga parviflora.*

V. *Myosotis caespitosa, Stellaria glauca, S. graminea, Tanacetum vulgare, Cardamine pratense, Draba verna* (zt), *Alnus glutinosa, Juncus conglomeratus, Luzula campestris, Trifolium arvense, Armeria maritima* (h), *Artemisia vulgaris.*

v. *Obione portulacoides* (h), *Salsola kali* (h), *Cochlearia danica* (h), *Carex disticha* (zt), *C. leporina, Euphrasia suecica, Alectorolophus major, Aegopodium Podagraria, Aethusa cynapium, Anthriscus sylvestris, A. vulgaris, Apium graveolens* (zt), *Heracleum Sphondylium, Hydrocolyte vulgaris, Torilis nodosa, Alium vineale.*

H. *Bidens cernuus, Mentha aquatica.*

h. *Callitriche spec., Honckenia peploides* (h), *Hydrocharis Morsusranae, Galium palustre.*

Z. *Myriophillum spicatum* (zt), *Hippuris vulgaris, Alisma Plantago, Potamogeton natans, Myosurus minimus* (zt), *Sparganium simplex.*

Au. *Lycopsis arvensis, Lappa notha, Convolvulus arvensis, C. sepium, Raphanistrum Lampsana, Lamium album, L. amplexicaule, L. incisum, L. purpureum, Brunella vulgaris, Vicia angustifolia, V. cracca, Ranunculus Philonotis, Lepidium Draba* (zt), *Statice Limonium* (h), *Polygonum amphibium, Potentilla procumbens, Sherardia arvensis, Verona Buxbaumii, Torilis nodosa* (zt), *Linaria Cymbalaria* (zt), *Valerianella olitoria, Centaurea cyanus.*

Een groot aantal (145) is sporadisch in de omgeving aangetroffen, zoodat uit dien hoofde het ontbreken in de polder verklaard kan worden. Van 73 soorten (Lijst I) is het ontbreken

LIJST II.

Familie	Nog niet in de polder gevestigde soorten uit het omland	Zoutminnend en verdragend; niet in den polder aanwezig	Totaal der in de polder gevestigde soorten	Op natuurlijke wijze in de polder gevestigd	Zoutminnend en verdragend; in den polder aanwezig	Frequent in de polder	Sociaal in de polder
Polypodiaceae	3		1	1			
Equisetaceae	2		1	1			
Juncaceae	3		7	7	5	1	1
Iridaceae			1	1			
Typhaceae	2		2	2	2		1
Lemnaceae	1		3	3	1		1
Potamogetonaceae .	8	4	2	2	2		2
Cyperaceae	10	2	13	10	8		3
Gramineae	8	2	67	56	38	5	14
Scheuchzeriaceae . .			2	2	2		
Cupuliferae	2		1	1			
Salicaceae	4		9	7		1	
Urticaceae	2		4	2			
Ulmaceae			1	1			
Polygonaceae	4	1	16	14	4	1	3
Chenopodiaceae . . .	3	3	14	13	11	2	7
Caryophyllaceae . .	10	1	18	14	8	1	3
Ranunculaceae . . .	7	1	7	5	4		1
Papaveraceae	4		3	1			
Fumariaceae			1	1			
Cruciferae	10	3	30	20	11	2	2
Violaceae	1		2	2			
Malvaceae	2	2	2	2			
Geraniaceae	3		5	3			
Linaceae	2		1				
Euphorbiaceae	2		2	2			
Umbelliferae	17	3	10	3	3		
Onograceae	1	4	4	4	3	1	3
Lythraceae	1		1	1			
Saxifragaceae			1	1			
Rosaceae	10		8	6	2		
Leguminoseae	9	1	16	12	6	2	
Primulaceae	4	1	3	3	1		
Convolvulaceae . . .	2	2	2				
Asperifoliaceae . . .	3		3	2			
Solanaceae	1		4	4	1	1	
Scrophulariaceae . .	10	3	9	7	4		
Labiatae	14		9	4			
Plantaginaceae . . .			4	4	4	2	
Campanulaceae . . .	1		1				
Rubiaceae	5		3	1			
Caprifoliaceae	1		1	1			

Familie	Nog niet in de polder gevestigde soorten uit het omland	Zoutminnend en verdragend; niet in den polder aanwezig	Totaal der in de polder gevestigde soorten	Op natuurlijke wijze in de polder gevestigd	Zoutminnend en verdragend; in den polder aanwezig	Frequent in de polder	Sociaal in de polder
Valerianaceae	2		1				
Compositae	18	1	41	36	21	8	9
Ophioglossaceae . . .	1						
Aceraceae	1						
Aquifoliaceae	1						
Araliaceae	1						
Callitrichaceae . . .	2						
Crassulaceae	1	1					
Halorrhagidaceae . .	1	1					
Hippuridaceae . . .	1						
Hydrocharitaceae . .	3						
Liliaceae	2						
Oleaceae	1						
Oxalidaceae	2		1				
Plumbaginaceae . . .	2	2					
Portulaceae	1						
Orchidaceae	4	1					
Butomaceae	1						
Ceratophyllaceae . .	2	2					

echter wel merkwaardig, deels vanwege het matig of veel voorkomen in het kustgebied, deels door hun zouttolerantie (zt), en halophilie (h). Verschillende van hen zijn wel door de menschen in de polder gebracht en gevonden langs kanalen en wegen.

De zeezouten hebben uit den aard der zaak een groote rol gespeeld bij het al of niet vestigen der soorten.

Alvorens op de selecteerende werking der milieufactoren in te gaan worden hier in Lijst II de soorten in en buiten de polder nog familie-gewijs behandeld.

Men ziet, dat een aantal families zeer sterk en sociaal, *(Chenopodiaceae, Gramineae, Compositae)* en een aantal families opvallend weinig en sporadisch *(Labiatae, Scrophulariaceae, Asperifoliaceae, Ranunculaceae, Umbelliferae, Rubiaceae)* in de polder zijn vertegenwoordigd. Het gedrag van de *Chenopiaceae* volgt uit hun verspreidingsdoelmatigheid (zeedriften), halophilie en nitrophilie; terwijl de verspreiding bij de *Gramineae* en *Compositae* in den regel ook vrij doelmatig is. Wat de slecht vertegenwoordigde families betreft, zijn het bijna alle soorten, welke zeer slechte tot matige

verspreiders zijn (hoogstens ondoelmatig ingerichte vliegers, verder ballisten, myrmecochoren en soorten, waarvan de verspreiding niet bekend is), zoodat uit dien hoofde ontbreken in de polder voor de hand ligt. Veronderstellen wij echter, dat zij de polder wel bereikt hebben, dan kan behalve de selectie door het zout bij veel van deze soorten [1]) de hen kenmerkende lange narijping, moeilijke kieming als mogelijke oorzaak worden aangewezen, terwijl bij *Convolvulaceae, Malvaceae, Papilionaceae,* hardschaligheid oorzaak van laat vestigen kan zijn (zie Kinzel 1913). Door deze traagheid wordt de mogelijkheid van selectie door langer verblijven in zilt milieu ook grooter. Ondoelmatige verspreiding gaat bijna steeds samen met organisatie van de diaspore ten opzichte van de tijd.

Behalve bij deze families, die min of meer als geheel deze tendenzen vertoonen, kan men ook nog voor diverse soorten uit andere families de trage of moeilijke kieming als mogelijke oorzaak voor het ontbreken in de Wieringermeer aanvoeren. Zoo b.v. voor *Luzula campestris,* die veel op de dijken voorkomt.

Er blijven echter legio soorten, waarvan het ontbreken of de vestiging in de polder niet in verhouding staat tot hun voorkomen in het omland, en, afgezien van de selectie door het zout, moeilijk verklaard kan worden. Bijvoorbeeld *Taraxacum officinale* (Zw), *Tragopogon pratense* (Zw), *Leontondon autumnalis* (Zw), *Achillea millefolium* (Zw), *Arrhenatherum elatior* (V), *Galium aparine* (z), *Festuca rubra* (v), *Pastinaca sativa* (v), *Sysimbrium officinalis* (v), *Triticum repens* (v), *T. litorale* (v), e.a. Aan de „dooddoener' bodemrijping heeft men zoo weinig ter verklaring. Men zou over veel meer autoekologische gegevens moeten beschikken om soort voor soort de vestiging in de Wieringermeer te kunnen verklaren.

De selectie door de zeezouten heeft uit den aard der zaak de grootste rol gespeeld bij de vestiging der soorten. De invloed van het keukenzout blijkt duidelijk uit het voorkomen en gedrag der halophyten en zouttolerante soorten, voorts uit het progressief optreden van soorten bij voortschrijdende ontzilting, het late optreden der mossen, enz.; de selectie blijkt echter uit het feit, dat later ontzilte gronden per oppervlakte-eenheid steeds een kleiner aantal soorten droegen dan vergelijkbare eerder ontzilte gronden. Dit wijst er op, dat na het droogvallen de diasporenaanvoer van buitenaf veel geringer is geweest dan tevoren, daar de selectie

---

[1]) B.v. *Anthriscus silvestris,* en verschillende andere *Umbelliferen* hebben lange narijping, zoo ook *Veronica spec., Stachys, Brunella, Galeopsis,* voorts *Asperifoliaceae, Rubiaceae* als *Sherardia arvensis* en *Galium spec., Solanaceae, Papaveraceae,* diverse *Cruciferae,* als goed uitgerijpte *Thlaspi arvensis* en *Sinapis arvensis.*

mettertijd minder scherp wordt. De soortenrijkste plaatsen bleven dan ook de in de loop van 1930 en 1931 ontzilte terreinen, in het bijzonder de schelpen- en zandbanken, welke beide laatste standplaatsen echter hun soortenrijkdom ook nog aan vogelbezoek te danken kunnen hebben

In de selectie kan men drie phasen onderscheiden:

1. Het direct dooden van de zaden door het zout, voordat het zaad is overgegaan tot het kiemproces. Het is waarschijnlijk, dat zaden van veel Glykyphyten slechts betrekkelijk korte tijd (eenige maanden) in zeewater of zout milieu kunnen leven.

2. Het dooden der kiemende zaden en kiemplanten door het zout, dus gedurende de gevoeligste periode der plant.

3. De vertraging van het ontwikkelingsproces der planten op de zilte gronden op zoodanige wijze, dat de planten niet tot fructificatie kunnen geraken, zoodat de vestiging niet slaagt.

Over het sterven van zaden in zilt milieu is weinig bekend. Op blz. 61 worden de resultaten van een zelfgenomen proef met zaden, bewaard onder zeewater, gegeven, die ons eenigszins orienteeren. Om de invloed der zouten bij de ontkieming na te gaan, heb ik met 24 soorten, die in de Wieringermeer een min of meer belangrijke rol gespeeld hebben, kiemproeven genomen in media van verschillende ziltheid. Deze proeven worden op blz. 163 beschreven.

De resultaten waren geheel in overeenstemming met de verschillende, in de literatuur beschreven proeven. De soorten kiemden alle optimaal in zoet water, doch hun maxima en vooral de kiemvertragingen bij de hoogere zoutgehalten verschilden aanmerkelijk.

De kiemvertraging is grooter, naarmate de concentratie van het milieu hooger is en kan enkele weken tot maanden duren. Dit verschijnsel en de vertraging van het ontwikkelingsproces der planten was in de polder in alle stadia waar te nemen. Op zoute gronden vond men vaak planten, ook halophyten (uitgezonderd *Salicornia, Suaeda, Spergularia salina en S. marginata),* die hun generatie vóór de winter niet meer tot zaadvorming konden brengen, waarmee hun vestiging, althans bij éénjarige planten een mislukking werd.

Bij het tot kieming brengen van de onder zeewater bewaarde zaden, waartoe deze in zoet water werden overgebracht, bleek, dat bij alle soorten de zaden zeer snel kiemden, ook bij die soorten, welke direct na het oogsten of na droog bewaren in den regel traag en onregelmatig kiemen *(Atriplex).*

Waarschijnlijk verklaart dit het soms zeer snelle, haast sprongsgewijze kiemen van de zaden der dominanten in de Wieringermeer,

zoodra de omstandigheden in het voorjaar daartoe gunstig waren. Bij de selectie speelde dit verschijnsel een belangrijke rol. In droge perioden, ook in het voorjaar lagen de zaden op zoute gronden vaak in zeer geconcentreerd en aan zouten bijna verzadigd milieu. Bij sterke regens liepen de concentraties in de bovenste laagjes van de grond dan tot enkele grammen of sporen keukenzout per liter terug, hetgeen gevolgd werd door een snelle kieming. In volgende droge dagen volgde dan vaak een groote kiemplantensterfte door het snel oploopen der concentraties in de bodemoppervlaktelaagjes, ook bij de niet uitgesproken halophyten *(Aster, Atriplex hastatum* en *A. littorale).* Heel mooi was dit waar te nemen op onbegreppelde kavels, b.v. bij de *Aster* kiemplanten op de reservaatkavel K 8 in voorjaar 1934.

Behalve dit sterven door *vergiftiging* was zeer algemeen het sterven der kiemplanten door *verdroging*, door wind en bodemdroogte, vooral op snel ontwaterde gronden, later echter ook vooral in de zaailingaggregaten der voorjaar-groeiers (zie blz 167).

Dit is één der voornaamste redenen, waarom melden, zeeaster, schorrekruid en zeekraal zich moeilijk op de snel ontwaterde gronden vestigden, hetgeen wij konden nagaan uit de kiemplantaggregaten van de exemplaren die er reeds ontwikkeld waren.

Naast het zout-vocht kan in de open polder en in elk extreem nieuwland de *licht-factor* bij het kiemen een rol gespeeld hebben. De literatuurgegevens zijn echter onvoldoende om in de Wieringermeer het aantal lichtkiemers en donkerkiemers tegen elkaar af te wegen. Het zou ook interessant zijn het verloop van het aandeel lichtkiemers binnen één der dominante pioniers na te gaan in verschillende, opeenvolgende jaren. Zoo bleek mij b.v. dat het aantal groote snel-kiemende, niet-hardschalige zaden van melden in de eerste twee jaren in de polder grooter was dan later.

Interessant is, dat er onder de dominante, sociale en frequente soorten in de Wieringermeer diverse min of meer echte lichtkiemers voorkomen. Het is waarschijnlijk dat deze eigenschap heeft bijgedragen tot hun voorrang op de maagdelijke bodem. Hieronder zijn te noemen: *Epilobium, augustifolium, E. hirsutum, Erigeron canadensis, Calamagrostis Epigeios, Spergularia saila, Suaeda maritima, Salicornia herbacea, Aster Tripolium, Atriplex hastatum* en *A. littorale.*

Tabel I wijkt van de werkelijke gang van zaken af door het feit, dat de Zw, V en v vaak tevens H, h en z zijn.

Ten einde hiervan een indruk te krijgen is de volgende Tabel II opgesteld, waarin ook de andere mogelijke verspreiding der soorten is betrokken.

TABEL II.

A. Aantal soorten.

	1930						1931						1932						1933						Totaal					
		H	h	Z	z	V	v		H	h	Z	z	V	v		H	h	Z	z	V	v		H	h	Z	z	V	v		H	h	Z	z	V	v
Zw	21	1	20		14			45	1	34		23			41	1	40		24			41	1	40		24			41	1	40		24		
V	24		21		14			39		32		24			59	2	44		19			53	1	40		32			59	2	50		33		
v	35	10	22		24			64	12	47		41			83	11	61		55			84	11	59		54			95	11	63		58		
H	6				6		3	6				6		3	7				7		4	7				7		4	7				7		4
h	2				2			5				3		2	7				5		2	5				3		2	8				5		2
Z	2	2						3	3						8	8						5	6						9	9					
z	2	1	1					5			5				5			5				7	1		6				7	1		6			
A + [1]	7			6		5		18	13		9				30	18		12				32	19		12				35	19		13			

B. Aantal soorten in procenten.

	1931		1932		1933	
	sociaal en frequent	sporadisch	sociaal en frequent	sporadisch	sociaal en frequent	sporadisch
Zw	54.3	45.7	54.7	45.3	51	49
V	43.6	56.4	35.6	64.4	38.9	61.1
v	26.6	73.4	25.3	74.7	25.9	74.1
A + [1]	11	89	8	92	9	91

[1]) Zie Tabel I.

Vergelijken we hiermee het voorbeeld, dat Ulbrich (1928) geeft van een wederbegroeiing van een afgegraven terrein bij Berlijn, over ruim 30 jaar door Osterwald waargenomen. De verspreiding door het water speelde hier uit de aard der zaak geen rol. Eenige jaren na het begin der vergraving hadden zich hier 94 anemochoren, 13 epozoöchoren, 1 endozoöchoor en 1 autochoor gevestigd; al vroeg traden ook vrij veel myrmecochoren op, terwijl het aantal endozoöchore besplanten eerst laat sterk toenam, toen de anemochore boomen (wilgen en berken) tot boschjes waren opgeschoten.

Deze voor een droog terrein zeer logische ontwikkeling, is echter als aanvangsstadium voor de Wieringermeer niet te verwachten.

Hoewel een windland bij uitstek, kwam de verspreiding door de wind niet krachtig tot haar recht, daar de diverse agentia elkanders zuivere werkzaamheid sterk hebben vertroebeld.

De Wieringermeer was „zee" en het water zal allerhande diasporen, die door watergangen werden aangevoerd of van de dijken en het achterland in zee zijn gewaaid over de geheele polder hebben verspreid; direct na het droogvallen werd het een echt vogelland, druk bezocht door duizenden watervogels en, bij het voortschrijden der cultuur werd de invloed van de mensch steeds sterker. Vooral het agens water, dat allerhande diasporen kan vervoeren, is hier terecht het water door de wijn.

Een en ander volgt uit Tabel II. Het effect der anemochorie gaat duidelijk schuil, daar de v, met hun verspreiding (door de wind) over enkele, hoogstens over tientallen meters, in groot aantal vertegenwoordigd zijn over den geheelen polder verspreid, hetgeen zijn oorzaak moet vinden in verspreiding door het water of door vogels.

Uit Tabel II B blijkt echter duidelijk, dat de doelmatigheid der verspreidingsmiddelen een sterke steun in de sociale ontplooiing der soorten is.

Omgekeerd pleiten deze cijfers echter ook voor de juistheid van onze indeeeling. Dat de getallen in de loop der drie jaren weinig veranderen, pleit echter vóór de doelmatigheid van de Zw, doch tégen die van de V en v. De jaren onderling zijn ook niet goed vergelijkbaar, daar ze niet betrekking hebben op precies dezelfde oppervlakken, doch op een areaal, dat niet alleen kleiner wordt, doch waarin ook de ligging ongunstiger wordt, wat betreft de anemochore verspreiding, daar de dichtst bij de oude kust liggende kavels meerendeels het eerst in ontginning kwamen. De jaren 1932 en 1933 zijn echter vrij goed vergelijkbaar. Ook de verschillende ontziltings- en ontwateringstoestanden in de drie

jaren en de als gevolg daarvan verschillende selectie maken de onderlinge vergelijking moeilijker. Afgezien van de vertroebeling der anemochorie door de verspreiding via het zeewater, kon het onderzoek naar een door De Leeuw verondersteld zonale verspreiding van anemochoren parallel aan de kust ook geen resultaat opleveren door de grillige ontzilting van de polder al naar begreppeling, bodemtype en tijd.

De verspreiding door de menschen.

Bij de behandeling van de natuurlijke plantenverspreiding in de polder hebben wij, zooals reeds werd opgemerkt, de soorten, die alleen door de menschelijke werkzaamheid verspreid werden, uit te schakelen bij de verdere verspreidingsbiologische behandeling en ons alleen te bepalen bij de natuurlijk verspreide soorten.

Als verspreidingsagens zijn de menschen zeer veelzijdig en effectief werkzaam, zoowel direct als indirect. Zij vervoeren de meest uiteenloopende verspreidingstypen. In de polder waren het de duizenden grondwerkers, van wie een groot deel dagelijks van buiten de polder kwam, verder het vele materiaal voor dijkbouw, kanalenbouw en schoeiing (rijshout, stroo, riet, rietbeplanting) wegenbouw, huizenbouw, kanaalbagger, zaaizaad, vee, landbouwwerktuigen, en verkeer langs de wegen, die hun invloed hebben doen gelden. Ik heb bij mijzelf nagegaan hoe intensief één mensch al als verspreidingsagens werkzaam kan zijn. Op elf wandelingen droeg ik aan kleeren en schoenen niet minder dan 57 zeer uiteenloopende soorten en ongeveer 2000 diasporen mee. Vermeldenswaard is, dat bij droog weer aanzienlijk meer wordt meegevoerd dan bij regenweer. Voor de Wieringermeer heb ik aangenomen dat alle soorten, aangetroffen langs wegen, kanaalschoeiingen, dijkvoeten, bij dorpen, opslagplaatsen van materiaal, ingezaaide weiden en akkers, met landbouwwerktuigen bewerkte kavels, enz., die niet gevonden werden op nog niet ingezaaide kavels en in alle andere gevallen, waar de samenhang duidelijk was, *alleen* door menschelijke werkzaamheid werden aangevoerd. (Zie in de soortenlijst M). Deze soorten zijn dus verder bij de verspreidingsbiologische behandeling uitgeschakeld.

Met uitzondering van enkele hieronder te noemen soorten, zijn de overige in de polder aangetroffen soorten ook gevonden op onbegreppelde kavels en dan voornamelijk op de snel ontzilte schelpbanken of op de kavels met welletjes, zoodat voor deze wel een zuiver natuurlijke verspreiding waarschijnlijk is.

De bedoelde soorten, alle sporadisch voorkomend, werden echter niet gevonden op onbegreppelde kavels. Een deel van hen zijn

cultuurvluchtelingen als *Spinacea oleracea, Beta vulgaris, Papaver sommiferum;* een deel onkruiden: *Thlaspi arvensis, Fumaria officinalis, Polygonum polyspermum, Veronica Tournefortii, V. arvensis, V. agrestis, Anagallis arvensis, Euphorbia Peplus, E. helioscopia,* en *Glechoma hederacea.*

Het is mogelijk, dat deze soorten door de grondwerkers zijn aangevoerd, doch er is geen reden ze verder bij de behandeling uit te sluiten.

Vooral de kanaalschoeiingen (riet, stroo, rijshout), kanaal-rietbeplantingen en dijkvoeten (waar rijshout-matten verwerkt waren) leverden vele soorten op, die elders in de polder ontbraken. Zij waren vaak weinig vitaal als gevolg van de ziltheid van de standplaats. Men vond hier verschillende zoetwater- en moerasplanten, waaronder echte hydatochoren, b.v. *Sium latifolium, Cicuta virosa, Angelica sylvestris.*

Langs de kanaalranden, o.a. waar rietstobben uit Durgerdam werden gebruikt, kregen ook diverse, elders in de polder ontbrekende of vrijwel ontbrekende halophyten b.v. *Cochlearia officinalis* en *Triglochin maritima,* vaste voet.

Waarschijnlijk is *Cochlearia* ook van brakke standplaatsen buiten de polder door het kanaalwater aangevoerd. Volgens mededeeling van Harmsen bepaalde *Cochlearia* in 1935 vooral in de tocht Medemblik reeds op vele plaatsen het voorjaarsaspect der kanaalranden.

Verder waren de wegranden van de drukst bereden weg De Houkes—Slootdorp—Middenmeer rijk aan eigen planten, die elders in den polder ontbraken.

Een interessant terreintje lag benoorden De Oude Zeug, waar aan de dijkvoet tegen het zandstuiven helm was aangeplant. Met de helm waren een aantal duinplanten meegekomen: *Ammophila baltica, Triticum litorale, T. litorale* × *repens, T. litorale* × *junceum, Elymus arenarius, Festuca rubra dumetorum, Galium verum, Jasione montana. Ammophila* en *Elymus* groeiden zonder zandaanvoer best, als gevolg van een N-rijkdom in de bodem bij ijle stand. Verder verdienen nog enkele merkwaardige kleinigheden de aandacht. Bij een druk bezochte kanaalovergang (vlondertje) was de directe omgeving van dit vlondertje véél soorten- en individuenrijker dan de omgeving (zaadaanvoer aan de kleeren van de hier dagelijks langs komende arbeiders). Op een met gras ingezaaid en druk door schapen beweid dijkstuk vestigde zich tamelijk veel *Urtica dioica,* voorts werden enkele zeldzame adventieven gevonden. Als zoodanig vermelden wij de in ons land pas voor de derde maal gevonden en hier op 4 plaatsen aangetroffen en reeds over

3 jaren standhoudende *Parentucellia viscosa*, verder *Lepidium densiflorum*, *Lepidium neglectum* en *Lepidium virginicum*, alle in ingezaaid terrein of langs de weg; vermoedelijk is het zaad met graszaad meegekomen.

Door menschelijke werkzaamheid werden aangevoerd in de jaren:

		1931	1932	1933	1934	
alleen door de agens mensch	(M)	5	41	71	89	(93 totaal)
totaal door de agens mensch	(m)	77	135	164	182	

De getallen van de tweede rij zijn slechts benaderend; het is vrij zeker dat zij nog hooger moeten zijn. Zij geven alle door de mensch aangevoerde soorten aan, dus ook die, welke elders in de polder door andere agentia aangevoerd werden.

De stijging van het totale soorten-aantal in de polder in 1933 en '34 is op enkele uitzonderingen na *(Hieracium vulgatum)* geheel op rekening van de menschelijke werkzaamheid te schuiven.

De verspreiding door vogels en andere dieren.

Uit het hoofdstuk over de fauna in de Wieringermeerpolder blijkt, dat zoöchorie een groote rol moet hebben gespeeld en dan voornamelijk de epizoische verspreiding door watervogels. Men had eerst de regelmatige epizoische invloed van de allerwege vischende watervogels tijdens het droogvallen, daarna de meer plaatselijke invloed in de vogelkolonies, van het zomerbezoek en de wintertrek der vogels, voornamelijk op de zoete wellen (soms dik bezaaid met vogelfaeces) en wiervelden in de kwelstrook (vooral in 1930, '31 en '32), die beide rijke voedselbronnen waren; verder langs kanalen, tochten, kavelsloten, op drassige kavels, en in veel mindere mate op de droge kavels. Vooral de duizenden eenden in het najaar van 1930, '31 en '32 zullen sterk tot de verspreiding van zaden hebben meegewerkt, niet slechts epizoisch doch ook endozoisch, daar eenden groote hoeveelheden klein zaad van tal van soorten (gras- en onkruidzaden) eten. Kooikers op Wieringen koopen vaak onkruidzaden voor eendenvoer. Ook diverse meeuwensoorten en andere watervogels (wulpen) kunnen tot de endozoische verspreiding bijdragen; toch vonden wij in meeuwenbraaksels in de polder nooit één ontkiemd zaad. Verder kan van invloed zijn geweest de wintertrek der kleine vogels, o.a. veel lijstersoorten, vinken, e.a., die in 1932 en '33 zich geruime tijd op de voedselrijke polder schenen

te concentreeren, misschien een gevolg van de groote voorraden *Atriplex-* en *Suaeda*zaden en de massa-ontwikkeling van overwinterende insecten.

Als gevolg van de aanwezigheid van schadelijke insecten (voornamelijk *Noctuideae* en *Aphidae)* kwamen verder zeer groote troepen spreeuwen naar de polder. Langzamerhand vestigen zich een meer in het landschap passende vogel- en dierenstand; onder meer veel gele kwikstaarten, leeuwerikken, musschen, en vooral in 1934 nogal wat hazen en patrijzen op cultuurland, enz.

De rol van de endozoöchore verspreiding in de polder acht ik gering; bes-eters zagen wij alleen in de wintertrek veel (lijsters); in de rest van het jaar werden slechts 2 maal merels door mij waargenomen in de polder. Kraaienbezoek was in de loop van het jaar spaarzaam, alleen in de winter wat sterker en dan voornamelijk bonte kraaien. Men kan in dit verband ook nog denken aan de troepen spreeuwen, hoewel deze wel in het bijzonder op insecteneten waren ingesteld.

Het voorkomen van een aantal meest zeer sporadisch verspreide planten met bessen, vleezige vruchten of steenvruchten in de polder *(Fragaria vesca, Prunus spec., Ribes spec., Sambucus nigra, Solanum Dulcamara, S. nigrum, Sorbus aucuparia)* schrijf ik in hoofdzaak aan de verspreiding door water toe, daar al deze bessen al of niet in gistenden toestand korteren of langeren tijd kunnen drijven.

Vermeldenswaard is, dat een aantal besplanten, voorkomend in eendekooien op Wieringen nog niet in de polder voorkomen. Mogelijk komen de vogels, die de diasporen dezer planten vervoeren in den regel niet ver buiten de boomgroei der eendekooien. Dat endozoöchorie in de Wieringermeer toch plaats heeft gevonden, kan blijken uit een vondst van drie stukgevallen vlierbessen op ongeveer 3 km. afstand van de naastbijzijnde vlierstruik op het oude land.

Een voorbeeld van Synzoöchorie in de polder vormt het hamsteren (vooral in 1933-34) door de veldmuizen. Bijzondere voorkeur bestond voor *Salicornia* en *Suaeda*, vaak reeds vóór de rijping en ondanks succulent, zout weefsel afgeknaagd.

Myrmecochorie is in de polder niet waargenomen.

Een exacte behandeling van de zoöchorie kon ik in de polder niet doorvoeren. Vogelbraaksel en faeces werden slechts in enkele gevallen onderzocht. Een afspraak met een jager in verband met vogelpootenonderzoek liep op niets uit. Van belang lijkt mij bij de volgende polders soort en vooral aantallen vogels en eventueel de vogelreizen en herkomsten min of meer systematisch vast te stellen.

Uit eigen waarnemingen, uit mondeling van vogelkundigen verkregen gegevens en verder uit de desbetreffende literatuur blijkt mij, dat van de 261 in de Wieringermeer gevestigde soorten, niet minder dan 168 door vogels en andere dieren zouden kunnen zijn aangevoerd. Ondanks dit hooge aantal soorten vindt men in de polder toch slechts plaatselijk de sprekende voorbeelden van de verspreiding door vogels. Deze beperken zich tot de plantengroei van de zoete wellen, tot die der kwelstrook langs de dijk Medemblik—Den Oever en waarschijnlijk ook tot diverse soorten van de snel ontzilte schelp- en zandbanken.

Ongetwijfeld zou bij ontbreken van de selectie door de zeezouten de verspreiding door vogels veel sterker tot uiting zijn gekomen; ik vermoed dat de begroeiing van de N.O.-polder met zijn veel minder zilte bodem dit wel zal waar maken.

Bij elk onderzoek van pioniervegetaties treft men één of meer soorten „van verre", die óf door vogels zijn aangebracht óf zeer doelmatig ingerichte anemochoren zijn. Afgezien van het speculatieve in dit geval is de in de Wieringermeer in 1934 door P. Jansen op de z.g. vogelkavels benoorden Medemblik gevonden *Puccinellia pseudo-distans*, welke voor Nederland nieuw is, daarvan een voorbeeld.

Van de soorten, voorkomend op wellen, kwelstrook en in enkele zoete kavelslooten zijn mijns inziens waarschijnlijk alleen of vaak aangevoerd door vogels: *Ranunculus obtusiflorus, Potamogeton pectinatus, Zannichellia pedicellata, Catabrosa aquatica, Glyceria fluitans, G. aquatica, Puccinellia pseudo-distans, P. distans, P. retroflexa, Juncus bufonius, J. Gerardi, J. obtusiflorus, J. lamprocarpus, Scirpus maritimus, Schoenoplectus Tabernaemontani, S. lacustris Heleocharis palustris, H. uniglumis, Phragmites communis, Phalaris arundinacea, Lemna minor, Salix alba, Senecio paluster, Typha latifolia, T. angustifolia, Ranunculus sceleratus, R. repens, Stachys palustris, Iris Pseudacorus, Lysimachia Nummularia.*

Van de soorten op schelp- en zandbanken: *Sambucus nigra, Senecio paluster*, diverse niet fructificeerende *Juncus* en *Scirpus spec., Juncus anceps, J. lamprocarpus, Corynephorus canescens, Koeleria albescens, Senecio Jacobaea (discoidea), Aira praecox, Festuca ovina, Nardus stricta, Phleum arenarium, Salix repens, Hieraciam Pilosella, H. umbellatum, H. vulgatum, Calamagrostis Epigeios*, allen, uitgezonderd *Senecio paluster* en *Calamagrostis Epigeios*, slechts zeer sporadisch aangetroffen.

Zoowel bij de soorten op de wellen, als op de schelpenbanken ben ik geneigd te denken aan verspreiding vanuit de omgeving der groote meeuwen- en lepelaarskolonies in het Zwanewater.

Het zal opvallen, dat er onder de soorten enkele extreme anemochoren genoemd worden, namelijk *Senecio paluster, Typha latifolia, T. angustifolia, Phragmites communis.* De beide eerste zijn zeer sporadisch in de omgeving van de polder, doch komen veel in het Zwanewater voor. Uit de berekeningen op blz. 53 blijkt, dat hun diasporen, op de wind drijvend, de polder bij stormen waarschijnlijk net hebben kunnen bereiken. Gezien het feit, dat beide soorten hun zaden op ondoelmatige wijze aan de wind prijsgeven — in den regel vallen zij als samenballende vlokken op de grond in de omgeving van de moederplant — lijkt het mij niet waarschijnlijk, dat het verspreiden door de wind een zoo frequente vestiging van deze soorten in de polder over een dergelijke afstand zou hebben bewerkstelligd.

De verspreiding door de wind.

De aanpassing van diasporen aan verspreiding door de wind is velerlei, en de verspreiding door de wind zelf is wel een der meest voorkomende en effectieve op aarde.

Voorbeelden uit de literatuur spreken van verbazingwekkende verplaatsing van zware voorwerpen bij stormen, van de mogelijkheid van verspreiding van vrij groote partikels door hooge luchtlagen over zeer groote afstanden.

De ervaring met diasporen leert, dat stoffijne zwevers (mossporen, orchideeënzaden) en ook de meest doelmatige haarkranszwevers op matige bries vrij groote afstanden kunnen afleggen, terwijl de minder goed georganiseerde diasporen het bij stormen soms tot enkele km kunnen brengen, doch overigens meer de nabije verspreiding verzorgen.

Halen wij nogmaals het voorbeeld van Ulbrich (1928) aan, waaruit het effect der anemochorie wel zeer sterk spreekt, vooral als men de 30 mosplanten in rekening brengt, zoodat de verhouding anemochoren: zoöchoren: autochoren = 144 : 13 : 1 wordt; 39 der anemochoren zijn hierbij haarkranszwevers, 32 soorten „korreltjesvliegers".

De Wieringermeer is een typisch windland, met krachtige stormen. Hiervan getuigen vooral de in 1930 en 1931 optredende zand- en stofstormen, die in het voorjaar, doch ook na elke zware regenbui in den zomer optraden, zoodat dus juist in de tijden van de meest effectieve vestiging, volgens opvatting van Zuur, geen afsluitend, door zout aaneengekit bovenste grondlaagje bestond.

Voort nam ik waar, dat *Lemna*-planten bij zware storm enkele honderden meters ver uit het kanaal werden geblazen.

Het verspreidingsdiagram uit de Wieringermeer pleit, zooals wij reeds zagen, niet zeer ten gunste van de anemochorie. Integendeel zijn uit de polder voorbeelden aan te halen welke wijzen op een minder effectieve verspreiding door de wind dan men geneigd zou zijn te denken. Bijvoorbeeld het reeds genoemde feit, dat 50 in 1932 vrij sterk begroeide kavels (geen kustkavels) in 1933 geen nieuwe soorten opleverden, hetgeen niet voldoende verklaard kan worden uit de bemoeilijking der vestiging door de bestaande vegetatie. Verder een groot aantal niet-speculatieve gevallen uit de Wieringermeer, namelijk de voorbeelden van *haardprojectie* en *aggregatie*, dus meetbare gevallen.

Onder *haardprojectie* wordt de duidelijk samenhangende opmarsch in het nieuwe land verstaan van nakomelingen uit een kolonie van het haardgebied, die als het ware op het nieuwe land geprojecteerd worden en aanleiding kunnen zijn tot ontwikkeling van enkelvoudige gezelschappen van groote uitgestrektheid. Een uniek voorbeeld hiervan is de *migratie van Aster Tripolium*, voornamelijk uit een haard van enkele hectare bij Kolhorn en nog een klein oppervlak bij Aartswoud afkomstig, van waaruit in 3 jaar tijds in 3 schreden de polder veroverd werd (Kaart XI); verder zijn de haardprojecties van *Phragmites* merkwaardig, 7 kleine en één onduidelijke groote projectie, namelijk die vanuit het boezemwater der Waard-Nieuwlandpolder op Wieringen in Z. O. richting op de Wieringermeer geprojecteerd en hier fragmentarisch optredend over de zoete wellen; ten slotte nog een drietal haardprojecties van *Epilobium hirsutum*.

Ook het agens water heeft haardprojecties in de Wieringermeer veroorzaakt. Bijvoorbeeld de begroeiingen van *Atriplex* en *Suaeda* van de kustkavels, vooral in de sectie D op die kavels van de kuststrook, welke eerst in 1931 werden begreppeld, zoodat in de winter 1930-31 de diasporen vanuit een kuststrook konden worden verspreid.

Onder *aggregatie* wordt de vorming van kolonies zaailingen rondom de moederplant verstaan.

De aggregatie is één der interessantste verschijnselen van de pionier-vegetatie. Zij hangt af van de nuttige zaadproductie, verspreiding van diasporen door regen en wind, vangvermogen van de bodem, andere belemmeringen van de verspreiding en de milieufactoren.

Slechts een kleiner aantal soorten was in de Wieringermeer

in staat tot sterke aggregatie; van het overgroote deel waren de aggregaten ijl tot zeer ijl, of ontbraken geheel, hoewel de zaadproductie vaak niet onbelangrijk was (bijvoorbeeld *Triglochin maritima).* Soorten met vegetatieve uitbreiding vormden in de eerste jaren weinig zaad; verder kwam veel diervraat aan de zaden van Cruciferae *(Sinapis arvensis)* voor en bij enkele andere soorten als *Cirsicum arvense* en *C. lanceolatum.*

De aggregatie geeft ons aardige aanwijzingen over de oekologische gesteldheid der soorten; ze is, waar de verspreiding door het regenwater niet sterk heeft ingegrepen, op open terrein een directe maat voor de anemochorie der soort.

De soorten met groote zaad-productie en dientengevolge vaak zeer sterke aggregatie, bepaalden aanvankelijk spoedig het aspect der vegetatie, waarbij de aggregaten als sterke concurrentie-eenheden in de strijd om het bestaan fungeerden.

De éénjarig dominante soorten groeiden in ijle begroeiingen tot geweldige exemplaren uit *(Atriplex hastatum* van 3½ m doorsnede) en produceerden groote zaadhoeveelheden; respectievelijk tot 500.000, 50.000, 200.000 zaden per plant bij *Atriplex hastatum, A. littorale, Suaeda maritima* tegen maximaal 10 à 20.000 bij gezellige, doch nog weelderige groei.

De vorm en grootte van het aggregaat worden behalve door de doelmatigheid van de diaspore en de hoogte van het uitstrooipunt in hooge mate bepaald door de toestand van het bodemoppervlak en in verband daarmede door het effect van de verspreiding door het regenwater. Veenkluiten bijvoorbeeld vangen ongeveer 10 maal zooveel Asterzaad als kleikluiten, terwijl in vergelijking tot kluitige grond het vangvermogen van gladde, onbegreppelde bodem, bedekt met het Cyanophyceëen-Diatomeëenvilt, slecht is. Hier zijn het barsten, schelpen en andere obstakels, doch vooral de waterplassen, die de diasporen vastleggen en „verzamelen".

De grootste hinderpaal in de verspreiding der planten, en uitbreiding der aggregaten is de plantengroei zelf, deels door de verandering van het micro-klimaat (windstilten), deels doordat de planten, vooral die met liggende takken sterk zaadvangend kunnen werken.

Over de détailverspreiding der mossen kon weinig worden waargenomen, en de sprongsgewijze sociale uitbreiding van enkele soorten in de herfst van 1932 over groote oppervlakten is dan ook weinig verklaard (zie blz. 169). Enkele mossen vertoonden echter duidelijke, kleine aggregaten van hoogstens 1 à 2 m doorsnede, hetgeen op een trapsgewijze migratie wijst.

De haarkranszwevers (*Aster, Senecio, Erigeron,* enz.) hebben op open grond ijle aggregaten. Het meerendeel der diasporen wordt aan migratie over grootere afstand prijsgegeven, waarbij het verband tuschen nakomelingschap en moederplant niet meer op te sporen is.

Kleine, individuenrijke aggregaten dezer soorten treft men aan op natte, slikkige bodem (*Aster Tripolium* en *Senecio paluster* op de wellen) en verder daar waar de planten zelf als hindernis gaan optreden, bijvoorbeeld *Leontodon autumnalis* en *L. nudicaulis* in (reeds betrekkelijk ijle) melden-gezelschappen.

Vermeldenswaard is, dat bij *Compositae* vaak valsche Synaptospermie voorkomt, namelijk dat alle of een deel der vruchten uit één hoofdje tezamen de verspreiding beginnen en ook zoo eindigen. Hierdoor wordt aggregatenvorming bevorderd. Het komt vooral voor bij *Senecio vulgaris,* waarvan men vaak 10-50 kiemplanten op een hoopje bijeenvindt, verder bij *Sonchus spec.* en *Senecio paluster,* minder bij *Aster Tripolium.*

De belangrijkste factor, die sterke aggregatenvorming bij haarkrans-zwevers veroorzaken kan, is de regen. Zij regent de vruchten uit de hoofdjes en bederft de doelmatigheid van de zweefharen.

Zooals boven reeds werd opgemerkt, vertoonen de haarkranszwevers het verschijnsel der haardprojectie het duidelijkst en zijn hierdoor in staat groote oppervlakten in enkele generaties zeer dicht te begroeien; een voorbeeld vormt *Aster Tripolium,* en ook *Senecio vulgaris* in de Wieringermeer. In 1931 vervolgde ik een dergelijk geval van *Senecio vulgaris.* De eerste generatie in Mei op een groot, ontzilt schelpen-zandbankencomplex groeide uitsluitend op de schelpenbanken en was hoogstens ½ hectare groot. In drie volgende generaties (Juni, Augustus, October) was het areaal naar alle kanten tot een kleine 50 hectare uitgebreid en vond toen zijn begrenzing tegen nog niet ontzilte bodem.

De haardprojecties van *Phragmites* hebben zich in de polder later niet anders dan vegetatief uitgebreid. Na 1931, toen het bodemoppervlak der Wieringermeer niet meer zoo slikkig was, vond ik zelden rietkiemplanten.

Opvallend waren de verschillen in rijping en tijdstip van zaadverspr iding in ijle en dichte *Aster*-gezelschappen. In de ijle, open vegetatie was duidelijk te zien, dat de min of meer alleenstaande planten, hier volledig uitgroeiend, lang niet gelijktijdig bloeiden en rijpten, waardoor het geheele veld gedurende weken tot maanden afrijpte. De genotypische verschillen komen hier dan goed tot uiting. Deze verschillen vervlakken bij gezelliger groei, waarbij

de levensduur ook korter wordt, zoodat van een gesloten veld de rijping meer gelijktijdig is.

In ijle vegetaties vindt de verspreiding naar alle zijden plaats, in gesloten vegetaties daarentegen is de verspreiding in één richting de meest voorkomende. Op een zonnige dag in September kon een rijpend Asterveld in een witwollig kleed herschapen worden en bij straffe- of stormwind in één dag in één richting leegstuiven. Stond er een zwak windje, dan kwam veel zaad onder de planten terecht; vielen regenbuien, dan werd bijna al het zaad onder de planten gedeponeerd met het gevolg, dat men aaneengesloten paketten zaad op de grond kon vinden, in een extreem geval een vilt van ± 2.000.000 vruchten per m².

In 1932 is veel Asterzaad naar het oude land gestoven; in Schagen werden Asterpluizen gevonden; in 1933 stoof echter het leeuwendeel in het IJsselmeer.

Wat betreft de rijping geldt hetzelfde voor de andere dominanten, *Senecio, Atriplex* en *Suaeda.*

De aggregaten van de minder doelmatig ingerichte anemochoren zijn, indien de verspreiding door het regenwater geen invloed heeft gehad, in den regel klein en scherp begrensd.

Juncus bufonius (diasporen van 0.1 mg) heeft in den regel aggregaten van enkele, hoogstens 5 meter doorsnede; *Poa annua* (diasporen van 0.4 mg) tusschen 5 en 20 m, *Atriplex littorale* (diasporen 1-2 mg) aggregaten tusschen 10 en 60 m, *Cerastium caespitosum* (diasporen van 0.1 mg) van enkele tot hoogstens 10 m, *Capsella Bursa-pastoris* (diasporen van 0.1 mg) van 10 à 20 m (zie verder bijlage I.

Slechts een zeer klein deel der zaden wordt bij de wind-aggregaten iets verder verspreid, hetgeen wij gemakkelijk konden waarnemen op ijl begroeide kavels.

Men ziet dus, dat al deze minder doelmatige vliegers zich in den regel slechts trapsgewijs verspreiden; alleen zeer zware stormen kunnen eenig grooter effect teweegbrengen. De volgende cijfers geven een indruk van de dichtheid van de zaadstrooiing binnen een wind-aggregaat.

Afstand van het hart in cm	hart	50	100	150	200	250	400	600
Salicornia herbacea	700	150	20	12	1	1')		
Suaeda maritima	4000	450	100	35	25	6	1')	1")

De cijfers geven aan het aantal individuen per 20 x 20 cm, ') per m², ") per 4 m².

De grootte der aggregaten was respectievelijk 10 × 10 m en 30 × 40 m.

Het bovengenoemde verschijnsel van het niet gelijktijdig rijpen der planten in een ijl gezelschap werd in de komende generatie gedemonstreerd in de ligging van de lengteassen van de vaak ovale aggregaten, ten minste op onbegreppelde terreinen. Deze liggen dan namelijk in verschillende soms geheel tegenovergestelde richtingen.

Regenwater is vooral in samenwerking met wind een zeer intensief verspreidingsagens. Door zijn inwerking verliezen de aggregaten op onbegreppelde grond hun samenhang en structuur. Op onbegreppelde kavels, die bij regen vaak blank kwamen te staan, blijft geen enkel aggregaat als compact geheel bestaan, maar wordt bij ijle begroeiing, afgezien van de soort, over de geheele kavel van 800 m lengte verstrooid. (Foto XV).

De sterke begroeiing van de randkavels, die vooral in sectie D (b.v. kavels D 78, 79, 80) met vrij steile helling polderinwaarts afloopen, met melden en schorrekruid is grootendeels te danken aan verspreiding door regenwater in de winter van 1930—31 vanuit vegetaties langs de dijkvoet, voordat deze kavels begreppeld werden. De werking van het regenwater maakt het beeld van de plantengroei op de onbegreppelde kavels veel gecompliceerder dan op de begreppelde. Verschillende diasporen worden tezamen verplaatst en afgezet, waarna de milieufactoren op terreinen met verhang, dus rondom hoogere punten, zandbanken of schelpenbanken, op de zoo juist genoemde kustkavels zônes uit het mengsel selecteeren. Ook komt zoneeringsgewijs afzetten van diasporen tengevolge van de invloed van regenwater voor.

Het doorsneden zijn van de Wieringermeer met kanalen, kavelsloten en greppels, doch vooral de begreppeling, heeft een enorme invloed gehad op het vegetatiebeeld; als gevolg van het ingrijpen in de verspreiding, dus afgezien van water- en zouthuishouding, andere milieufactoren, het grootere vangvermogen van de begreppelde grond, enz. Bij uitblijven van deze bewerkingen zou de vegetatie van de Wieringermeer veel gecompliceerder en sociologisch al meer „geordend" zijn, dan thans het geval is, alleen doordat de intensieve verspreiding door regenwater is belemmerd. Door deze cultuurwerkzaamheden is de verspreiding van vele soorten, in de polder aangeland door middel van het zeewater, direct verstard.

De wensch om onze waarnemingen over aggregatie en haardprojectie in cijfers uit te drukken werd verwezenlijkt door kennismaking met het fraaie werk van W. Schmidt, dat in de voornaamste verspreidingsbiologische werken niet aan-

gehaald wordt. Schmidt heeft namelijk de verspreiding van diasporen en stuifmeel als een toepassing gekozen voor zijn inzichten omtrent de „Massenaustausch" in de lucht.

Het grillige probleem is op zeer elegante wijze aangevat en aan een aantal formules onderworpen, waarmee de verspreiding echter slechts in grove trekken kan worden voorspeld.

In de formules wordt de luchtonrust, die zich in kleine wervelingen uit en zorg draagt, dat de diasporen veel verder gedragen worden dan bij rustige luchttoestand, door een factor A uitgedrukt, welke empirisch is te bepalen.

A is een gemiddelde en geenszins constant, doch wisselt naar tijd en plaats met de bewegingstoestand van het milieu. Het neemt met de hoogte en windsnelheid sterk toe, is vlak boven de grond en in het gewas klein, overdag grooter dan 's nachts, enz.

De grilligheid van het probleem is dus op de A overgedragen, hetwelk de bruikbaarheid van de formules vermindert. De variabiliteit van de A is dan ook een der redenen, dat het zelfs moeilijk zou zijn een voorbeeld, dat er zich bijzonder toe leent, zooals de zeeaster verspreiding in de Wieringermeer, aan de hand dier formule na te gaan. De vliegduur en vliegafstand zijn omgekeerd evenredig met het kwadraat van de zinksnelheid van de diasporen in rustige lucht. De formules zijn:

$$T = \frac{4A}{\rho} \times \frac{\eta^2}{C^2} \text{ en } F = v \times T = \frac{v}{C^2} \times \frac{4A}{\rho} \eta^2$$

De hoogte van het uitstrooipunt is nul genomen. T is de kleinste vliegduur, F de kleinste vliegafstand, A de uitwisselingscoefficient, waarbij alleen rekening is gehouden met de uitbreiding in één dimensie, namelijk de hoogte, C de valsnelheid van het zaad in cm per seconde, ρ de dichtheid van de lucht, η hangt af van het deel (q/Q) der diasporen, van welke men de T en F berekent, v is de windsnelheid.

q/Q =	0.4	0.2	0.1	0.05	0.01	0.001	0.0001
η =	0.179	0.595	0.906	1.163	1.645	2.18	2.63

q/Q kan krachtens de formule niet grooter worden dan ½, daar de formules als die van de warmtegeleiding zijn behandeld.

De helft van de warmte of zaden gaat naar beneden, wordt direct gedeponeerd. Dit is natuurlijk niet juist, vooral bij hooge uitstrooipunten doch zou (volgens met Schmidt gevoerde correspondentie) voor lage planten als in de Wieringermeer praktisch wel uitkomen. Van het uitstrooipunt tot het

punt, dat nog 1% der zaden in de lucht zijn, (q/Q = 0.01) neemt de strooidichtheid vanaf het uitstrooipunt, althans per lengtemaat, weinig af. Daarna worden echter de diasporen al zeer snel sporadisch en de verspreiding dus onwaarschijnlijk. De grens q/Q = 0.01 wordt door Schmidt de gemiddelde verspreidingsgrens V genoemd. Zij is een maat, zij het een ruw gemiddelde van de verspreidingsdoelmatigheid van de diasporen. De afstand 2 V zou slechts zeer zelden overschreden worden. De V is buitengewoon groot voor sporen van paddestoelen en mossen, zij vertoont cijfers van een zoodanige orde, dat de diasporen de aarde rond zouden kunnen vliegen, indien zij niet door condensatieverschijnselen beperkt werden op haar vlucht en weer naar de bodem regenden.

De andere anemochoren vertoonen getallen van geheel andere orde, namelijk de meest doelmatige haarkranszwevers hoogstens eenige tientallen km, terwijl diasporen, die bij het vallen glijvluchten, draaivluchten, e.d. maken, ook nog vrij ver kunnen komen.

Van een 39 soorten van diverse verspreidingstypen heb ik de valsnelheid in stille lucht gemeten, en kom daarbij tot getallen, welke overeenkomen met die van Schmidt en die van Praeger (Ridley 1930, p. 136).

De waarden V, aan de hand hiervan berekend, komen overeen met de feiten der aggregaten en haardprojecties in de Wieringermeer; vooral met die van de doelmatig ingerichte anemochoren [1]), minder goed met de minder effectieve anemochoren [2]); zij zijn dus reëel. Afgeleid uit de feiten in de Wieringermeer zou de gemiddelde verspreidingsgrens bij de laatste kleiner zijn dan bij de berekende gegevens, hetgeen waarschijnlijk verklaard kan worden uit een kleinere A bij het bodemoppervlak.

	Gemiddelde windsnelheid in m per seconde te Den Helder		Maximale windsnelheid in m per seconde te De Bilt
		richting	
1930 September	9	W en Z	17
October	9	W	20
1931 September	7	N en N-W	15
October	7	Z en N-W	22
1932 September	7	Z-W en W	20
October	7	N en N-W	25

[1]) Zw, zie Bijlage I.
[2]) V en v, zie Bijlage I, niet te verwarren met V en v uit de formules.

De verspreiding van zeeaster is daartoe het meest sprekend. Uit de kaarten valt af te leiden dat de gemiddelde verspreidingsgrens V voor *Aster Tripolium* gemiddeld ongeveer 5 Km is geweest hetgeen overeenkomt met een A = 40 bij een v van 12 m per seconde, of een A = 35 bij een v = 10 m per seconde, respectievelijk bij de grootste en kleinste valsnelheid van Asterzaad in lucht, door mij bepaald.

Reëele waarden, gezien de windgemiddelden:

TABEL III.

windsnelheid in m per seconde		6	10	20 (storm)
A		20	30	60
	V [1]			
Epilobium angustifolium	gem.	4.3	10.7	43
	max.	10	25	100
Senecio paluster	gem.	3.7	9.2	37
	max.	8.8	22	88
Typha latifolia	gem.	2.9	7.2	29
	max.	5.4	13.5	54
Phragmites communis	gem.	1.3	3.2	13
	max.	2.5	6.2	25
Senecio vulgaris	gem.	0.7	1.7	6.8
	max.	1.2	3.0	12
Agrostis stolonifera	gem.	0.3	0.7	3.0
	max.	0.6	1.5	6.0
Holcus lanatus	gem.	0.24	0.6	2.4
	max.	0.34	0.85	3.4
Aster Tripolium	gem.	1	2.5	9.8
	max.	1.5	3.7	15

[1]) V in Km.

Er kwamen dus veel sterkere winden voor en, gezien het leegstuiven van Astervelden in één dag, is het van interesse na te gaan, welk effect sterkere winden in de verspreiding van Asterzaad kunnen teweegbrengen. A neemt ruwweg evenredig met de v toe. Ik krijg dan bij grootere windsnelheden de waarden voor V, zooals Tabel III deze geeft.

Bij zeer sterke winden zou de V voor *Aster* dus hoogstens 20 km worden; daar echter biljoenen Asterzaden aan de verspreiding werden prijsgegeven, is de mogelijkheid wel aanwezig tot nog verdere verspreiding door het groote aantal, hoewel de kans gering is.

De volgende tabellen IV en V spreken voor zich zelf.

TABEL IV.
ASTER TRIPOLIUM.

Berekening bij v = 6 m per seconde, valsnelheid c = 30 cm per seconde en A = 20.

q/Q	Vlieg-afstand in km.	Tijd van vliegen in sec.	Maximaal bereikte hoogte in m	Bij een strooidichtheid bij het uitzaaipunt van 10^6 (= ongeveer het aantal zaden per m² in een Asterveld) komen per km neer
10^{-1}	0.34	56	4.2	1.2×10^5
10^{-2}	1.1	76	14.0	10^4
10^{-3}	2.0	330	24.5	430
10^{-4}	2.9	475	36	150
2.5×10^{-5}	3.4	565	42	32
5×10^{-5}	4.0	670	50	5
5×10^{-7}	4.9	820	62	0.5
5×10^{-8}	5.9	980	73	

Senecio paluster en *Typha latifolia* kwamen in de polder vrij frequent voor, vooral op de wellen, doch waren in het Noord-Hollandsche achterland van de polder sporadisch. In de duinplas „Het Zwanewater" vindt men de beide soorten vrij veel. Bij sterke winden konden de diasporen van deze planten vanuit het Zwanewater de polder juist bereiken. Vrij frequent voorkomen in de polder zal dan echter wel niet veroorzaakt kunnen zijn, zoodat ik aan de mogelijkheid denk, dat vogels uit het Zwanewater de diasporen in de polder gebracht hebben.

In elk geval volgt uit de cijfers, evenals uit de feiten in de Wieringermeer, dat de doelmatigheid van de anemochoren tegenvalt en de minder doelmatig ingerichte onder hen onmogelijk tot achter in de polder konden geraken door de windwerking, zoodat hun verspreiding aan andere agentia, voornamelijk het water, moet worden toegeschreven.

Bij stormen wordt het water van het IJselmeer in hevige beroering gebracht en ziet spoedig geheel troebel, hetgeen van sterke wervelingen getuigt.

TABEL V.

	Valsnelheid der diaspore in lucht in cm per sec.		V in km bij v = 6 m per sec en A = 20	
	gemiddeld	minimaal	gemiddeld	maximaal
Typha latifolia	18.5	13.4	2.9	5.4
Epilobium angustifolium	15.2	10	4.3	10
„ *palustre*	17.7	11.7	3.2	7.3
„ *hirsutum*	23.0	16.1	1.9	3.8
Senecio paluster	16.4	10.7	3.7	8.8
„ *vulgaris*	38.3	28.7	0.7	1.2
Salix alba	12.4		6.5	
Sonchus arvensis	34.3	30.1	0.85	1.1
Taraxacum officinalis	46.0	40.2	0.47	0.62
Leontodom autumnalis	53.7	40.5	0.34	0.61
Hypochoeris radicata	27.5	23.0	1.3	1.9
Populus spec.	16.1		3.9	
Crepis virens	50.0	39.2	0.4	0.65
„ *biennis*	60.2	53.7	0.28	0.35
Tragopogon pratense	35.0	23.0	0.82	1.9
Aster Tripolium	32.0	26.0	0.98	1.5
Cirsium lanceolatum	39.3	33.5	0.65	0.9
Phragmites steriel (?)	10.0	9.0	10.0	12.3
„ *zeker fertiel*	23	20.1	1.9	2.5
Erigeron canadensis	28.2	20.1	1.3	2.5
Juncus bufonius	100		0.1	
Rorippa islandica	143	115	0.05	0.08
Spergularia salina	90	53	0.12	0.34
Capsella Bursa-pastoris-zaad	168		0.035	
Ranunculus sceleratus	168		0.035	
Plantago major-zaad	161		0.038	
„ „ *napjes*	100		0.1	
„ *lanceolatum napjes*	121		0.068	0.42
Ulmus campestris	55.2	48.8	0.33	
Spergularia marginata	87.7		0.13	
Apera Spica-venti	134	84.2	0.055	0.14
Agrostis stolonifera	57.5	40.5	0.3	0.61
Holcus lanatus	66.5	53.7	0.23	0.34
Poa annua	91.5	73 2	0.12	0.18
„ *pratensis*	200		0.025	
Carex extensa	179		0.031	
Atriplex hastatum vrucht	168	134	0.035	0.055
Salicornia zaad	166		0.036	
Suaeda maritima vrucht	268	161	0.014	0.038

In het werk van Schmidt komen voorbeelden van A-waarden bij driftstroomingen voor:

windsnelheid	3	5	7	15	30	m per seconde
A	28	110	130	1000	4000	

Waarschijnlijk zijn de A-waarden op ondiepe binnenzeeën als het IJselmeer kleiner dan de hier genoemde. Nemen wij een gelijke toepasselijkheid van de formules aan, dus dat het vrije wateroppervlak niet stoort, dan zou bij een A = 50 en een c = 1 cm per seconde de snelheid van verplaatsing van zeeasterdiasporen in het water 2250 maal zoo klein behoeven te zijn als die in de lucht bij gemiddelde windsnelheid, om hetzelfde effect te sorteeren. De bezinkingssnelheid van kleine zaden in water werd door mij nagegaan en is steeds zeer gering.

Steppenloopers of steppenruiters.

Onvolledig ware deze verhandeling, indien de steppenloopers niet genoemd werden. Ik nam steppenloopers waar bij 17 soorten; veel bij *Suaeda maritima, Atriplex littorale, A. bastatum, Chenopodium rubrum,* verder bij *Salicornia hebacea, Chenopodium polyspermum, C. glaucum, C. serotinum, C. album, Atriplex patulum, Polygonum aviculare, Hordeum murinum, Lepidium ruderale, Sysimbrium officinale, Trifolium arvense, Senecio vulgaris* Mei generatie. Het groote aandeel van de *Chenopodiaceae* valt op.

Het is een verschijnsel van de open vlakte met ijle begroeiing, waar elke plant zich vrij ontwikkelen kan tot de voor het rollen geëigende bolvorm (Foto XXI). De planten worden door de wind langzamerhand van hun wortels gescheurd. Ook ziet men vaak steppenrollen na de dood door verrotting van de wortelvoet, vooral bij *Suaeda* en *Atriplex littorale.*

In 1930, vooral 1931 zag men veel steppenrollers. In ijle strandmelde gezelschappen ging 10—30 % van de individuen aan het rollen. Wij vinden dan prachtige voorbeelden van de door de moederplant gevolgde baan, soms over een lengte van meer dan 800 meter bij een breedte van enkele meters, afgeteekend door de nakomelingschap. In de latere jaren werd het verschijnsel steeds meer sporadisch. Zoodra de gezelschappen een hoogere bedekkingsgraad dan 20 % bereiken, is het met het steppenrollen vrijwel gedaan, daar de wind geen voldoende vat meer op de planten heeft, terwijl ook door de sociale groei de habitus der planten minder die van een steppenroller is.

Vermeldenswaard is, dat de steppenrollers niet slechts eigen diasporen vervoeren, doch vaak aanzienlijke hoeveelheden dia-

sporen van andere soorten, die de plant als een gunstig vangapparaat heeft verzameld. Zoo vond ik op één plant van *Suaeda maritima* van 150 cm doorsnede en 80 cm hoogte behalve de tienduizenden eigen zaden, ongeveer 20.000 *Aster*-vruchten, eenige honderden *Senecio*-vruchten, eenige tientallen *Sonchus oleraceus*- en *S. asper*-vruchten, en enkele diasporen van *Poa annua* en *P. trivialis*. Dit verschijnsel is ook interessant in de détailsuccessie, daar juist de harten der aggregaten besmet worden met diverse andere soorten.

De verspreiding door het water. (Ridley, Praeger, Gupy).

Ridley (1930 pag. 163) geeft een zeer uitvoerig overzicht van de verspreiding door het water: „The action of water on the diffusion of plants about the globe is perhaps even more important than the action of wind". „Seeds, spores, bulbs, rhizomes and other fragments of the vegetative parts of the plants can be carried by rainwash, rivers and floods all over the continents and by seacurrents from one continent to another and from one island to another".

Behalve de echte hydatochoren, voorzien van lucht-, kurk- of ander drijf- en beschuttingsweefsel, welke weken tot jaren drijvende kunnen blijven, kunnen tal van andere verspreidingstypen zonder bijzondere hydatochore organisatie, kortere of langere tijd (uren, weken) drijven.

Doch ook de zinkende zaden kunnen door werveling van het water of driftstroomingen aan een intensieve verspreiding bloot staan, temeer daar vele diasporen, vooral de kleine, volgens eigen proeven een geringe zinksnelheid in water (van 1 tot enkele cm per seconde) hebben.

Naar het voorbeeld van Eklund (1927), die in de eilandengroepen van de Finsche merengebieden, met een groot aantal soorten, waaronder ook landplanten, drijf- en kiemproeven deed om een inzicht te krijgen in de verspreiding door het water, heb ik met 56 soorten van verschillende verspreidingstypen, drijfproeven gedaan in bakken met water gevuld, waarvan de eene zeer rustig bleef staan, de andere herhaaldelijk werd omgeroerd. Het meerendeel der diasporen kan eenige tijd drijven, vooral op het stille wateroppervlak (oppervlaktespanning). Binnen de soort, zelfs bij zaden van één plant treden nog groote verschillen op, bijvoorbeeld bij *Matricaria inodora*.

Vooral zaden voorzien van uitsteeksels, haren, stekels, enz., waardoor het oppervlak grooter en de zaden soortelijk lichter worden, drijven geruime tijd op luchtbellen, die zich vaak om de

diasporen vormen; terwijl verder het drijven op schimmelvliezen veel voorkomt, die vanuit de diasporen uitgroeien en soms sterke drijfvlakken vormen waardoor de zaden aaneen kunnen sluiten tot driftjes.

Ook gebeurt het, dat het zaad vrij snel zinkt en de kiemplant drijft *(Salicornia)*, en omgekeerd. Verschillende bessen zinken direct, doch stijgen na eenige tijd door gisting van het vleesch weer op om dan soms dagen lang te drijven.

Naar aanleiding van deze waarnemingen en desbetreffende literatuurgegevens kan ik ertoe besluiten, dat zeker 189 van de 261 natuurlijk verspreide soorten vóór de drooglegging de mogelijkheid hebben gehad eenige tijd (b.v. uren) drijvend boven de huidige polder door te brengen, en dat zij zoodoende door de driftstroomingen gemakkelijk tot achter in de polder kunnen zijn verspreid. Slechts 14 soorten zijn echt hydatochoor.

Verspreiding van vegetatieve plantendeelen heb ik slechts in vier gevallen vastgesteld: *Phragmites*-stobben, *Salix alba*-twijgen, en diasporen van *Solanum Dulcamara* en *Eupatorium Cannabinum*.

Het groote effect van wind-driftstroomingen kon men goed waarnemen aan tientallen in de winter van 1932-33, misschien als gevolg van het dichtvriezen, gestorven bruinvisschen in het IJselmeer, die wekenlang heen en weer dreven en nu eens geheel afgedreven waren bij aflandige wind tot de Friesche kust, dan weer naar de kust bij Medemblik terugdreven.

Eigenaardig evenwel is het zeer spaarzaam voorkomen van echte hydatochoren in de polder. Zeewater-hydatochoren zijn echter zeldzaam in onze gebieden en de vrij veel voorkomende echte „zoetwater"-hydatochoren zullen wellicht, voor zoover zij in de polder aanbeland zijn, grootendeels zijn weggeselecteerd door het zout (bijvoorbeeld *Bidens tripartitus, Carex riparia, Iris pseudacorus, Lycopus europaeus, Rumex hydrolapathum*).

Behalve het door water verspreid worden van de enkele diasporen zijn voor de polder wabrschijnlijk zeer belangrijk geweest de groote driften, die op onze schorren en duinen (Van Dieren) een functioneele rol in de vegetatie spelen.

De driften bestaan uit zeer verschillend materiaal, en kunnen in tropische gebieden zeer groot zijn. Zij dragen vaak vele diasporen mee, van welke verscheidene ieder voor zich zouden zinken. In ons geval waren van belang de driften zeegras *(Zostera)* en zeewier *(Ulva lactuca)* en verder de kleinere Lemna-driften.

Beide drifttypen dragen heele gezelschappen in kiem mee; het eerste geeft na afzetting op schorren als vloedmerk gelegenheid tot

ontwikkeling van typische nitrophiele, éénjarige associaties, waarin langs de kust van Noord-Holland al naar de ziltheid der standplaats *Salicornia herbacea, Suaeda maritima, Atriplex littorale* en *A. hastatum, Aster Tripolium,* of *Matricaria inodora* kunnen overheerschen, welke soorten juist in de pioniervegetatie in de polder een zeer belangrijke rol hebben gespeeld.

Behalve deze typische driftplanten bevatten dergelijke driften vaak van de meest uiteenloopende soorten diasporen, waaronder veel nitrophiele soorten. In vloedmerken in de omgeving van de polder vond ik behalve de bovengenoemde soorten *Chenopodium glaucum, Ch. rubrum, Festuca rubra, Puccinellia maritima, Lepturus incurvatus, Puccinellia distans, Senecio vulgaris, Sonchus asper, Helianthus, Triticum litorale, T. repens, Triglochin maritima, T. paluster, Agrostis stolonifera, Cakile maritima, Scirpus maritimus.*

Lemna driften, voor zoover afgezet in de polder langs de kanalen, droegen vooral mee: *Atriplex hastatum, Matricaria inodora, Ranunculus sceleratus, Alopecurus geniculatus,* verder *Atriplex patulum, Aster Tripolium, Cochlearia, Rorippa islandica, Phragmites communis, Ranunculus repens, Scirpus maritimus.*

Deze combinatie doet denken aan het voorjaarsaspect van het brakwater-*Scirpeto-Phragmitetum.*

Vermeldenswaard zijn kleinere zaad- en kiemplantdriften, vooral van *Atriplex* en *Aster* in kanalen en kavelslooten. In het voorjaar 1934 dreven veel van deze kiemplanten in het IJsselmeer. Op de onbegreppelde kavels, die vaak bij zware regens blank stonden, ontstonden als gevolg van het transport door dat regenwater zoneeringen, doordat de verschillende diasporen zoneeringsgewijs werden afgezet, of doordat bij min of meer regelmatige afzetting van het diasporen-mengsel de selectie door het zout, zoneeringen te voorschijn riep. Deze zoneeringen vond men vooral op de vrij sterk hellende kustkavels in de poldersectie, b.v. kavel D 98, 99, 80 en verder rondom hoogere punten als b.v. de schelpbanken.

Zoo trof men vrij veel een zonatie aan als volgt: *Aster Tripolium foliosae, Salicornia herbacea, Suaeda maritima, Aster Tripolium fructicosae, Atriplex hastatum, A. littorale, Senecio vulgaris,* van sterk zilte, natte naar ontzilte, droge standplaats.

Zich baseerend op zijn onderzoek van zaden uit zeedriften is Ridley weinig optimistisch over de verspreiding van diasporen door het zeewater, voor zoover het niet speciaal hiertoe georganiseerde verspreidingseenheden betreft. In onze kustgebieden zijn deze echter zeldzaam. Ridley meent, dat in den regel alle andere diasporen, welke in zee terecht komen, door aanvoer door rivieren, enz. sterven, vóór zij een goed milieu gevonden hebben.

Geldt dit misschien voor de natuurlijke gang van zaken, in ons kunstmatig geval, waar de zeebodem droogviel en althans plaatselijk snel ontziltte, heeft deze verspreiding door het zeewater wèl een belangrijke rol gespeeld.

Dit blijkt reeds uit het feit, dat in 1930, het jaar van droogvallen, in de polder diverse soorten gevonden werden, welke dat jaar nog niet op het oude land gefructificeerd hadden. Verder pleit er voor, dat in 1933 op een groot aantal kavels (50), ondanks ver voortgeschreden ontzilting, vergeleken met 1932 *geen nieuwe soorten* werden gevonden.

Nemen wij aan, dat de verspreiding door het zeewater effectief is, dan kan *de bodem van de Wieringermeer niet maagdelijk geweest zijn bij het droogvallen.* Integendeel heeft er dan reeds een zekere *cumulatie van diasporen op de zeebodem* plaats gehad. Het is waarschijnlijk, dat deze cumulatie op de eene plaats grooter (schelpenbanken, wiervelden, stille bochten) is geweest dan op de andere plaats (vlakke of door stroomingen afschurende zeebodem).

Een sterke schifting in de cumulatie zal waarschijnlijk wel plaats gehad hebben. Het aantal diasporen op de zeebodem wordt behalve door de verspreidingsmogelijkheid via het water vóór alles bepaald door de levensduur van de zaden op zichzelf; verder door de beinvloeding daarvan door mechanische, biogene en chemische factoren (vernietiging), de uitschakeling van de levenwekkende werking van het water, factoren, die de kieming vertragen of verhinderen als NaCl, H_2S, ontbreken van zuurstof, invloed van licht, vorstwerking, constante lage temperaturen, enz. In de literatuur vinden wij over deze cumulatie op waterbodems weinig en steeds dezelfde oude voorbeelden bij veel speculatie (b.v. S h u l l).

Met het oog op de cumulatie is de levensduur der zaden wel het voornaamste punt.

W i t t m a c k geeft aan, dat de levensduur juist door bewaren onder water vergroot kan worden.

F i s c h e r schrijft, dat zaden van diverse waterplanten jaren in gezwollen toestand onder water kunnen liggen zonder de kiemkracht te verliezen.

B e a l geeft voorbeelden, echter zeer speculatieve, van zaden, welke lange tijd, wellicht 30 jaar, in vochtige grond zouden hebben gelegen zonder hun kiemkracht te verliezen.

E w a r t s geeft uitgebreide tabellen over de leeftijd van zaden van vele soorten en critiseert daarbij een aantal gegevens van D a r w i n, B e r k e l y, G i g l i o l i, D u v e l, e.a.

Hij deelt de soorten naar levensduur der zaden onder optimale condities in drie groepen in:

1. microbiotic tot 3 jaar,
2. mesobiotic 3—15 jaar,
3. macrobiotic 15—100 en meer jaar.

Het meerendeel der zaden van de soorten in de Wieringermeer behoort tot groep 1, zoodat effectieve cumulatie van deze soorten slechts over enkele jaren zal hebben kunnen werken.

De langlevende zaden zijn gekarakteriseerd door voor water min of meer ondoordringbare zaadhuid; zij behooren voornamelijk tot de *Leguminosae, Malvaceae* en *Myrtaceae.* De langlevende diasporen hebben in den regel geen speciale organisatie voor effectieve verspreiding. De levensduur van een zaad schijnt in het algemeen door milieufactoren slechts matig te kunnen worden verlengd.

Een koel, droog, geaereerd milieu is in het algemeen het gunstigst voor lange levensduur. Enkele soorten, zooals b.v. *Salix spec. div.* vormen een uitzondering, daar zij door droogte haar kiemkracht verliezen. Vele soorten schijnen echter het bewaren onder water goed te kunnen verdragen. In de Wieringermeer hadden wij met zout water te doen. Aan de eene kant staat de mogelijkheid van een extra vertraging van het levensproces van het zaad bij bevordering van een slaaptoestand, aan de andere kant een scherpe selectie door het zeezout, terwijl ook het ontbreken van zuurstof, licht en de regelmatige lage temperaturen op de zeebodem de levensduur kunnen hebben bevorderd.

Het eenvoudigst had men een inzicht in het zadental op de Wieringermeerbodem kunnen krijgen door direct na het droogvallen grondoppervlaktemonsters te nemen en deze op zaden te onderzoeken, hetgeen helaas niet is geschied; toen door mij het onderzoek vervolgd werd, had deze werkwijze, ten gevolge van de inwerking van andere agentia dan het water, geen zin meer.

Om mijn veronderstelling over de niet-maagdelijkheid van de zeebodem eenigszins te toetsen, zijn twee monsters van de N.O.-polderbodem genomen, welke te kiemen werden gezet, met het resultaat, dat drie zaden van *Phragmites* en één zaad van *Rorippa amphibia* ontkiemden. De monsters zijn van een betrekkelijk kleine zeebodemoppervlakte, slechts enkele m^2, zoodat dit geringe aantal kiemplanten reeds van beteekenis is.

Om ons inzicht omtrent de mogelijke cumulatie van diasporen op de zeebodem te verdiepen, heb ik met 28 soorten kiemproeven gedaan (Tabel VI). De zaden werden 3, 9, 18 maanden onder kunstmatig zeewater en droog bewaard, terwijl na verloop van de opgegeven tijd de kiemkracht werd bepaald.

Uit den aard der zaak zijn deze proeven slechts orienteerend geweest en wel in de eerste plaats omdat kiemproeven in het algemeen zeer précair zijn, zoodat eigenlijk voor elk der soorten een vóóronderzoek naar het gunstigste oekologische kiemingsmilieu gewenscht of noodzakelijk zou zijn. In ons geval is het niet kiemen bij diverse soorten daarom nog geen betrouwbaar resultaat, hoewel het mijns inziens wel als een aanwijzing mag worden beschouwd.

Nauwkeuriger opgezette proeven, die echter veel tijd en instrumentarium vergen, zouden als volgt bij den nieuwen polder opgezet kunnen worden: Een vóóronderzoek per soort zou b.v. kunnen aangeven de optimale levenstoestand of de verschillende levenstoestanden van het zaad, waarin men het eigenlijke onderzoek zou wenschen te beginnen. Per soort dienen zoo mogelijk verschillende, goed onderscheiden oekotypen in het onderzoek betrokken te worden. De zaden kunnen vervolgens bewaard worden in zeewater van hoogere en lagere concentraties en in zoet water, al of niet met toevoeging van slik, in halfduister, bij lage regelmatige temperatuur en blootgesteld aan de wisseling van de jaar-temperatuur. Bewaren op de zeebodem en in akkergrond zou ter aanvulling en orienteering in de mechanische en biogene vernietiging gelijktijdig gedaan kunnen worden.

De keuze der soorten zou, behalve de voornaamste halophyten, de in de N.O.-polder te verwachten dominante onkruiden kunnen omvatten.

Gecombineerd met een onderzoek van bodemmonsters van de N.O.-polder zou dit, behalve van verspreidingsbiologisch belang, ook van praktische beteckenis zijn met het oog op de orienteering in de onkruidbegroeiing van de komende Zuiderzeepolders.

Ik deed mijn kiemproeven met verschillende dominante, sterk frequente en enkele sporadisch voorkomende soorten uit de Wieringermeerpolder. Het zaad werd in de Wieringermeer verzameld, uitgezonderd *Tragopogon pratense, Triglochin maritima, Cirsium arvense* en *C. lanceolatum.* Behalve *Tragopogon* kwamen de betrokken soorten ook op de door mij bezochte schorren voor. De kiemproeven werden gedaan in petrieschalen op filtreerpapier en kwartszand in een vertrek met constante temperatuur van 23° C. en per geval tot 2 maanden en zoo noodig langer voortgezet.

Het eerste, dat opvalt, is het *sterk versnelde kiemen* van de onder zeewater bewaarde zaden, zoodra zij in zoet water (voor het ontkiemen) worden overgebracht. Dit is een bevestiging van hetgeen anderen, b.v. Alborora en Ch. Bujoreau (Ridley p. 251) vonden. Zooals reeds eerder is gezegd zal dit verschijnsel

TABEL VI.

	Concentratie van het kunstmatige zeewater in gram NaCl p liter waarin na 2 mnd. nog kieming werd waargenomen	percentage gekiemde zaden					
		bij de aanvang der proef	na 3 maanden bewaren onder zeewater	na 9 maanden bewaren onder zeewater	na 9 maanden droog bewaren	na 18 maanden bewaren onder zeewater	
						gekiemd	rest der zaden
Halophyten							
Aster Tripolium	15	32	—	88	12	64	dood
Atriplex hastatum no. 11	10	30	—	4	36	88	goed [1]
„ *littorale* no. 14	15	40	—	28	88	86	„
„ „ „ 17	15	48	—	24	52	2	„
Plantago maritima	15	44		0	48	0	24% goed
Puccinellia distans	15	80	—	56	98	0	goed
Salicornia herbacea ssp. ramossissima	40	100		58	16		alles inmiddels gekiemd
Salicornia herbacea ssp. stricta	40	100		50	32		idem
Spergularia marginata	15	30		98	78	44	goed
Suaeda maritima		8		4	4	0	„
Triglochin maritima	25	52		56	98	60	dood
Glykyphyten							
Capsella Bursa-pastoris		?		0	20	0	30% goed
Chenopodium album	15	58		40	42	36	goed
Cirsium arvense	25	70	—	0	14	0	„
„ *lanceolatum*	25	92	—	0	80	0	36% goed
Leontodon autumnalis	15	55	—	0	24	0	dood
Matricaria Chamomilla		?		0	84	0	„
„ *inodora*	15	96	—	2	96	0	„
Plantago lanceolatum	15	95	—	0	80	0	„
„ *major*		65	—	0	44	0	„
Poa annua	15	90	—	96	92	0	goed
Senecio vulgaris	15	96	—	0	56	0	dood
Sonchus asper	15	96	—	0	76	0	„
„ *arvensis*	10	38		0	20	0	„
„ *oleraceus*	10	?	—				
Ranunculus sceleratus	15	50		16	4	2	goed
Rumex crispus	25	100		0		0	„
„ *maritimus*		?		0	42	0	„
Tragopogon pratense	15	60		0	96	0	dood

[1]) Onder goed wordt verstaan, dat de niet-kiemende zaden nog geheel intact waren; onder dood wordt verstaan, dat de zaden bedorven waren.
— = zaden kiemden goed.

een belangrijke rol gespeeld hebben in het selectieproces door het zout in de Wieringermeerpolder. Na drie maanden onder zeewater te hebben gelegen bleken een aantal soorten nog slechts zeer weinig te hebben geleden, zelfs konden *Senecio vulgaris* en *Poa annua* zonder bezwaar 3 maanden gepekeld worden.

Na 9 maanden zien wij echter reeds groote verschillen. Met uitzondering van enkele hardschalige zijn de meeste zaden gezwollen; *Salicornia* was onder water voor de helft gekiemd.

De halophyten hadden, uitgezonderd *Plantago maritima*, hun kiemkracht behouden, het meerendeel der niet-halophyten verkeerde misschien in slaaptoestand (zaden niet bedorven) of was gestorven. Als uitzondering valt *Poa annua*, die zijn kiemkracht volledig had behouden, wel bijzonder op.

Na 18 maanden zien wij dit resultaat nog in versterkte mate. Veel waarde wil ik aan het resultaat niet hechten. Men krijgt de indruk, dat na enkele maanden de selectie op de zeebodem al scherp ingrijpt. Het frequent voorkomen van de driftplanten wordt er door verklaard, voorts ook het veel soortenrijker zijn van de snel ontzilte schelp- en zandbanken dan de later ontzilte bodem.

Na het droogvallen bleven kanalen en kavelslooten aanvoer- en verplaatsingswegen van hydatochoren.

Op de onbegreppelde kavels, die bij zware regenbuien snel blank kwamen te staan, vond een sterke verspreiding door regenwater en wind plaats, waardoor diasporen van alle soorten werden verplaatst. Op de begreppelde kavels speelde deze verspreiding een betrekkelijk ondergeschikte rol, hetgeen af te leiden was uit de vorm en structuur der aggregaten. Zou de Wieringermeer onbegreppeld gebleven zijn, dan zou door de verspreiding middels het regenwater de vegetatie *veel gecompliceerder* zijn geworden dan thans het geval was.

De verspreiding door het kanaalwater manifesteerde zich in de vegetaties op de kanaaltaluds, zoneeringen van het water af van *Atriplex hastatum* of *Aster Tripolium foliosae*, *Suaeda maritima*, *Aster Tripolium fructicosae*, *Atriplex littorale*, verder door meldegezelschappen op de kanaalranden en baggerstrooken, v.n. *Atriplex hastatum* en minder *Atriplex littorale*, vooral in de sectie J. De concentratie van het moddermeldegezeschap bij Medemblik schrijf ik toe aan de werking van het gemaal „Lely", waardoor een groot deel van de kanalen in de polder bemalen wordt. In deze hoek vindt men concentratie van door kanaalwater aangevoerde diasporen en bestaat er groote kans, dat vanuit de kanalen het land begroeid raakt.

§ 3. *Over de wijze van voorkomen der socrten.*

TABEL VII.

Jaar	Totaal aantal gevonden soorten	Op natuurlijke wijze verspreide soorten			
		Sporadisch	Frequent	Sociaal	Totaal
1930	99				
1931	178	115	50	8	173
1932	285	172	38	34	244
1933	309	164	26	48	238
Totaal tot en met 1933	336	184	—	50	261
Totaal tot en met 1934	357				
Totaal tot en met 1935	359				

Tabel VII geeft de aantallen soorten, welke tot en met 1935 in de Wieringermeer werden gevonden. Zij zijn verdeeld over drie groepen:

1. *sporadisch voorkomend* — kortweg sporadische soorten — gevonden in één tot enkele, hoogstens tientallen exemplaren.

2. *sterker frequente soorten* — kortweg frequente soorten — enkele honderden tot duizenden exemplaren, al of niet plaatselijk voorkomend, weinig sociaal; dat wil zeggen, dat hun nakomelingschap of vegetatieve uitbreiding zóó zwak was, dat door hen geen of slechts zeer ijle populaties werden gevormd.

3. *de sterker tot sterk sociale soorten* — kortweg sociale soorten — die soorten welke op kleine tot zeer groote oppervlakten matig sterke tot zeer sterke populaties vormden.

Binnen deze laatste groep heb ik nog een scheiding gemaakt in drie categorieën, namelijk:

a. zwak tot sterk sociaal over kleine oppervlakten; de soort kan daarbij sporadisch tot sterk frequent voorkomen;

b. matig tot sterk sociaal over grootere oppervlakten; de soort is steeds sterk frequent;

c. dominant en aspectvormend over groote uitgestrektheden.

Zouden de soorten, eens in de polder gevestigd, zich niet meer hebben voortgeplant, dan zou waarschijnlijk gebleken zijn, dat de eerste vestiging als gevolg van de migratie van buitenaf — uitgezonderd dan haardprojecties als die van *Aster Tripolium* en *Atriplex littorale* — zeer tot betrekkelijk ijl was. De later sterk

frequente en dominante soorten kwamen weliswaar direct reeds frequenter voor dan de sporadische soorten.

Tusschen de soorten is daarop een wedstrijd ontstaan om het kale, nieuwe land zoo spoedig mogelijk te begroeien en al naar het oekologische type der soorten en de milieufactoren bleken zij hier zeer verschillend in te slagen. Dit was voor ons af te lezen uit de sterkte der haardprojecties, aggregaten en vegetatieve uitbreiding.

Slechts een kleine groep (50 soorten) kreeg de leiding en vormde populaties of klonen; de rest der soorten, van de sporadisch tot sterker frequentie, kwamen in de eerste jaren niet veel meer voor dan de vestiging van buitenaf oorspronkelijk was geweest.

Het was verwonderlijk te constateeren met welke snelheid de enkele dominanten zich na eerste vestiging uitbreidden, hoe bijvoorbeeld een kavel, in 1931 voor 5 à 10% onregelmatig met meldeplanten begroeid in 1932 reeds volgegroeid was door de nakomelingschap.

De sterk sociale, vrijwel alle zich niet vegetatief voortplantende soorten, produceerden aanvankelijk alle enorme hoeveelheden zaad.

De zich vegetatief uitbreidende soorten produceerden evenwel in de eerste jaren met weinig uitzonderingen vrijwel geen of in het geheel geen zaad en bij de zaaddragende vonden wij hoogst zelden een aggregaat. Wel was snelle vegetatieve uitbreiding regel, een hardnekkige vestiging bewerkstelligend, bij de meeste soorten zeer bestand tegen wisselende oekologische milieufactoren.

184 Soorten kwamen tot 1934 alleen sporadisch voor en werden voor het meerendeel slechts in één tot enkele exemplaren gevonden, kwamen dus hier en daar „toevallig" in de polder voor.

Velden van deze soorten werden alleen op schelp-, zand-, wierbanken en snel ontzilte zandplaten gevonden. Vrijwel alle — uitgezonderd de zich vegetatief voortplantende soorten — fructificeerden matig tot vrij sterk, doch hadden voor zoover ik dit kon nagaan vrijwel geen nakomelingschap.

De kleinere groep der 77 frequente en sociale soorten (Lijst III) — de polderflora ontdaan van zijn „toevallige soorten" —, welke het aspect van de polder-vegetatie bepaalden, vertoont wat de levensvormen, bestuivingstypen, nitrophilie en zouttolerantie betreft, eigenschappen die karakteristiek zijn voor deze en mogelijk ook voor andere er mede te vergelijken pioniervegetaties.

Van dit aantal kwamen 56 veel, 8 matig en 12 sporadisch in de omgeving van de polder voor.

Interessant is, dat het totaal aantal sociale en frequente soorten

in de loop der jaren niet zeer toenam (zie Tabel VII) terwijl er wel een verschuiving van frequente naar sociale soorten plaats vond.

Men ziet uit Lijst III dat slechts een klein deel (21 soorten) tot de sociale soorten b en c behooren en dat tot 1934 slechts een zestal soorten dominant was over groote uitgestrektheden en dus het eigenlijke aspect bepaalde. Het zijn: *Aster Tripolium, Atriplex littorale, A. hastatum, Suaeda maritima, Senecio vulgaris* en *Poa annua.*

Zeven sociale soorten *(Apera Spica-venti, Poa pratensis, Polygonum lapathifolium, Rumex Acetosella, Epilobium parviflorum, Matricaria Chamomilla)* stonden juist aan de grens van de sociale soort, hebben zwakke populaties doch kwamen wel frequent voor.

Een zevental sociale soorten had kleine sterke populaties doch kwam slechts plaatselijk voor: *Typha latifolia, Schoenoplectus Tabernaemontani, Senecio paluster* op de wellen of kwam zeer sporadisch voor: *Potamogeton pectinatus, Zannichellia pedicellata, Lemna minor, Catabrosa aquatica.*

Van de frequente soorten kwamen een drietal *(Alopecurus agrestis, Salix alba, Medicago lupulina)* nog net tot de grens van sporadische soorten (eenige honderden exemplaren over de geheele polder).

In 1934 en 1935, voor zoover ten minste het kleine aantal niet door cultuur in beslag genomen kavels, voorts de overgeschoten hoekjes land en de geploegde, nog braak liggende kavels een algemeen oordeel toelaten t.o.v. de natuurlijke poldervegetatie, vonden ingrijpende verschuivingen in de dominanties plaats en gingen diverse soorten tot de c-klasse over.

In de winters van deze jaren gingen *Sonchus Asper* en *S. oleraceus* — het meest in het Westen en Zuiden van de polder — min of meer domineeren, vooral op geploegde, braakliggende akkers.

In de zomer trof ik dominanties van *Puccinellia distans* en *P. retroflexa* (1934) vooral in de kwelstrook langs de dijk Medemblik-Den Oever en op kavels onder Wieringen aan; verder zag ik *Poa trivialis* (1935) op de kleien in het Zuid-Westen min of meer de plaats innemen van *Poa annua;* voorts gingen *Poa pratensis* (in mindere mate), *Agrostis tenuis* en *A. stolonifera* en plaatselijk *Holcus lanatus* domineeren op de zanden in het Noorden en vooral het Noord-Oosten van de polder (1934-1935).

Bij de verschuivingen in 1934-1935 viel op, dat de invloed der grondsoort op de inmiddels reeds ver ontzilte bodem ging

LIJST III.

SOORT	Voorkomen in de omgeving der polder	Levensvorm		Aggregatie en-vegetatieve voortplanting	Voorkomen in			Bestuivingstype			Zoutklasse	Gevonden op schor of zeedijk
					1931	1932	1933	A	W	I		
Juncus bufonius	M	⊙	T	S	●	a	a	●		—	B	b
Juncus Gerardi	M	♃	G	v	●	●	●		●		A	z
Typha latifolia	sp	♃	G	V	●	●	a		●		B	b
Lemna minor	V	♃	Hy	V	⊙	⊙	a	v	●	—	B	b
Potamogeton pectinatus	V	♃	Hy	SV		⊙	a				B	z-b
Zannichellia pedicellata	M	♃	Hy	SV		⊙	a		wa		B	z-b
Scirpus maritimus	V	♃	G	V	●	a	b		●		A	z
Heleocharis palustris	M	♃	G-H	V	●	●	a		●		B-C	b
Schoenoplectus Tabernaemontani	sp	♃	G	V	⊙	●	a		●		B	b
Agrostis stolonifera	V	♃	H	ZV	●	a	b		●	—	A-C	z
Agrostis tenuis	V	♃	H	Zv	●	●	b		●	—	C	h
Alopecurus myosuroides	sp	⊙,⊙⊙	T-H	Z		⊙	●		●		D	
Alopecurus geniculatus	V	♃	H	S	⊙	●	●		●	—	B	b
Apera Spica-venti	sp	⊙	T	S	⊙	●	a	●			D	
Bromus mollis	V	⊙,⊙⊙	T-H	S	⊙	a	a	●kl			C	h
Calamagrostis Epigeios	sp-D	♃	G	V	⊙	●	a	—	●		B	h
Catabrosa aquatica	sp	♃	H	SV		⊙	a		●		D-C	
Festuca arundinacea	V	♃	H	Z	⊙	●	●	●	●		B	b
Festuca pratensis	V	♃	H	Z	●	●	●	●	●		C-B	h
Holcus lanatus	V	♃	H	S	●	a	a	●	●		C-B	h
Lolium multiflorum	V-C	♃	H	S	●	●	●	●	●		B	
Lolium perenne	V	♃	H	S	●	●	a	●	●		B	h
Phragmites communis	V	♃	G	V	●	a	b		●		A	z
Poa annua	V	⊙,⊙⊙,♃	T-H	S	●	b	c	+	●		B	h
Poa pratensis	V	♃	G	V	●	●	a	●	●		C	h
Poa trivialis	V	♃	H	Sv	●	a	b	●	●		C-B	h
Puccinellia distans	V	♃	H	S	●	b	b	+	●		A	z
Puccinellia retroflexa	V	♃	H	S	●	b	b	+	●		A	z
Salix alba	M	♃	P	fol.	●	●	●			●	D-C	
Polygonum aviculare	V	⊙,⊙⊙	T-H	S	●	a	a	●		—	B	h
Polygonum lapathifolium	V	⊙	T	S	●	●	a	●		●—	D	h
Rumex acetosella	V	♃	G-H	ZV	⊙	●	a	g—	●	—	D	
Rumex crispus	V	♃	H	g.a.	⊙	●	●	g—	●	—	B	b
Atriplex hastatum	V	⊙	T	S	b	c	c	g	●	—	A	b

Atriplex littorale	V	☉	T	S	c	c	c	g	●	—	A	z
Atriplex patulum	V	☉	T	S	●	b	b	g	●	—	B	b
Chenopodium album	V	☉	T	S	●	●	●		●		C-B	b
Chenopodium serotinum	V	☉	T	S	☉	●	●		●		C-B	
Chenopodium glaucum	sp	☉	T	S	a	a	☉		●		B	b
Chenopodium rubrum	M	☉	T	S	a	a	●		●		B	b
Salicornia herbacea	V	☉	T	S	b	b	b	●			A	z
Suaeda maritima	V	☉	T	S	c	c	c	●			A	z
Cerastium caespitosum	V	☉,☉☉,♃	T-H	S	●	a	b	●		—	B	h
Spergularia marginata	M	♃	H-Ch	S-Z	●	●	☉			●	A	z
Spergularia salina	V	☉,☉☉,♃	Ch	S	●	b	b	●		—	A	z
Stellaria media	V	☉,☉☉,♃	T-H	SZ	●	a	b	●		—	C	h
Ranunculus sceleratus	V	☉,☉☉	T-H	SZ	●	a	a	—	●	●	B	b
Capsella Bursa-pastoris	V	☉,☉☉	T-H	SZ	●	●a	a	●		—	D	h
Lepidium ruderale	VW	☉,☉☉	T-H	S	●	b	b	●		—	B	h
Rorippa islandica	V	☉,☉☉	T-H	SZ	●	●	●	●		—	C	
Sinapis arvensis	V	☉	T	Z	●	●	●	●		●	B	
Epilobium angustifolium	sp	♃	G	V	●	●	a	—		●	C-D	h
Epilobium hirsutum	V	♃	G-H	V	●	●	a	—		●	C	h
Epilobium palustre	sp	☉,♃	T	ZS	●	●	●	●		—	D-C	
Epilobium parviflorum	sp	☉,☉☉,♃	T-H	ZS	●	●a	·a	●		—	C-D	
Medicago lupulina	V-C	☉,☉☉	T-H	S	●	●	●	—		●	D-C	
Trifolium repens	V-C	♃	H-Ch	g.a.v.	☉	●	●			●	D-C	h
Solanum nigrum	MV	☉	T	S	●	●	●	+		●	C-D	h
Plantago lanceolata	V	♃	H	S-Z	☉	●	●	—	●	—	C-D	h
Plantago major	V	♃	H	SZ	●	●	●	g—	●	—	B	h
Aster Tripolium	M	☉☉,☉,♃	T-H	S	c	c	c	g—		●	A	z
Bellis perennis	V	♃	H	S-Z	☉	●	●	●		●	D-C	h
Cirsium arvense	V	♃	G	V	●	●	●	●		●	B	h
Cirsium lanceolatum	V	☉☉	H	Z	●	●	●	●—		●	B	h
Erigeron canadensis	sp	☉	T	Z	☉	●	●	●		—	D	
Leontodon nudicaulis	V	♃	H	Z-S	●	●	●	g—		●	B	h
Leontodin autumnalis	V	♃	H	Z-S	●	●	●	g—		●	B	h
Matricaria inodora	M	☉,☉☉	T-H	Z-S	●	a	a	●		●	B	b
Matricaria Chamomilla	V	☉,☉☉	T-H	S	●	b	b	●g		●	B	b
Senecio paluster	sp-D	☉,☉☉	T-H	Z-S	☉	a	a			●	B	b
Senecio silvaticus	VW	☉	T	S	●	●	●	●		●—	D	
Senecio vulgaris	V	☉	T	S	c	c	c	●		—	B	h
Sonchus asper	V	♃	G	V	●	●	●			●	C-B	b
Sonchus arvensis	V	☉☉☉	T-H	S	●	b	b	●		●—	B	h
Sonchus oleraceus	V	☉☉☉	T-H	S	●	b	b	●		—	B	h
Taraxacum officinale	V	♃	H	Z	●	a	a	●		●	C	h
Tussilago Farfara	V	♃	G-H	V	●	a	a	g		●	C	h

Verklaring der teekens:

Kolom 1: V = veel, M = matig, sp = sporadisch voorkomend, D = veel in duinen, C = cultuurplant, uitgezaaid in de polder, W = op Wieringen veel voorkomend.

Kolom 3: T = Therophyt, TH = vaak overwinterende Therophyten, H = Hemicryptophyt, G = Geophyt, Ch = Chamaephyt, P = Phanerophyt, Hy = Hydrophyt.

Kolom 4: S = sterke aggregatie, Z = zwakke aggregatie, g.a. = geen aggregatie, V = sterk vegetatief uitbreidend, v = zwak vegetatief uitbreidend, fol = foliosae.

Kolommen 5-6-7: niet ingevulde vakken = plant niet gevonden in de polder, ⊙ = niet sociaal, sporadisch, • = niet sociaal, matig tot sterk frequent, a = zwak tot sterk sociaal over kleine opp., de soort kan daarbij sporadisch voorkomen, b = matig tot sterk sociaal over grootere opp., de soort steeds sterk frequent, c = dominant over groote uitgestrektheden.

Kolommen 8-9-10: A = zelfbestuiver of door eigen plant bestoven, W = windbestuiver, I = insectenbestuiver, +, • en —, beteekent resp. in elk der categorieën dat bestuiving zeer gemakkelijk, normaal, en zelden op de bedoelde wijze tot stand komt, v = snel voortplantend met vegetatieve diasporen, wa = waterbestuiving, kl = kleistogaam, g = geitonogaam.

Kolom 11: A = voorkomend tot 20 gram NaCl
B = „ „ 15 „ „
C = „ „ 10 „ „
D = „ „ 5 „ „
per Liter bodemvocht in de bodemlaag van 10—25 cm. diepte.

Kolom 12: z = zoute schor, h = hooge schor en zeedijk, b = brakke schor.

---

spreken in de vegetatie, terwijl in de eerste jaren het keukenzout op alle grondsoorten de belangrijkste „limiting factor" was.

Voor 1934-1935 is nog vermeldenswaard het winnen aan sociabiliteit van *Polygonum lapathifolium*, *P. Persicaria*, *Erigeron canadensis*, op de ingezaaide akkers vooral *Cirsium arvense*, voorts *Lemna minor*, *Potamogeton pectinatus*, *Zannichellia pedicellata*, *Ranunculus obtusiflorus* (1935) in de zoetwaterslooten, terwijl vooral in 1935 sterk in sociabiliteit zijn achteruitgegaan: *Typha*, *Scirpus maritimus*, *Juncus Gerardi* en diverse andere soorten op de wellen (riet alleen blijft standhouden en zich soms uitbreiden), verder *Puccinellia distans* en *P. retroflexa* in 1935, evenals *Aster Tripolium*, *Suaeda maritima*, *Salicornia herbacea*, en diverse andere soorten.

Het maakt den indruk, dat, indien men de waarnemingen over de gansche polder had kunnen blijven voortzetten, in deze jaren de polderflora in vitaliteit en soorten-rijkdom vrij sterk achteruitgegaan zou zijn.

Bij de inventarisatie van de polderflora is het voorkomen der soorten voor zoover mogelijk kavelsgewijs genoteerd, welke gegevens ten deele op kaarten zijn overgebracht. Als voorbeeld van een dergelijke kaart geef ik de verspreidingen van *Typha*

latifolia (Kaart XI). Het is hier niet de plaats om meer van deze kaarten af te drukken. De gegevens kunnen worden overgebracht op de I.V.O.N. kaarten en zoo hun doel bereiken.

Naar vindplaats kon men in de polder onderscheiden:

1. Wier-, schelp-, zandbanken en zandplaten, alle snel en diep ontzilt. Dit zijn de soortenrijkste vindplaatsen;

2. In 1931 reeds matig tot sterk begroeide terreinen — na 1 het soortenrijkst per oppervlakte-eenheid.

3. De later begroeid geraakte gronden, in de regel veel soortenarmer; hoe zouter en later ontzilt des te soortenarmer.

4. Zoete wellen en de brakke kwelstrook langs de dijk Medemblik-Den Oever met diverse zoet- en brakwater planten, die elders in de polder niet of niet zoo weelderig voorkwamen.

5. Geschoeide kanaaloevers, in het bijzonder de kanaaloevers met riet-beplanting van Middenmeer naar Kolhorn, van Middenmeer naar het Zuiden naar Slootdorp en De Houkes, van Slootdorp naar het N.O., en de wegen van De Houkes naar Slootdorp, Middenmeer, Kolhorn, waren rijk aan zeer uiteenloopende soorten; verder dijkvoeten, waarin rijshout was verwerkt, wegranden, boschbeplantingen, woonplaatsen, laad- en losplaatsen, helmbeplanting tegen stuiven, akkers (vooral rogge, roode klaver, lucerne) en weiden.

Wat de vindplaatsen betreft wordt verder verwezen naar Bijlage I.

§ 4. *Over de levensvormen der soorten.*

Zonder op de meerdere of mindere juistheid der keuze van het systeem van *levensvormen* — de planten als afspiegelingen der heerschende levensomstandigheden nu en in het verleden binnen de genotypisch bepaalde grenzen — in te gaan, geven wij hieronder de indeeling der polderflora naar het levensvormensysteem van Raunkiaer, dat door zijn eenvoud en door het gebaseerd zijn op de wijze, waarop de plant het ongunstigste jaargetijde doorkomt, waardoor menige oekologische samenhang wordt verduidelijkt, thans wel de meest gebruikelijke is.

De polderflora is alleen naar de hoofdgroepen ingedeeld; slechts zijn de 1 à 1½ jarige Hemicryptophyten (winter- en voorjaar-groeiers) apart onderscheiden.

Uit de Tabel VIII ziet men, dat de levensvormen-spectra in procenten in de diverse jaren niet veel uiteenloopen, zoowel bij het totaal aantal natuurlijk verspreide soorten als bij de sporadische soorten. Hierbij zij het jaar 1930 met de nog geringe begroeiing buiten beschouwing gelaten.

Anders zijn echter samengesteld de spectra der frequente en

sociale soorten. Uit het spectrum van het totaal aantal soorten blijkt, dat de groepen T, H en G hier een kleine plaats innemen, terwijl zij in de spectra der frequente en sociale soorten sterk op de voorgrond treden, ook vergeleken met de T en H, tot welk het meerendeel der uitgesproken dominanten behoort.

De verklaring ligt bij de TH voor de hand. Zij zijn éénjarige wintergroeiers, die in nazomer of herfst kiemen, in winter en voorjaar groeien en in April-Mei of al eerder in de winter rijpen. Deze soorten leven dus in de tijd, dat de poldergrond het sterkst ontzilt is, en kunnen zich dan goed ontwikkelen, ook op gronden, die de komende zomer weer aanmerkelijk zilter zouden kunnen zijn en hen daardoor zouden uitsluiten.

Deze groep frequente en sociale soorten is dus oekologisch (wat betreft het zout) gescheiden van de zomergroeiers-nazomerrijpers, die in het voorjaar kiemen. De sociale Therophyten in de polder zijn voor het grootste deel nazomerrijpers, daarbij voor het meerendeel halophyt of sterk zouttolerant of zijn wintergroeiers met meer generaties per jaar *(Senecio vulgaris* vier generaties).

Het uitgesproken sociale optreden der Geophyten is een gevolg van de eigenschap dezer soorten om zich snel vegetatief uit te breiden; meestal vertoonen zij een snelle ijle uitbreiding in het eerste jaar of in de eerste twee jaar, waarna in het volgende jaar het ingenomen oppervlak met veel spruiten wordt bedekt, terwijl de bezetting in het daarop volgende jaar weer ijler is. Een door mij waargenomen *Phragmites*-kolonie in het wellengebied had ± 8-30-500-50 spruiten per vierkante meter in vier achtereenvolgende jaren. Na twee jaar werden spruitenkolonies van 15 M en meer doorsnede gevormd bij riet, *Epilobium angustifolium* en *Scirpus maritimus*. De fructificatieve voortplanting bleef in de eerste jaren sterk in gebreke; er werd practisch geen zaad gevormd en wanneer er wel behoorlijke fructificatie was, vond ik zelden een uitgebreide nakomelingschap. Tabel IX geeft een indruk van het aantal soorten met vegetatieve uitbreiding onder de frequente en sociale soorten.

De eerste vestiging van deze soorten is wel door middel van zaad geschied; slechts vier maal vond ik uit vegetatieve diasporen voortgekomen planten *(Phragmites communis, Solanum Dulcamara, Salix alba, Eupatorium cannabinum)*. De klonen der Geophyten zijn sterk en hardnekkig in concurrentie en soepel ten opzichte van milieufactoren.

Wellicht geldt deze waarneming uit de Wieringermeer voor vele Geophyten en ook Hemicryptophyten met uitloopers elders

TABEL VIII.

Aantal soorten	Totaal aantal natuurlijk verspreide soorten							Sporadische soorten							Frequente soorten					Sociale soorten							
	T	TH	H	G	P	Hy	Ch	T	TH	H	G	P	Hy	Ch	T	TH	H	G	P	T	TH	H	G	Hy	[1])	T	TH	H	G	Hy
1930	23	18	40	13	1	4																								
1931	48	31	56	25	8	3	1	33	15	41	14	7	3	1	8	15	15	11	1	7	1				c	3	1			
																									b	2				
																									a	2				
1932	64	38	89	32	12	6	1	46	22	68	18	4	6	1	9	2	15	11	1	9	16	6	3		c	4	1			
																									b	2	6	2		
																									a	3	9	4	3	
1933	59	40	90	32	10	6	1	43	21	69	18	9	3	1	7	3	12	3	1	9	16	9	11	3	c	4	2			
																									b	2	7	5	2	
																									a	3	7	4	9	3
Totaal	73	40	92	35	14	6	1																							

In procenten	Totaal aantal natuurlijk verspreide soorten						Sporadische soorten						Frequente soorten				Sociale soorten			
	T+TH	H	G	P	Hy	Ch	T+TH	H	G	P	Hy	Ch	T+TH	H	P	G	T+TH	H	G	Hy
1930	41.4	40.4	13.2	1	4															
1931	45.6	33.1	14.4	4.6	1.7	0.6	41.7	35.4	13.6	6.8	2.6	0.9	46	30	22	2	100			
1932	42.2	37.0	13.1	4.9	2.4	0.4	39.7	39.7	10.3	6.3	3.4	0.6	28.9	39.5	28.9	2.7	73.5	17.7	8.8	
1933	41.1	37.8	13.4	4.2	2.5	0.4	39.0	42.4	10.8	5.4	1.8	0.6	38.4	46.2	11.5	3.9	52.1	18.9	22.9	6.1
Totaal	43.3	35.2	13.3	5.4	2.3	0.4														

[1]) Zie Lijst III, sociale soorten.

en is dit een reden, dat zij, ondanks geringe voortplanting door zaad en de voor de verspreiding betrekkelijk ondoelmatige vegetatieve diasporen zich nog zoo snel kunnen verspreiden.

TABEL IX.

	1931	1932	1933
Frequente soorten:			
Voortplanting door zaad	38	26	22
Vegetatieve voortplanting ..	12	12	4
Sociale soorten:			
Voortplanting door zaad	8	30	36
Vegetatieve voortplanting ..		4	12

Onder de Hemicryptophyten heeft men diverse wintergroeiers. Vooral van deze groep ziet men vele soorten sociaal en frequent optreden *(Festuca arundinacea, Holcus lanatus, Lolium perenne, Poa trivialis, Puccinellia distans, P. retroflexa, Plantago lanceolata, P. major, Bellis prennis, Leontodon nudicaulis, L. autumnalis, Taraxacum officinale, Alopecurus geniculatus).*

Het geringe aantal Phanerophyten (voor het meerendeel *Salix* spec.) is wel een gevolg van de zoutgevoeligheid der meeste boomen en struiken. Het voorkomen der wilgen zal wel een verklaring vinden in het gebruik van rijshout. Kiemplanten van wilgen vond ik alleen in 1931, de vindplaatsen waren schelpen-, zandbanken en de wellen *Salix alba);* eerst in 1934 bloeiden zij en op de wellen waren enkele exemplaren tot armdikke stammen en vier meter hoogte uitgegroeid.

De Hydrophyten waren zeer weinig vertegenwoordigd. De zilte slooten en kanalen boden in de eerste jaren nog geen voldoende en evenwichtige standplaatsen; slechts op de wellen en enkele zoetere slooten kwamen Hydrophyten voor.

Het aantal Chamaephyten bleef beperkt tot één; diverse planten, die op het oude land als Chamaephyt voorkomen, gedragen zich in de polder als Hemicrypthophyt.

Resumeerende zien wij dat de groepen T en TH het sterkst zijn vertegenwoordigd; het aantal H is ook groot; het aantal G is betrekkelijk klein; evenals dat der P, Hyd, Ch. Wat het sociale gedrag betreft zien wij dat de éénjarige soorten aanvankelijk de scepter der dominantie voerden, in sociaal gedrag gevolgd door de TH, de H wintergroeiers en de Geophyten. Dit is ook de volgorde der successie.

§ 5. *De bestuivingstypen der sociale soorten.*

Het ligt voor de hand, dat bij het bevolken van nieuw land de zelfbestuivende planten een streepje vóór hebben bij planten, aangewezen op bestuiving door de wind of door insecten, hetgeen in het algemeen ook juist zal zijn (H e n s l o w) en wel in de eerste plaats de werkelijk autocarpen, obligaat of toevallig, verder ook de apogamen, en dan de obligaat en toevallig geitonogame soorten. Vele windbestuivers hebben toevallige geitonogamie.

De poldervegetatie bevestigt deze veronderstelling geheel. Vooral bij de aanvankelijk ijle begroeiingen op de groote uitgestrektheid staan de zelfbestuivers er veel gunstiger voor dan de windbestuivers, terwijl de insektenbestuivers moeten achterblijven, om-

TABEL X.

	Zelfbestuivers					Windbestuivers					Insectenbestuivers			
	Aantal soorten	van deze soorten kunnen optreden als:				Aantal soorten	van deze soorten kunnen optreden als:				Aantal soorten	van deze soorten kunnen optr. als:		Waterbestuivers
		Windbestuivers		Insectenbestuivers			Zelfbestuivers		Insectenbestuivers			Zelfbestuivers		
		In veel gevallen	Zelden	In veel gevallen	Zelden		In veel gevallen	Zelden	In veel gevallen	Zelden		In veel gevallen	Zelden	
Sporad. soorten	43	1		5	31	63	20	10	1	12	60	18	13	
Frequente soorten	5				5	9	4			3	9	6	3	
Sociale soorten	22	4		3	11	11	6			1	4	3	1	1
Totaal	81	5		8	47	83	30	10	1	16	73	27	17	1

TABEL XA.

	Zelf-bestuivers	Wind-bestuivers	Insecten-bestuivers
Sporadische soorten	48.8%	38.6%	39.5%
Frequente soorten	39.1%	39.1%	39.6%
Sociale soorten	81.6%	42.1%	18.0%

dat de meer gespecialiseerde insectenfauna zich veel minder snel dan de vegetatie op het nieuwland ontwikkelt. Deze verschillen komen vooral in de groep der sociale soorten tot uiting. Een en ander blijkt uit Tabel X en XA, vooral uit de laatste.

Het procent windbestuivers was eveneens hoog (Tabel XA); de polder was dan ook een echt „wind-land".

In Tabel X zijn de natuurlijk verspreide soorten, uitgezonderd de zich vegetatief uitbreidende soorten, welke waarschijnlijk om redenen van organisatorische aard in de eerste jaren vrijwel niet fructificeerden, verdeeld over vier categorieën, namelijk: zelfbestuivers, windbestuivers, insectenbestuivers en waterbestuivers. Bovendien is aangegeven, welk aantal der soorten, die in een bepaalde categorie zijn ondergebracht, ook nog tot één der andere groepen kan worden gerekend. Tabel XA geeft het percentage zelf-, wind-, respectievelijk insectenbestuivers binnen de groepen sporadische, frequente en sociale soorten. De soorten, welke in Tabel X onder de rubriek „zelden" voorkomen, dus zulke, waarbij de daar bedoelde bestuiving slechts zelden plaats vind, zijn in deze percentages niet verwerkt.

De gegevens zijn in de eerste plaats ontleend aan Blütenbiologie van Knuth, voorts aan diverse andere groepen bestuivingsbiologische werken.

De verschillen in tabel XA tusschen de groep sociale soorten en de rest zijn zoo sprekend, dat eventueel gemaakte fouten in de waardeering der soorten als bestuivingstype er weinig toe doen.

§ 6. *Vormenontplooiing van de dominante pionier-soorten op de maagdelijke bodem.*

Een der meest opvallende karakteristieken van de eerste begroeiing van de Wieringermeer was de vormenrijkdom van de pioniersoorten; een verschijnsel, dat ook in de Proefpolder Andijk en op het Woudstrand werd opgemerkt, waarbij zelfs een bewerking van de vormen van *Atriplex littorale* in het vooruitzicht werd gesteld. Waarschijnlijk zien wij hier een karakteristiek, die alle pioniervegetaties van eenigszins behoorlijke uitgestrektheid zal kenmerken, op maagdelijke bodem.

Vergelijkt men de vormen der pioniersoorten in de polder met die uit het omgevende gebied, waardoor het meeste zaad zal zijn geleverd, dan blijkt dat in de polder *meer* en *grootere morforologische verschillen* binnen de soort voorkomen, dan daar buiten.

De verklaring van deze grootere polymorfie kan de volgende zijn:

1. Zaad van vormen, welke in de nabijheid van de polder niet groeien, kan zijn aangevoerd door water of wind.

2. De natuurlijke standplaats — althans voor die soorten welke op de maagdelijke bodem goed konden groeien — is oekologisch veel meer beperkt dan het open nieuwland, waar vooral bij de aanvankelijk geringe plantdichtheid elke plant over veel ruimte, licht en voedsel (de maagdelijke bodem is aanvankelijk relatief rijk aan gemakkelijk opneembare stikstof) beschikt, zoodat hier minder genencombinaties zullen worden weggeselecteerd dan op de natuurlijke standplaats. Bovendien zijn het meerendeel van onze pioniersdominanten halophyten, van welke de natuurlijke groeiplaats veel extremer en ongunstiger is, (mechanische en chemische eb- en vloedfactoren) dan de groeiplaatsen in de Wieringermeer, zoolang de waterhuishouding hier tenminste niet in het minimum kwam.

3. Verder is de modificatie op de natuurlijke standplaats veel sterker, en dit geldt zeker voor onze halophyten. Deze modificatie blijkt vooral bij geringe vitaliteit, doch ook bij gunstiger groei, tot een zoodanige vervlakking der polymorfie te leiden, dat verschillende vormen niet meer te onderscheiden zijn, hetgeen ik herhaaldelijk en bij diverse halophyten constateerde. Op de maagdelijke bodem manifesteert de polymorfie zich scherper, wordt zij aanmerkelijk *verduidelijkt*. De grootere standplaatsvariatie naar grondsoort, zoutgehalte enz. op het nieuwland, waar de concurreerende factoren aanvankelijk een geringere rol spelen, hebben blijkbaar niet zoo'n groote modificeerende invloed als vooral de concurrentie-factoren en verder de mechanische factoren der natuurlijke halophyten-standplaatsen.

4. Tenslotte bestaat de mogelijkheid bij soorten, waarvan meerdere ondersoorten het nieuwe land bereikten en daar een kans kregen — als wellicht nimmer in hun geschiedenis — *(Aster Tripolium)* om aaneengesloten, uitgestrekte gezelschappen te vormen, waardoor bij kruisbestuiving nieuwe genencombinaties konden ontstaan, aan welke voor een groot deel op het open terrein de mogeliikheid werd geboden zich te ontwikkelen.

De pioniersvegetatie komt overeen met een *uitzaaiproef* in het wilde weg en met een *kruisingsproef* zeer in het groot.

In het laatste geval moet dan vooral het samentreffen van ondersoorten interessante resultaten kunnen opleveren.

Het verschijnsel der verduidelijkte polymorfie is het fraaist in het pioniersstadium, het Therophyten-stadium in de Wie-

ringermeer en gaat dan met de successie, wellicht het meest als gevolg der steeds sterker en complexer wordende concurrentie verloren.

De vormenstudie, die door de verduidelijkte polymorfie vergemakkelijkt wordt, is bovendien nog aanlokkelijk door het verschijnsel der zaailing-aggregatie rond de moederplant. Hier doet de natuur de proef, welke aantoont in hoeverre de vormen constant zijn, welke proef in geïsoleerde gevallen over enkele jaren herhaald werd. Zoo werd *Salicornia* in één geval over 4 generaties waargenomen (zie foto XIII). Dit geldt echter slechts voor soorten met zaden, welke over korten afstand van de moederplant verspreid worden, en dus niet voor extreme windverspreiders. In de polder is dit het beste waar te nemen op begreppelde kavels, waar de verspreiding van zaden door het regenwater een kleine rol speelt.

Een bijzonderheid, welke zeer de aandacht op de vormenrijkdom vestigde, is het feit, dat men bij een groot deel der soorten in de polder, bij welke ik de polymorfie globaal heb nagegaan, uit de *aggregaten* den indruk kreeg, (ook bij windbestuivers als *Atriplex)* dat de nakomelingschap van elk der vormen opvallend homogeen was, zoolang er geen goede voorwaarden voor vermenging geboden werden. Wanneer vermenging wel waarschijnlijk was bleven de *Chenopodiaceeën* en enkele grassen oogenschijnlijk nog constant, *(Suaeda, Salicornia, Atriplex, Chenopodium, Poa annua, Poa trivialis),* terwijl tusschenvormen bij *Spergularia salina, Puccinellia distans* en *P. retroflexa* veelvuldig optraden. Misschien is dit een kwestie van meer of minder obligate autocarpie. Bij de soorten *Salicornia herbacea* en *Suaeda maritima,* waarvan de vormenrijkdom nader werd bestudeerd, vond ik in de polder in het geheel geen vermenging der vormen.

Bij extreme windverspreiders *(Aster Tripolium)* treft men geen aggregaten aan, waarvan voor alle planten het verband met de moederplant was op te sporen. Een inzicht in de constantie der vormen krijgt men hier dus niet. Indien daarbij de soort insecten-kruisbestuiver, zooals *Aster Tripolium* [1]), of wind-kruisbestuiver is en daarbij populaties van groote uitge-

[1]) IJle Astervelden hadden betrekkelijk gering insectenbezoek (diverse vliegen en zweefvliegen), zoodat in de bestuiving moeilijk voldoende voorzien kon worden. Ik vond dan ook veel looze zaden. Hoewel de bloemeninsecten-fauna geen gelijken tred hield met de ontwikkeling der vegetatie, was het insectenbezoek in de dichter begroeide Astervelden, vooral in de nabijheid van het oude land, aanmerkelijk grooter. Tot betrekkelijk ver in de polder trokken deze velden van groote afstand (9 km) honingbijen van omwonende imkers die in het Aster-topjaar 1932 ook een extra oogst hebben gehad.

strektheid vormt, dan krijgt men een heel ander beeld dan het hierboven beschrevene. Hier niet telkens groepen van sterk op elkaar gelijkende planten, (de aggregaten), doch groote populaties, waarin bijna geen plant gelijk is aan een andere. Alleen voor *Senecio vulgaris* geldt dit niet in die mate, waarschijnlijk omdat deze vaak op zelfbevruchting is aangewezen.

De werkwijze bij het bestudeeren der vormen was, om de te onderzoeken soorten zooveel mogelijk, behalve in de polder zelf, ook na te gaan op hare natuurlijke standplaatsen en daarbij zooveel mogelijk oekologisch en socio-floristisch te werk te gaan. Behalve een meer globale behandeling van soorten als b.v. *Aster Tripolium, Suaeda maritima, Spergularia salina,* moest ik mij, wat meer uitgebreide behandeling betreft, beperken tot de meest interessante soort onzer schorren en slikken. Dit is *Salicornia herbacea,* de zeekraal; zij werd gekozen, omdat zij van de pioniers uit de Wieringermeer het sterkst verbreid op de schorren voorkomt, en zich dus het best op de natuurlijke standplaats liet bestudeeren.

Vermeldenswaard is nog, dat het aantal vormen van *Atriplex hastatum* en van *A. littorale* het aantal, in Ascherson en Graebner's synopsis genoemd, verre overschreed.

Salicornia herbacaea L.

De Wieringermeerpopulatie van *Salicornia* werd gedurende vier jaren bestudeerd. Verder is de soort naar voorkomen en gedrag onderzocht op de buitenlanden langs de kust en op achterdijksche terreintjes van Amsterdam tot Den Helder; op het Balgzand, het Amstelmeerstrand, Wieringen, en langs de Noordkust van Friesland en Groningen tot aan de Dollard, terwijl de heer Jan G. Sloff mij levend materiaal stuurde van schor en slik buiten de Hoogewaard-polder in Zeeland. Later werden door mij nog oriënteerende onderzoekingen verricht op Terschelling en Griend.

Zijn de Zeeuwsche slikken en schorren dus slechts weinig vertegenwoordigd, ook in het Noorden van ons land is een gebied niet voldoende nagegaan, namelijk het belangrijk van de kwelders en slikken afwijkende gebied der achterduinsche zandvlakten en de zilte duinpannen van onze eilanden, benevens de overgangen van de eigenlijke kwelders naar dit duingebied, welke een eigen en typisch van de schorren en slikken afwijkende vegetatie dragen, waarin de later te noemen *Salicornia stricta* (groep A I) nagenoeg ontbreekt en *Salicornia ramossissima* (No. 11) de boventoon schijnt te voeren.

Deze mededeeling over *Salicornia*, welke aanvankelijk bedoeld was als bewerking voor Nederland van de Section Annuae (Duval Jouve) van het Subgenus *Eu-Salicornia*, is hierdoor van voorloopige aard. De synonimie is nog niet geheel verzorgd; vergelijking met herbariummateriaal nog weinig verricht.

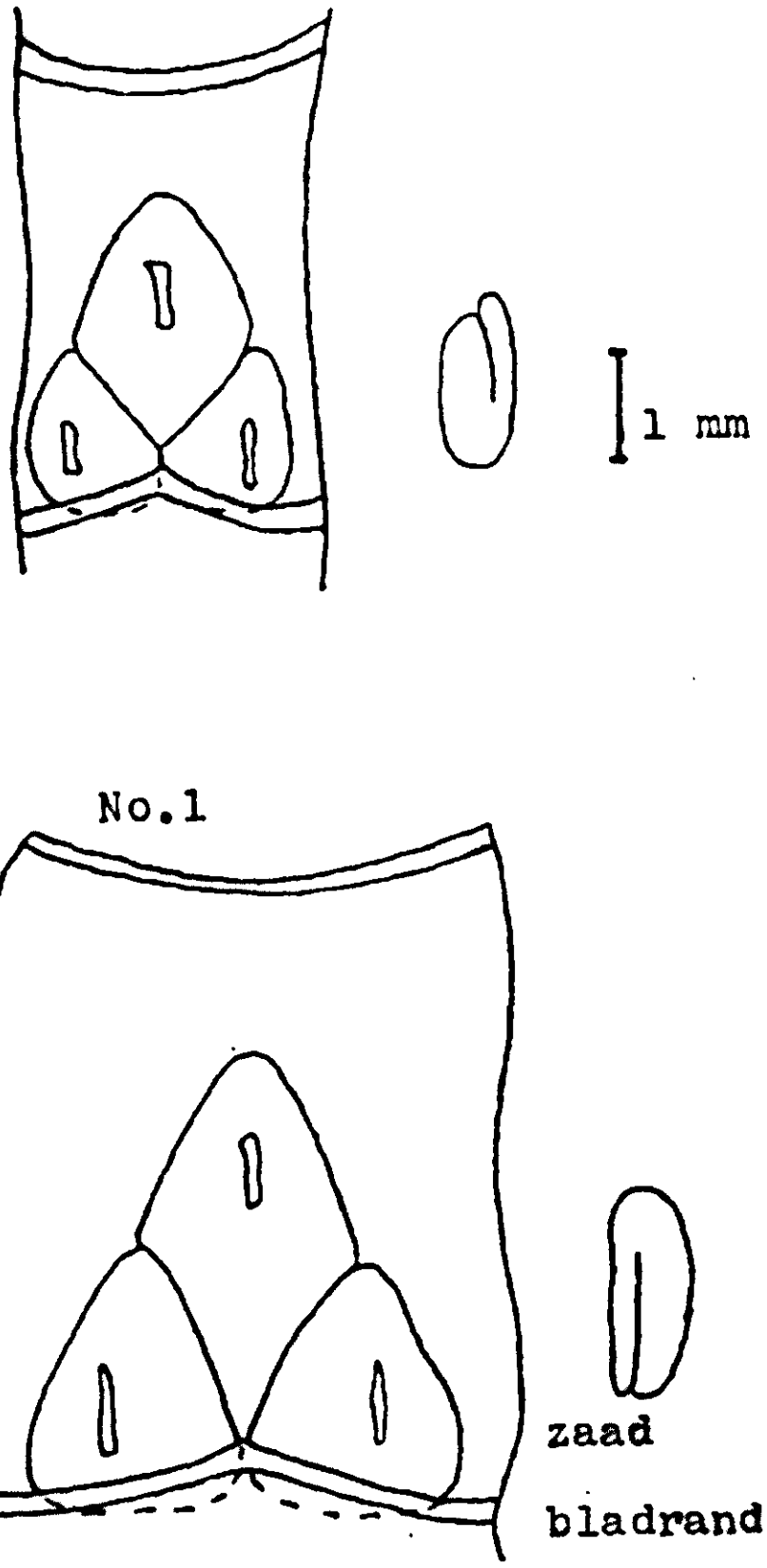
De zeekraal is karakteristiek, maar eenvoudig van bouw, en heeft daarom slechts weinig kenmerken ter onderscheiding, welke bovendien nog gemakkelijk door modificatie kunnen verborgen worden. Van de vele onderzoekers, die zich met *Salicornia* hebben bezig gehouden, is Duval Jouve de eerste geweest, die het geslacht *Salicornia* met „hinreichend sicheren Unterscheidungsmerkmalen" (Buchenau en Focke) heeft onderverdeeld. Aansluitend op Duval Jouve kwamen Buchenau en Focke tot de onderscheiding van een drietal rassen (in het midden gelaten of het beter of practischer zou zijn deze soorten, dan wel ondersoorten of rassen te noemen)voor N. W. Duitschland en de Duitsche eilanden.

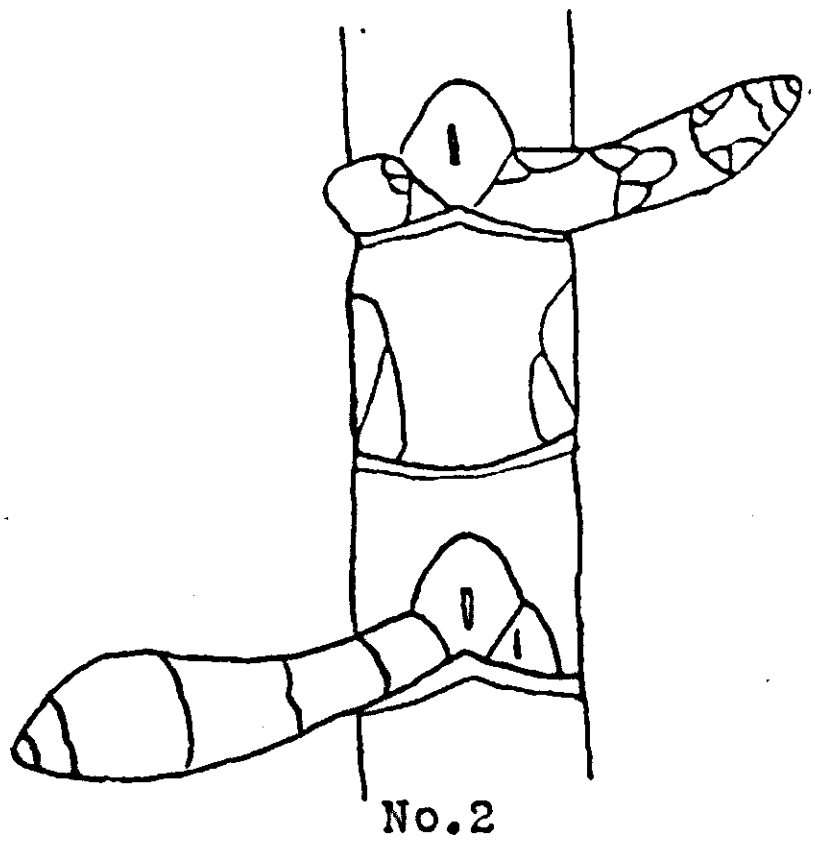
Du Mortier gaf een bewerking van de *Salicornia's* langs de Vlaamsche kust.

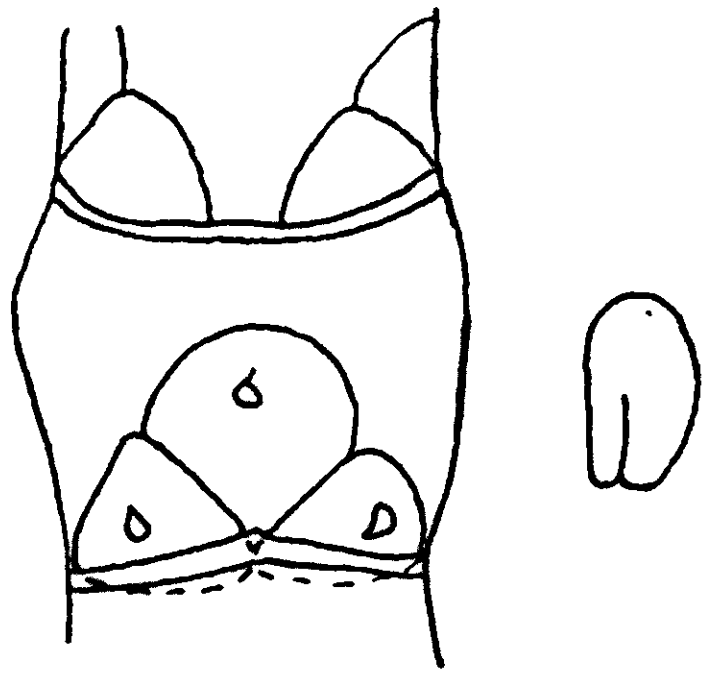
Moss is het meest productief geweest in de onderscheiding der soorten. Hij zegt bij één zijner annuelle soorten *(Salicornia europaea):* „It is in general the „Salicornia herbacea" of botanists, who appear to be content in this genus Salicornia to distinguish subgenera and *not species*". Hij komt voor Engeland tot de onderscheiding van 10 annuelle soorten, waardoor hij bij vergelijking met de herbaria uit andere landen meent, dat Engeland het rijkste ontplooiingsgebied der annuelle Salicorniasoorten zou zijn.

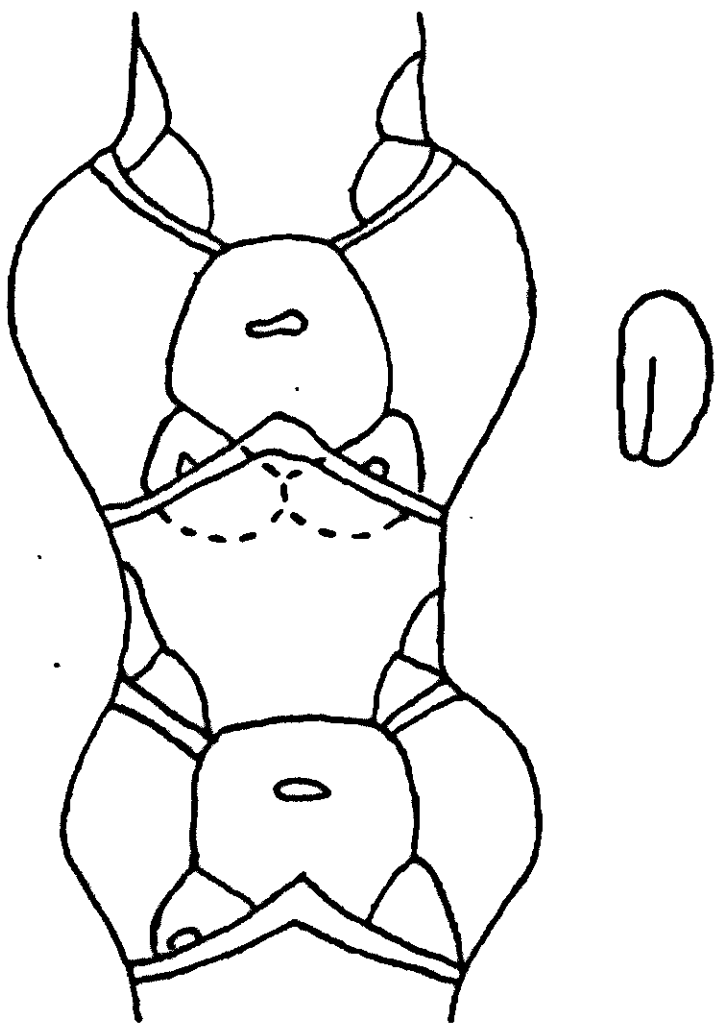
De „verduidelijkte" zeekraalpopulatie in de Wieringermeer leverde ons 16 vormen op, welke aan de goed ontwikkelde individuen gemakkelijk uiteen gehouden konden worden. Al onze verdere tochten buiten de polder brachten geen nieuwe vormen, met uitzondering van één exemplaar van een vorm, overeenkomend met *Salicornia disarticulata Moss*, dat op het Amstelmeerstrand werd gevonden, en dat hier slechts volledigheidshalve wordt genoemd.

Van de 16 groeivormen volgt hieronder een indeeling en beschrijving, waarna de waarde dier vormen wordt bediscussieerd. Daar op de synonimie niet volledig wordt ingegaan, zijn voorloopig ter orientatie de benamingen, gegeven door Buchenau & Focke en Moss aan de het meest met hun beschrijvingen overeenkomende vormen toegekend.









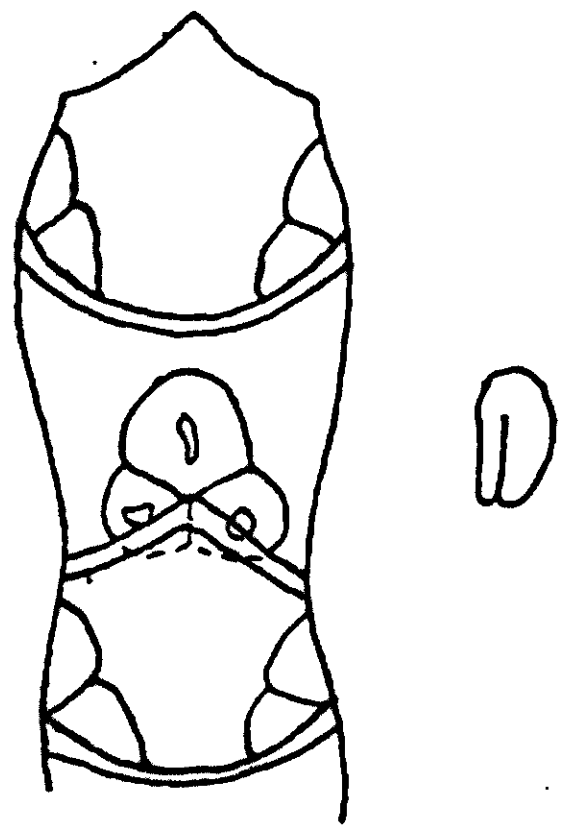


Fig. 1. *Salicornia herbacea* L.
Geschematiseerde teekeningen van de schijnaar-segmenten van de belangrijkste vormen, per bladoksel drie bloemen.

Indeeling[1]).

(Zie Foto XVI A tot D waarop 15 groeivormen zijn afgebeeld, en fig. No. 1.)

A. Bloemen vrij groot, tot 3 mm. doorsnede. Zelden 2e en 3e-graadsvertakkingen, vaak tot 6 schijnaren of takken (2×3) per knoop; de bloemaanleg in de schijnaren, vooral de eindstandige vaak uitgroeiend tot schijnaren; schijnaren in den regel lang, zijdelingsche bloemen ongeveer even groot als de middelste bloem, bloemen slechts weinig bedekt door de bladpunt, hoogstens voor ¼ deel.

B. Bloemen kleiner. Bij goed uitgegroeide planten sterke 2e en 3e-graadsvertakking, slechts twee schijnaren of zijtakken (2 × 1) per knoop; de bloemaanleg in de schijnaren nooit tot schijnaren uitgroeiend; schijnaren kort, zijdelingsche bloemen in den regel kleiner dan de middelste bloem; bloemen voor meer dan een derde deel bedekt door de bladpunt.

A. I. Schijnaren niet knobbelig, cylindrisch, naar de top dunner wordend; bij hooge succulentie treedt wel eens knobbeligheid op, vooral bij ouder worden, doch niet door opzwelling van de bladeren, zooals bij de andere vormengroepen, doch door opzwelling van de bloemen en dientengevolge schijnbare insnoering van het stengellid boven de bloemen; bloemen groot, (1½—3 mm doorsnede); schijnaren helder, licht tot geelgroen; zaden iets afgeplat; donker tot zwart-bruin, duidelijk gegroefd, zwak tot matig behaard.

a. Plant rijk vertakt, stengelvoet vaak knolvormig en sponsachtig, zeer rijk aan schijnaren; schijnaren dun (± 3 mm.); bij rijping en onder ongunstige omstandigheden van de basis der schijnaren af geel, soms iets rood verkleurend; rijping einde September tot in November, vruchten en zaden vallen moeilijk uit, beworteling krachtig.

1. Plant forsch, stengel verticaal, zijtakken en schijnaren parallel met de stengel en compact tezamen omhoog groeiend, vooral eindstandige schijnaren lang, tot ± 13 cm met ± 30 segmenten, andere schijnaren 1—7 cm. No. 1.

2. Als 1, doch minder forsch, schijnaren, vooral de eindstandige, dicht bezet met korte schijnaartjes, op de plaats van de bloemaanleg ontspruitend. No. 2.

3. Plant forsch, stengel verticaal, zijtakken min of meer

---

[1]) Monsters van de hier beschreven vormen zijn zoowel als herbarium, als op liquor aanwezig op het Laboratorium voor Plantensystematiek te Wageningen.

afstaand, eindstandige schijnaren vrij kort, tot 5 cm. lang met ± 12 segmenten, andere schijnaren kort, tot 3 cm., schijnaren reeds vroeg vanaf de top vrij sterk rood verkleurend. No. 3.

4. Plant forsch, stengel en takken liggend of iets opstijgend, verder als 1. No. 4.

b. Plant weinig vertakt, vrij arm aan schijnaren, schijnaren dik, 4—8 mm., vaak zeer succulent, bij rijping vanaf de basis der schijnaren geel verkleurend, toppen der schijnaren zelden roodkleurend; rijping begin September tot einde November, vruchten en zaden vallen gemakkelijk uit, zelfs uit schijnaren, waarvan de bovenste gedeelten nog groen zijn en bloeien.

1. Plant ijl, niet forsch, stengel verticaal, takken wijd afstaand, schijnaren matig lang, tot 5 cm., eindstandige echter tot 13 cm. lang, bij rijping heldergeel verkleurend. No. 5.

2. Stengel verticaal, onvertakt, schijnaren zeer lang, tot 20 cm. met ± 35 segmenten, vaak bochtig. No. 6.

3. Stengel en zijtakken liggend of weinig opstijgend, schijnaren lang, tot 20 cm. met ± 35 segmenten, omhoogbuigend. No. 7.

II. Schijnaren knobbelig, lang, (tot 8 cm., met 25 segmenten) naar de top toe regelmatig in doorsnede afnemend, aan de toppen omhooggebogen, bloemen kleiner, (1½—2 mm.), schijnaren licht tot geelgroen, bij rijping vanaf de basis geel verkleurend. Toppen slechts zelden roodverkleurend, behalve bij No. 9. Vruchten en zaden vallen gemakkelijk uit; zaden niet afgeplat, donker tot zwartbruin, zwak gegroefd, matig behaard.

1. Plant forsch, stengel vertikaal, weinig vertakt, zijtakken wijd afstaand. Rijpend in September en October. No. 8.

2. Als 1, doch plant tenger en klein; toppen der schijnaren reeds vroeg rood verkleurend; rijpend in Juli—Augustus. No. 9.

3. Stengel en zijtakken liggend, vrij sterk vertakt, rijpend in Augustus en September. No. 10.

B. I. Plant forsch, stengel vertikaal, sterk afstaand vertakt, in wijze en mate van vertakking nogal varieerend, (hetgeen geen aanleiding was om vormen af te scheiden), liggende vormen in deze groep niet aangetroffen; schijnaren zeer knobbelig, kort (½—3 cm bij 2—8 segmenten) meest sterk toegespitst; zijdelingsche bloemen half zoo groot als de middelste bloem, voor ½ tot 2/3 bedekt door de bladpunt, middelste bloem vaak hoekig van

vorm en, in tegenstelling met alle andere vormen, meestal tot het volgend segment reikend. Kleur donker- tot blauwgroen, tijdens de rijping verkleuren de leden van stengel en zijtakken tot helder-geel, de toppen der schijnaren en bloemranden tot paarspurper. Onder ongunstige omstandigheden en ook bij rijping laat in het seizoen is de geheele plant paarsrood. Rijping November tot December. Vruchten en zaden vallen moeilijk uit; kleur der zaden zwartbruin, duidelijk gegroefd en matig behaard; de helder-groene, glanzende kiemlobben buigen kort nà het kiemen naar beneden toe om, in tegenstelling met alle andere vormen, bij welke de kiemlobben slechts langzaam uiteenwijken tot horizontaal. No. 11.

II. Schijnaren matig tot sterk knobbelig, kort (½—3 cm bij 2—8 segmenten) en dun, meer of minder spits toeloopend. Zijdelingsche bloemen bijna even groot, of hoogstens ⅓ kleiner dan de middelste bloem, voor de helft bedekt door de bladpunt. Kleur wisselend van helder geelgroen tot donkerder tinten, verkleuringen bij rijpheid vanaf de top der schijnaren beginnend; vruchten en zaden vallen vrij gemakkelijk uit; kleur der zaden lichtgrijs tot lichtbruin, matig tot krachtig behaard met vaak lange haren.

1. Plant forsch, met pyramidale groeivorm, hoofdas vertikaal, onder gunstige omstandigheden sterk vertakt; kleur lichtgroen tot geelgroen, bij rijping vaak de geheele plant over geel, later tot verschillende tinten felrood verkleurend. Rijping eind Augustus tot eind October. No. 12.

2. Plant forsch, hoofdas scheef, sterk, wijd en stug vertakt, onderste zijtakken ongeveer even lang als de hoofdas; kleur donkergroen, de buitenste schijnaren bij rijping tot purperrood verkleurend of direct van groen tot bruin afstervend zonder veel tusschenkleuren, zelden geel; rijping October tot eind November en begin December. No. 13.

3. Plant forsch, ijl vertakt; stengel en onderste zijtakken elegant opstijgend en aan de top ombuigend; kleur donker- tot grauwgroen, bij rijping verkleurend als No. 11, doch minder uitgesproken. Rijping November tot in December No. 14.

4. Plant tenger en klein, weinig vertakt, stengel opstijgend, en soms de onderste takken eveneens; kleur donkergroen, bij rijping tot rood verkleurend of direct tot bruin; rijping begin September tot in October. No. 15.

5. Plant rijk vertakt, stengel en zijtakken liggend, zelden aan

de toppen iets omhooggericht; schijnaren al of niet omhoogwijzend, donkergroen, bij rijping rood of snel bruin verkleurend; rijping begin September—October, omtrekken van de plant vaak een driehoek, doordat de twee onderste zijtakken zeer sterk zijn uitgegroeid naast de liggende hoofdas. No. 16.

De door B u c h e n a u en F o c k e onderscheiden drie rassen zijn naar mijn meening in deze serie vormen als volgt vertegenwoordigd:

S. stricta Du Mortier komt overeen met No. 1.

S. procumbens Sm. (later door Moss tot *S. europaea* gerekend) met onze nummers 5, 6 en 7.

S. patula Duval Jouve kan overeenkomen met No. 11, echter ook met Nos. 12 en 13.

Van de soorten door M o s s benoemd, zijn de volgende weer te vinden: *S. europaea* L. komt overeen met A, I a en b, uitgezonderd de prostratavormen.

S. europaea forma stricta M o s s komt overeen met de Nos. 1, 2 en 3,

S. europaea forma patula M o s s wellicht met No. 5,

S. Dolychostachya M o s s kan overeenkomen met No. 8,

S. ramossissima W o o d s met No. 11,

S. prostrata Pall. met No. 16.

Dit overzicht maakt het m.i. mogelijk zich naar de beschouwingen van andere onderzoekers in dit materiaal te kunnen orienteeren.

Men ziet uit de bovenstaande indeeling en beschrijving, dat deze vormen naar de morfologische kenmerken gegroepeerd kunnen worden, en dat in die groepen steeds zoowel prostrata- als erectavormen voorkomen behalve in B. I.

Alvorens nu, na deze uiteenzetting van de polymorfie onzer *Salicornia's*, over te gaan tot de beantwoording der vraag, of wij hier soorten dan wel ondersoorten kunnen onderscheiden, zal eerst op het gedrag dezer soorten in de polder en op de schorren en slikken worden ingegaan.

De zeekraal, behoorde in de polder niet tot de dominante pioniers, omdat er geen voldoende sterke zaadhaarden in de directe omgeving aanwezig waren. Wèl behoorde ze tot de frequente sociale

soorten en kwam voor op alle grond van klei tot zand. Bovendien kon zij als niet-obligate halophyt zich vestigen op standplaatsen met zoet tot zeer zout bodemvocht. Zij groeide in bijna alle genoemde gevallen uit tot krachtige individuen, mits voldoende ruimte ter ontwikkeling bleef; was dit het geval, dan werden de kenmerken van de plant merkwaardig weinig gemodificeerd, waarbij nog als voorwaarde gold, dat de grond voldoende vochtig moest blijven. Was zulks niet het geval, was de standplaats b.v. droog, dan werden de kenmerken der verschillende groeivormen zoodanig verzwakt, dat de vormen op elkaar gingen gelijken. Alleen groep A I, vooral de nummers 1 en 2, werden zelden op ver ontzilte en ontwaterde gronden aangetroffen. De laagst gemeten concentratie bij behoorlijke groei voor No. 1 was 5 gram NaCl per Liter bodemvocht in de wortelsfeer. Zoodra de grond echter te droog werd en de concurrentie zich liet gelden (vooral op de meer ontzilte gronden en dan bij hoogere bedekkingsgraden van niet-halophyten) ging zij te gronde op enkele slechts weinige cm hooge plantjes na, die nog fertiele zaden bleken te kunnen voortbrengen. Slechts op enkele plaatsen in de polder, wellicht door toevallig aanspoelen van enkele ontwortelde individuen met zaden, kwam het tot vorming van meer uitgestrekte populaties van eenige hectare oppervlak.

Niet alle vormen waren in de polder even frequent. Bovenaan stond No. 12, daarop volgden 1 en 5, welke in vele aggregaten werden aangetroffen. Dan volgde 11, die ook nog zeer frequent was, terwijl de rest der vormen min of meer sporadisch voorkwam. Uit de localisaties der vindplaatsen moet ik besluiten tot verschillende herkomst van het zaad van deze pioniers. De geheele groep A. I. was voornamelijk gelocaliseerd in het N.O. van de polder, de groep B II kwam over de geheele polder voor, maar had haar zwaartepunt in het Z.W. en Z. deel. No. 11, hoewel over de geheele polder voorkomend, was wederom frequenter in het N.O. deel. Men krijgt dus den indruk, dat het zaad van de groep A I en B I van buitenaf om Wieringen door de zee is aangevoerd, of afkomstig is geweest van populaties langs de Zuidkust van het eiland, welke voor zoover mij bekend kort vóór het droogvallen echter niet aanwezig zijn geweest, terwijl het zaad van de groep B II meer van de Zuiderzeekust afkomstig was. Deze indruk werd later door andere feiten bevestigd. De Wieringermeer lag dus voor zeekraal op een gunstig punt — tusschen de brakke en zoute slikken in — om een groote polymorfie te kunnen toonen.

Uit de aggregaties, waarvan sommige over vier generaties (kavels F. 52 en K. 8) konden worden nagegaan (zie foto XIII) gedroegen alle vormen zich oogenschijnlijk als zuivere lijnen. Ze

zijn namelijk in hooge mate constant in hun zaailing-aggregaten, ook daar, waar de vormen zóó dicht bij elkaar voorkwamen, dat kruising zeer wel mogelijk zou zijn geweest. We vonden nergens „bastaarden". Dit geldt natuurlijk in de eerste plaats voor de sterk frequente vormen. Voor de sporadisch voorkomende gelden deze uitspraken niet door het geringe aantal individuen.

Ik ben daarom geneigd *Salicornia* als in hooge mate zelfbestuivend en in geringe mate kruisbestuivend door wind te beschouwen. Kruisbestuiving door den wind is natuurlijk mogelijk, evenals misschien die door het water en die door het wadslakje, dat vaak in groote aantallen op de *Salicornia*-planten wordt aangetroffen.

De bovenbehandelde vormen zijn zeker geen standplaats-variaties. Ik trof ze vaak onder gelijke oekologische omstandigheden en naast elkander aan. Ze behouden hun type op tal van gronden en bij zeer verschillend zoutgehalte, mits, zooals reeds gezegd, de droogtetoestand van den grond niet te ongunstig wordt en de concurrentie niet te groot. Onder zulke ongunstige omstandigheden komen de takken niet tot ontwikkeling; de aarlengte is kleiner; de rijping wordt vaak sterk vervroegd, terwijl intensievere geel- en roodverkleuringen en snellere bruinverkleuringen door afsterven optreden. In het algemeen is de kleur van de zeekraal afhankelijk van het vochtgehalte en de rijkdom van de bodem. In rijke, vochtige gronden worden de planten helderder en donkerder groen; vaak ook blauwer groen; en de geel- en roodkleuringen treden later en in veel zwakkere mate op.

Dat *Salicornia* ook op het slik en vooral op het schor sterk modificeert is reeds door v a n d e r V e l d e vermeld. Op veel natuurlijke groeiplaatsen, vooral op het schor en met uitzondering der vette slikken, is de verminderde vitaliteit van zeekraal regel, in het bijzonder wanneer men deze planten met die uit de polder vergelijkt.

Op het slik vertoonen de planten vaak sterker en afwijkender succulentie dan in de polder. Het spreekt dus vanzelf, dat op het slik, en vooral op het schor, waar het concurrentiefactorencomplex veel scherper werkt, deze modificaties een onderscheiding der vormen zeer bemoeilijken zal, indien men niet van uitzaaiproeven gebruik maakt, zooals de polder er een van nature is.

Op mijn tochten langs de buitenlanden vond ik geen „bastaarden", misschien op één uitzondering na. Dit betrof een plant, die wat vertakking en aarlengte betrof min of meer tusschen de groepen A en B instond, echter verder geheel met B I overeen-

kwam en fertiel was. Ik twijfel er aan hier een bastaard te hebben gevonden. Men moet sceptisch tegenover deze waarnemingen staan. In de eerste plaats, omdat het vinden der bastaarden sterk bemoeilijkt kan worden door de modificaties, waardoor zij verborgen kunnen worden, vooral als de kruisingsproducten sporadisch optreden. Ik vond er slechts een deel der vormen terug, terwijl de ontbrekende door hun aanwezigheid in de polder, hun voorkomen op schor en slik toch zeer waarschijnlijk maken.

Mijn waarnemingen komen echter in zekeren zin overeen met die van Moss, die onder zijn tien in Engeland onderscheiden annuelle soorten slechts één bastaard opgeeft (*S. Europaea* x *S. ramossissima* en omgekeerd) en omtrent zijn toch onderscheiden van soorten zegt:

„S. Europaea is a comprehensive and very variable species; but it must be emphasized that these variations remain perfectly distinct from the other annual species. The latter are not compereable with „species" of Rubus or Hieracium, and are so distinct (although local in their distribution), that to include them within the limits of S. Europaea seems most unreasonable".

Met Buchenau en Focke komen de waarnemingen echter niet overeen. Zij schrijven: „die Pflanze kommt auf den Inseln in zwei ausgezeichneten Rassen vor (S. patula Duval Jouve en S. procumbens Sm.; later werd een derde ras toegevoegd: S. stricta Du Mortier.) zwischen denen auf den Inseln anscheinend gar keine, auf der Festlandküste aber nicht ganz selten Zwischenformen vorkommen." Later zeggen zij echter voorzichtigheidshalve, dat het mogelijk is, dat er sprake kan zijn van meer rassen.

Wat het gedrag der vormen naar hun voorkomen, socio-floristisch en oekologisch op schor en slik betreft, zij het volgende naar voren gebracht. Slechts een deel der vormen was in het waargenomen gebied sociaal of frequent. De vormen 1, 3, 5 en 6 steeds zeer sociaal, 11 hier en daar sociaal en overigens zeer frequent, 12 plaatselijk sociaal en overigens matig frequent, en 16 plaatselijk frequent. Van de rest der vormen werden 8, 13 en 15 slechts een enkele maal aangetroffen. Dit zegt natuurlijk niet, dat de ontbrekende vormen niet aanwezig waren. Zij kunnen door het zeer sporadisch voorkomen wel over het hoofd gezien zijn of verborgen zijn door de modificatie.

Verdeelt men de aangetroffen vormen over haar natuurlijke standplaatsen, dan vindt men:

Zoute en zeer brakke schor en slik.

Zoute en zeer brakke slik.	Alleen de nummers 1, 2, 5 en 6, bij zeer hooge dekkingsgraden komt er een enkel exemplaar 11 tusschen voor.
Open en gemakkelijk voor eb en vloed toegankelijke gaten en hoeken van het schor.	Hier treft men vaak zonaties aan. Het meest naar buiten groeien de nummers van de groep A I, en dan volgt een zône met No. 11.
Afgesloten gaten op het schor en natte, laaggelegen, afgeslagen en door bedekking met vloedmerkmateriaal afgestorven plekken in het grasdek.	Hier overheerscht in den regel No. 11, terwijl daarnaast ook de genoemde vormen van I voorkomen; indien de groeiplaats hoog gelegen is, begint 12 op te treden.
Eindphase van het *Salicornietum* en initiaalphase van het *Glycerietum maritimae.*	Onder de genoemde vormen van A I, van welke mij meestal 5 het meest frequent leek, treedt II op; éénmaal trof ik op dit niveau op het slik ook No. 8.
Tweede phase van het *Glycerietum maritimae.*	Hier verdwijnt de groep A I, en wordt II frequenter; op hoogere plekken komt meerdere malen No. 12 en vooral No. 16 voor; deze laatste echter in den regel op meer open plekken ook op hooger niveau. Ook werd een enkele maal No. 13 gevonden.
Latere phasen van *Glycerietum.*	Hier verdwijnt *Salicornia*, afgezien van No. 16.
Zwak - brakwaterslik van de Zuiderzee (1931, 1932).	De *Salicornia*veldjes bestonden hier voornamelijk uit No. 12, waarnaast ook aangetroffen werden de nummers 1, 2, 5, 11, 13 en 16.
Achterdijksche terreintjes langs de Zuiderzee (1931, 1932) en in Friesland.	Langs de Zuiderzee alleen 12 waargenomen; in Friesland dezelfde vormen als op brakwaterslik langs de Zuiderzee.

Men ziet, dat de extreme factorencomplexen, welke op onze buitenlanden heerschen en hier zonaties in de vegetatie teweegbrengen ook de *Salicornia*-vormen verschillende standplaatsen toemeten. Bedenken wij, dat in de winter de verspreidingseenheden van zeekraal (vruchten, behaarde zaden, groepjes door de haren aaneengeklitte zaden, kiemplanten en ontwortelde planten worden door het water vervoerd) door de stormen in najaar en winter intensief over heel het schor en slik worden verspreid, dan volgt daaruit, dat deze selecties scherp ingrijpen. Enkele vormen der groep A I en de No. 11 houden de zaden sterk vast, waardoor een deel op de plant kiemt en kunnen dus de zaadverspillingen het best trotseeren.

Vermeldenswaard is de volgende oekologische waarneming. Aan het Amstelmeerstrand troffen wij een fraaie zeekraalvegetatie aan vanaf het bijna zoete water tot op zeer zoute en droge hooger gelegen groeiplaatsen (zoute kwel onder de dijk door). De zonatie van de *Salicornia*vormen is hier echter dezelfde als op het zoute slik en schor, van het water tot de hoogste standplaats dus groep A I, No. 11, dan No. 12. Het gedrag van de zeekraal aan het Amstelmeerstrand geeft ons hiermee een kijk op de vocht-eischendheid der diverse vormen. Schakelen wij wegens hun sporadisch optreden de groep A II uit, dan zien wij, dat de drie andere groepen van onderling morfologisch bijeenbehoorende vormen als volgt oekologisch gespecialiseerd zijn:

A I. sterk zoutminnend en het meest vocht-eischend,

B I. wellicht sterker zoutminnend, daar zij op dat deel van het schor groeit, dat de grootste variatie in zoutgehalte en hoogste zoutmaxima toont, doch minder vocht-eischend,

B II. het minst zoutminnend en het minst vochteischend.

Enkele kiemproeven met zeekraal, welke ik verrichtte, wijzen in dezelfde richting (zie Tabel XI). No. 11 kiemde bij de hoogste concentraties beter dan de andere vormen en vertoonde de geringste kiemvertraging door het zout. Hierop volgt No. 1 en dan met weinig verschil de nummers 12, 15 en 16.

In de Wieringermeer was de oekologische specificatie der vormen niet uiteen te houden, zij het dan, dat de sterkere vochteischendheid van de groep A I wel opgevallen is, vooral van de vorm 1, daar ik deze niet op ontzilte of vrijwel ontzilte gronden heb aangetroffen, die tevens droger waren als gevolg van de ontwatering.

De bovenbehandelde oekologische bijzonderheden komen slechts ten deele overeen met hetgeen M o s s omtrent de vindplaatsen van zijn soorten vermeldt en komen niet overeen met hetgeen B u c h e-

n a u en F o c k e schrijven. Zij behoeven echter niet in tegenspraak met elkaar te zijn, daar wij hier met geografisch-oekologische verschillen te maken kunnen hebben.

TABEL XI.

Kiemvermogen in % bij verschillende concentraties kunstmatig zeewater.

NaCl in g per Liter	0	1	2½	5	10	15	25	30	40
vorm 11	96	96	96	96	96	96	96	96	96
„ 11	96	96	96	96	96	96	96	96	44
„ 1	88	88	88	88	88	88	78	46	28
„ 1	100	100	100	100	100	100	100	52	12
„ 12	96	96	96	96	96	96	96	72	12
„ 12	96	96	96	96	96	96	96	72	4
„ 16	98	98	98	98	98	98	98	68	12
„ 15	88	88	88	88	88	88	80	36	4

Zooals boven reeds werd gezegd onderscheidt M o s s tien annuelle *soorten*, van welke diverse met mijn nummers overeenkomst vertoonen. Ik ben daarentegen geneigd aan de hand van het hierboven gegeven materiaal voorloopig alle nummers tezamen als één Linne'sche soort (Commiscuum in den zin van D a n s e r) op te vatten.

De bij soortonderscheiding mogelijke bastaarden vond ik niet, behalve in een enkel twijfelachtig geval, dat goede zaden had gevormd. M o s s geeft slechts één bastaard. Kruisingsproeven zullen moeten bewijzen of bastaardeering al dan niet mogelijk is.

De groepen van nummers, welke als groepen onderling vrij scherp morfologisch gescheiden zijn, beschouw ik, mij baseerend op het verschillende oekologische gedrag der groepen, als ondersoorten (Convivien-D a n s e r). Hun ontstaan denk ik mij dus als een gevolg van de selectie door de extreme factorencomplexen, waarbij de geringe mogelijkheid van kruisbestuiving (o.a. ook als gevolg van niet gelijktijdige bloei der vormen) het ontstaan en de handhaving dezer ondersoorten in zonaties op korte afstand van elkaar mogelijk maakten.

De variatie binnen de ondersoorten is verstard in een aantal vormen, welke elk, als gevolg van de sterke neiging tot zelfbestuiving, zeer constant zijn.

Ik kom zoo — de groep A II wegens te gering voorkomen op schor en slik uitschakelend — tot een drietal ondersoorten voor ons gebied:

1. ssp. *stricta* (D u M o r t i e r) — associatievormer van het *Salicornietum* van het zoute en sterk brakke slik-zand, zoowel als kleislijping eind September tot begin November. Groep A I.

2. ssp. *ramossissima* (W o o d s) — associatievormer van het zoute, laaggelegen *Glycerietum maritimae* en van het *Salicornietum* van fijnzandige achterduin-wad stranden. Rijping November tot half December. Groep B I.

3. ssp. *arborea* (m i h i) — voornamelijk voorkomend op het hoogergelegen *Glycerietum*, op achterdijksche zilte terreintjes en op de brakke Zuiderzeeslikken sociaal. Rijping Augustus tot October. Groep B II.

Ik veronderstel dus, dat de op korte afstand duidelijk verschillende oekologische factorencomplexen, welke ook de vegetatie-zoneeringen op schor en slik tevoorschijn roepen, waarschijnlijk tezamen met de geografische verspreiding (ssp. *arborea)* en het verschil in tijdstip van bloei, het vormen van de ondersoorten (convivium) bevorderen en deze instandhouden, terwijl het bastardeeren der op korte afstand van elkaar groeiende ondersoorten bemoeilijkt wordt door de groote neiging tot zelfbestuiving.

Mijn indeeling berust in de eerst plaats op morphologische kenmerken en de verkregen groepeering wordt waarschijnlijk gemaakt door het oecologisch gedrag op de diverse stations. Kruisingsproeven zouden hier meer klaarheid kunnen brengen. Het is nog even goed mogelijk, dat wij hier met diverse Linne'sche soorten te doen hebben, hoe goed ook de convivium-vormende omstandigheden bij dit voorbeeld te pas gebracht kunnen worden.

Ik hoop, dat dit onderzoek een steentje kan bijdragen tot de ongetwijfeld interessante geografische studie van het geslacht *Salicornia*, in het bijzonder van de cosmopolitische soort *Salicornia herbacea* L., welke in Indië, Azië, Centraal Africa, Europa en Amerika zou voorkomen. Om het onderzoek voor Nederland volledig te maken, behoeven de Zeeuwsche schorren en slikken, doch vooral de waddeneilanden, waar de *Salicornia* zich anders gedraagt dan in het kweldergebied, nog verdere bestudeering. Uit geografisch oogpunt is nog vermeldenswaard een aanhaling van M o s s: „Generally one's beliefs are confirmed that the perennial forms of the genus are the most Southern, that the prostrate herbaceus forms are more southern than the erect ones; and the erect herbaceous forms are more abundantly represented in Southern England than elsewehre". Verder meent M o s s, dat van de twee vormen van zijn soort *Sal. europea* L. de forma *stricta* de meer Zuid-Europeesche, de forma *patula* de Noord-Europeesche zou zijn.

De studie der diverse vormenontplooiingen in de Wieringermeer — het voorbeeld *Salicornia*, verder *Spergularia salina* en *Aster Tripolium*, welke beide laatste soorten hieronder nog globaal behandeld worden — drong mij er als het ware toe de ontwikkeling van het soortsbegrip volgens Danser te aanvaarden. Dit is wel een der meest biologische en praktische, hoewel zijn terrein beperkt is tot levende wezens, welke zich geslachtelijk kunnen voortplanten. Verwant aan of ontwikkeld uit de theorieën van Lotsy en Hagedoorn, komt Danser's opvatting overeen met die van Kleinschmidt en Turresson (oekotype), en neemt dus stelling tegen het geografische soortsbegrip van Wettstein, doch vooral tegen de verwarring, welke door willekeurige onderscheidingen van vormen, ondersoorten en soorten is ontstaan.

Om alle begripsverwarring te voorkomen geeft Danser drie nieuwe begrippen:

Comparium = Bastaardeeringsgemeenschap,

Commiscuum = Vermengingsgemeenschap, meestal overeenkomend met de Linne'sche soort,

Convivium = in het algemeen de ondersoort.

Het heeft alleen zin convivia af te scheiden binnen — wat betreft de polymorfie — beter bekende soorten.

De definitie van convivium luidt: „Unter Konvivium verstehe ich mehr oder weniger scharf unterscheidbare, durch gröszere Ähnlichkeit zusammengehörige und durch irgend einen Umstand zusammengehaltene Individuengruppen innerhalb eines Kommiskuums".

Het convivium is dus een resultaat van:

a. de eigenschappen van het commiscuum (o.a. vooral wat betreft de specialisatie der geslachtelijke voortplanting, verspreidingseenheid, modificeerbaarheid, oekologische amplitude enz.),

b. de wijze waarop de polymorf uitgeruste vormen verdeeld zijn over het verspreidingsareaal van het commiscuum,

c. de mate en de localisatie van de verrijkingen der polymorfie (door kruising en mutatie),

d. de werkzaamheid der uitwendige factoren, waarbij deze selecteerend werken, doch daarnaast de neiging hebben de verdeelde polymorfie samen te brengen. Men kan hun werkzaamheid splitsen in die tijdens het migratieproces, en die op de standplaats,

e. de tijd.

Het begrip oekotype van Turresson komt dus sterk overeen met het begrip convivium; is echter minder ruim gevat.

„Oekotypen sind Convivien, welche oekologischen Ursachen ihre Entstehung verdanken" (D a n s e r),

D a n s e r geeft de groote waarde van zijn opvatting aan voor de Systematiek, de Phylogenie en de Plantengeografie. Hij schrijft echter niet over de beteekenis voor de Sociologie en omgekeerd, en juist hier meen ik dat zij het best haar toepassing vindt. De basis voor de Sociologie zal moeten zijn de goede Linne'sche soort [1]), het commiscuum. Doch het convivium zal in zeer veel gevallen een hoogere sociologische waarde hebben.

De gedachte, dat de ontwikkeling der ondersoorten een samenhang vertoont met die der plantengezelschappen, heeft reeds aanhangers gevonden onder de sociologen. B r a u n brengt dit naar voren op blz. 57 van zijn Pflanzensoziologie en haalt daarbij K o s z l o w s k a aan, die een dergelijk onderzoek deed met *Festuca ovina.*

Een gebruik van Dansers theorie zal bij een dergelijke studie vruchtbaar zijn, in het bijzonder indien de climax-complextheorie van B r a u n - T ü x e n geheel juist zal blijken. Thans is zij evenwel nog niet algemeen aanvaard, ondanks haar suggestieve projecten.

In het geval het successiegebeuren inderdaad als een groot wetmatig verloopend verschijnsel de climax-complex theorie vertegenwoordigt, dan zou men de „dynamiek" van de soort uit de diverse successie-stadia van de series, waarin de soort voorkomt, in herhaalde regelmaat kunnen aflezen. Indien men daarbij de convivium-vormende factoren, welke buiten het gezelschapsstandplaatsfactorencomplex werkzaam zijn (historische, verspreidingsbiologische, e.d.) in rekening kan brengen, zal men in het gunstigste geval diverse convivien kunnen afscheiden, die

---

[1]) Niet bij alle sociologen is dit het geval, doch sociologen lijden even goed als floristen aan begripsverwarringen. Vergelijkt men b.v. Du Rietz en Braun, en meer voorbeelden zijn gemakkelijk aan te halen. Braun schrijft: „Die feinsten Zeiger sind oft freilich nicht die „guten" Linnéschen Arten, sondern die Kleinarten oder Rassen, und die Oekotypen im Sinne Turressons, wegen ihres enger Umschriebenen Lebensbereiches und der deshalb auch soziologisch meist schärferen Spezialisierung."

Du Rietz (1932) denkt zich de soort ongeveer als Wettstein. Hij schrijft dan ook omtrent de ökotypen van Turresson: „Als Oekotypen hat neuerdings Turresson teils Arten, teils Varietäten, und Formen beschrieben, bei dem er eine besonders ausgeprägte selektive Korrelation mit der Umgebung zu finden meint. Die Brauchbarkeit dieses neuen Begriffes in der practischen Systematik ist bis jetzt nicht erwiesen."

Ook Dansers convivium, veel overeenkomend met de oekotypen van Turresson, zullen nu eens samenvallen met ondersoorten, dan weer met rassen of variëteiten, en dan weer met soorten.

de plaats der soort in de gezelschapssuccessie kenmerken.

Een moeilijkheid is, een soort in Nederland te noemen, die zóó sterk verspreid is over diverse gezelschappen, dat zij zich tot een dergelijk onderzoek leent.

In het bijzonder schijnt mij deze werkwijze van belang in gebieden, waar men niet met trouwe soorten kan werken, omdat zij niet voorhanden zijn (Nordhagen 1927) of waar het werken met trouwe soorten tot een te globale behandeling moet leiden en in zich onder min of meer extreme omstandigheden ontwikkelende soortenarme vegetaties, zooals de schorren en slikken.

Hocquette voert bij zijn schorrenstudies reeds vele varieteiten in.

Het bovenbehandelde voorbeeld van *Salicornia* toont ons aan, dat wij bij gebruik van de ondersoorten de oekologie van het schor uit de vegetatie beter kunnen aflezen dan aan de hand van de groote soort als zoodanig.

Het schor levert meer van deze vormen-complexen op: bijvoorbeeld bij *Spergularia salina* en *Aster Tripolium.* Beiden zijn op het schor door minstens twee convivia vertegenwoordigd, en deze zijn associatievormend op oekologisch en geografisch verschillende standplaatsen.

De ondersoorten dezer beide soorten hebben elkander in de polder echter ontmoet, en van beide soorten vond bastaardeering der ondersoorten plaats, in tegenstelling met de zeekraal. Vooral bij *Aster Tripolium* met zijn snelle verspreiding resulteerde dit in een schier eindelooze polymorfie.

De studie naar oekologisch begrensde ondersoorten van de grassen op het schor zal direct veel moeilijker zijn en tot een veel onvolledíger resultaat voeren door het veelvuldig voortplanten met vegetatieve verspreidings-eenheden *(Puccinellia maritima, Agrostis stolonifera, Alopecuris bulbosis, Phragmites)* en het geweldig vermogen tot kloon-vorming van enkele, zooals *Phragmites, Scirpus maritimus* en *Schoenoplectus Tabernaemontani.*

Spergularia salina Prsl.

De variabiliteit van deze soort was evenals bij *Salicornia* zeer groot. De variatie liep over de kenmerken: habitus; aantal, lengte, stand, kleur en bekliering der bladeren; kleur, grootte en bekliering der bloemen en vruchten; het al of niet aanwezig zijn van een vliezig randje en van kleine stekeltjes op de zaden, enz. Op deze vormenrijkdom ben ik verder niet ingegaan.

Er lieten zich aan de hand dezer eigenschappen in het alge-

meen duidelijk *twee groepen* onderscheiden, welke door overgangsvormen verbonden waren:

a. Planten geelgroen, stengels in den regel omhooggekromd; stengels, bladranden, bloemstelen en kelkbaden meer of minder sterk met duidelijke klierharen bezet; kleinere tot grootere, witte tot paarse bloemen. ssp. No. 1 [1])

b. Planten in den regel donkergroen, stengels liggend tot omhooggekromd; vooral aan de basis vaak sterk paarsrood aangeloopen. Plant zonder klierharen. Bloem in den regel donkerpaars. ssp. No. 2 [1])

Deze onderscheiding is mede gebaseerd op mijn waarnemingen op de schor. Ik meen, dat *Spergularia salina* hier in twee convivia voorkomt. Op de schor komen namelijk de beklierde vormen in het *Glycerietum*, de gladde daarentegen op hooger niveau voor en vaak op open plekken van het grasbestand en langs paden op de schor; dus op zwak zoute, drogere grond. Deze waarnemingen zijn echter nog gering in aantal, terwijl men er tevens rekening mee moet houden, dat, hoewel de onderscheiding volgens „beklíering" in de polder zéker juist is, en geen kwestie van modificatie is, de vormen op het schor nog wel modificaties kunnen zijn, hetgeen nader door uitzaai zou moeten worden nagegaan. Ook gelden deze waarnemingen alleen voor de uitgesterkte, zoute schorren; langs de Zuiderzeekust en op brak-zandige slikstrandjes vond ik beide vormen als pioniers naast elkaar optreden.

Op het levende materiaal, dat ik gezien heb, ben ik niet geneigd twee soorten: *Spergularia salina* Prsl. en *S. media* Fr. te onderscheiden op het kenmerk „bladen aan weerszijden gewelfd" of „bladen van boven vlak". In elk geval gaan deze kenmerken in elkaar over. Naar mijn meening bestaat de *S. media* niet.

Aster Tripolium. L.

Ook bij deze soort ben ik niet nader ingegaan op de polymorfie, en wel omdat de variatie schier oneindig en zonder regel was. Ze liep over de volgende kenmerken:

Een-, twee- of meerjarigheid, habitus, liggende of elegant opstijgende stengels en takken, rechtopstaande stengels met rechte, ijle en wijde vertakking, met zeer zwakke tot zeer sterke vertakking, enkele tot vele, rechtopstaande, weinig vertakte stengels compact bijeen, enz.; zeer kleine dwerg- tot reuzenvormen (tot

---

[1]) Wegens onvoldoende bewerking op de natuurlijke standplaatsen niet benoemd en hier slechts als voorbeeld gegeven.

2½ m hoogte). Bij meerjarigheid sterke tot bijna geen uitstoeling; verschillende vorm der bladeren; kleurvariatie van stengels en bladeren van bleek geelgroen tot blauwgroen en purperrood. Planten zonder bloemen, met monstrueus groote bloemhoofdjes, met zeer geringe en dan vaak steriele, tot zeer sterke bloembezetting, die zeer verschillend gelocaliseerd kan zijn aan de plant. Verschillende tijdstippen van bloei. Kleur der lintbloemen van zuiver wit tot bijna rood, paars en blauw. Grootte der bloemhoofdjes zeer varieerend (½ tot 5 cm doorsnede). Grootte, vorm en kleur van het omwindsel verieerend. Grootte, aantal, aantal kransen, vorm, lengte, breedte en stand der lintbloemen zéér verschillend; kleur, vorm en verkleuring der buisbloemen varierend; grootte, kleur, teekening en aantal zaden per hoofdje; kleur, (wit, geel, glanzend tot dof) lengte en dichtheid der haarkroon en vertakking der haren varieerend. Daarbij komen enkele monstruositeiten, bijvoorbeeld de vaak optredende, zeer sterke fasciaties van den stengel tot in de bloeiwijze.

Aster is bovendien een uiterst plooibare soort, hoewel ook vele der bovengenoemde kenmerken slechts weinig aan modificatie onderhevig zijn. Zoo kan *Aster* onder gunstige omstandigheden een éénjarige levenscyclus hebben. Er bestaan echter ook obligaat twee- en meerjarige vormen. Worden de omstandigheden ongunstig, dan gaat de plant perenneeren, en kan, zonder dat ze tot fructificatie overgaat, of slechts in zeer geringe mate fructificeerend, haar leven over vele jaren rekken, waarbij ze vaak uitstoelt, daarentegen ook wel één enkele gedrongen en sterk verdikte stengel vormt, die over haar basale deel „steltwortels" dragen kan.

Binnen deze eindelooze polymorfie heb ik geen regels in de combinaties der kenmerken kunnen nagaan. De geheele populatie maakt den indruk van een zeer ingewikkeld samengaan van al deze kenmerken. Wel bestond het meerendeel der individuen uit de vorm met rechtopstaande stengel, rechte, tamelijk ijle en wijde vertakking, rijke, ijle bloeiwijzen met groote bloemhoofdjes met 1-1½ cm lange, licht tot donkerder paarse lintbloemen, die in een enkele volle krans stonden.

Deze vorm is de voornaamste vorm van het brakwater-convivium van *Aster Tripolium*, zooals deze bijvoorbeeld voorkwam in de *Aster*-haard, het achterdijksche terrein bij Kolhorn, in de hoek van Aartswoud en tusschen de *Phragmites* en *Scirpus maritimus*-gezelschappen op de open, slikkige gronden bij Monnikendam. Op het zoute schor, in het *Astereto-Glycerietum*, b.v. op de uiterste Noordpunt van 't Balgzandschor, komt *Aster Tripo-*

lium tot de vorming van een ander convivium, dat voornamelijk bestaat uit discoidea-vormen, en uit een vorm met een dik, roodpaars aangeloopen buikig omwindsel, een volle krans omhooggekromde paarsroode breede, ± 1 cm lange lintbloemen, terwijl tusschenvormen van deze beide eveneens optreden.

De *Aster* populatie in de Wieringermeer is waarschijnlijk een prachtig voorbeeld van de vermenging van deze beide convivia, waarbij het zaad van het zoute-schor-convivium, dat door het water en door de wind meer van verre moest worden aangevoerd, ver in de minderheid is geweest, vandaar dat het grootste deel der *Aster*-planten in de polder overeenkwam met het frequente type van het brakwater-convivium. Wij zien daarbij een menigte nieuwe combinaties optreden.

Ik hoop dat het voorgaande van voldoende beteekenis zal geacht worden, om ook in de komende N.O.-polder en de andere polders aan dergelijk onderzoek aandacht te schenken. In de Wieringermeer oefende het aanvankelijk hooge zoutgehalte der gronden een scherpe selectie uit op het aantal der dominante pioniers. In de andere polders zal de bodem aanmerkelijk zoeter zijn. Daar zal dus het aantal sterk frequente en dominante pioniers veel grooter zijn, zoodat hiermede een rijk arbeidsveld geopend wordt voor de florist en de socioflorist.

§ 7. *Sociologie.*

De plantensoorten in de Wieringermeerpolder werden reeds eerder volgens haar sociale gedrag ingedeeld. Hiermede werd dus eenigszins op het onderwerp van deze paragraaf vooruitgeloopen.

Het karakteristieke van deze nieuwlandvegetatie was het aanvankelijk domineeren van een gering aantal soorten over groote oppervlakten. Met het voortschrijden der ontzilting werd weliswaar de vegetatie per oppervlakte-eenheid soortenrijker en groeide na één of meer generaties uit tot een samenstel van zaailingaggregaten van verscheidene soorten, doch ook hier was dominantie een op de voorgrond tredend verschijnsel. Na eenige jaren leidde het complexer worden van de vegetatie tot een stilstand, zelfs achteruitgang en stelde zich wederom een overheersching van minder soorten in, bij achteruitgang van soortental, sociabiliteit en vitaliteit der begeleidende sooren per oppervlakte-eenheid. De gronden waren inmiddels diep geaëreerd en onzilt. Dit laatste stadium kon slechts op enkele plaatsen in 1934 en 1935 worden vastgesteld, daar toen reeds een groot gedeelte van de polder in cultuur was gebracht, doch het is mijn vaste overtuiging, dat bij ongestoorde ontwikkeling der vegetatie de natuurlijke weide in de geheele

Wieringermeer in 1935 reeds een vrij groote uitbreiding zou hebben verkregen.

Het verschijnsel van massaal optreden van weinig soorten is in het algemeen kenmerkend voor de eerste vegetatiestadia, welke volgen op sterke verstoringen van evenwichten, die in de vegetatie optreden; b.v. alle inpolderingen [1]) en verder ook de vegetaties van extreme standplaatsen, waar het leven in den regel slechts in weinig vormen is vertegenwoordigd, b.v. de schorren en jonge duinen.

Het vaststellen van associaties [2]) bleek in de eerste jaren der Wieringermeervegetatie onmogelijk. In stede daarvan werden de plantengezelschappen geklassificeerd volgens Nederlandsch-Noordsche methode (De Vries, Scheygrond 1931, 1932). Hierbij laat men zich bij het onderscheiden der vegetatie eenheden (van de kleinste orde) in de eerste plaats leiden door de domineerende en in de tweede plaats door de constante (hoogfrequente) soorten. Deze methode komt in wezen het meest overeen met de ideeën van Regel (1923) en Gams (1918, '34). Na overleg met De Vries werd voor het door hem gebruikte „verband" door mij „enkelvoudig gezelschap" gebruikt.

Het volgen der Nederlandsch-Noordsch methode dient niet te worden opgevat als een positief standpunt bepalen mijnerzijds temidden van de vele verschillende opvattingen van sociologen en hun scholen, welke tot het Zesde Internationaal Botanisch Congres (1935) het scherpst tot uitdrukking kwam tusschen de zoogenaamde Noordsche en Montpelliersche school.

De primitieve, ephemere pioniergezelschappen in de Wieringermeer, rijk aan toevallige vestiging, zijn geen objecten, welke aanknoopingspunten bieden voor theoretisch-sociologische beschouwingen. Buiten de Wieringermeer heb ik gewerkt in gezelschappen van eenvoudige structuur op de schorren; voorts in enkele ephemere gezelschappen bijna zonder structuur: onkruid-, éénjarige rivieroever-gezelschappen, en dergelijke meer, terwijl mijn ervaring zich verder uitstrekt tot verscheidene andere gebieden in Nederland,

---

[1]) In de Anna Paulowna polder overheerschten aanvankelijk *Salicornia herbacea* en *Aster Tripolium;* na de latere doorbraak *Atriplex spec. div.;* in de Groetpolder en IJ-polders veel *Senecio vulgaris;* in de Haarlemmermeerpolder kwam dominantie van *Aster Tripolium* en *Senecio paluster* voor; in enkele kleine Zuid-Hollandsche droogmakerijen van *Salix spec.* div.; in Dollardpolders dominantie van *Stellaria media;* in een Zweedsche droogmakerij overheersching van *Tussilago Farfara,* enz.

[2]) In den zin van de door Braun Blanquet, Du Rietz en Nordhagen op het zesde Internationaal Botanisch Congres te Amsterdam, 1935, ingediende resolutie; hier dus de Zwitsersch-Fransche associatie.

die op sociologische excursies bezocht werden. Op grond van deze ervaringen kon door mij, ook na uitgebreide literatuurstudie, slechts een betrekkelijk standpunt in de veelzijdige problemen der sociologie ingenomen worden, daar uitgebreide practische, regionale vegetatiestudie, vooral met het oog op successievraagstukken, mij hiertoe een eerste vereischte lijkt te zijn.

Een voordeel van de door mij gevolgde werkwijze was, dat de gezelschappen gemakkelijk gedetailleerd in kaart konden worden gebracht. De statistische wijze van opnemen, welke inhaerent is aan de gevolgde methode, voorts ook de karteering en wijze van inventariseeren der terreinen van verschillende oekologische gesteldheid, lieten echter toe de vegetatie ook vanuit het standpunt der Zwitsersch-Fransche methode te bezien. Daardoor kon vastgesteld worden, welke associaties in de begroeiing van de Wieringermeerpolder een rol hebben gespeeld. In het bijzonder werd het progressief optreden der soorten, de verandering in soortencombinatie, nagegaan, waarbij zoo goed mogelijk het gedrag der soorten ten opzichte van het zoutgehalte van de bodem werd bepaald.

De Nederlandsch-Noordsche methode is, omdat zij de nadruk legt op dominante soorten, voor de sociografie der schorren eveneens zeer bruikbaar. Zij is in het algemeen consequent en eenvoudig van toepassing in elk soort van vegetatie, ook in niet natuurlijke en leidt in elk object tot een gemakkelijk voorstelbare analyse.

Hoewel de gevolgde methode mij als methode alleszins bruikbaar bleek te zijn, gevoel ik toch de behoefte mij, wat de systematiek en syngenetiek der gezelschappen, vooral die van hoogere orde dan het enkelvoudig gezelschap, betreft, aan te sluiten bij de Zwitsersch-Fransche opvattingen. Volgens Lüdi (1928) staat of valt deze school niet met het begrip der *trouw*, dat in de Nederlandsch-Noordsche methode nog weinig gewaardeerd wordt, doch in elk geval een groote oekologische beteekenis heeft met betrekking op vegetatie-eenheden van grootere orde.

De Noordsche methode werkt van onderaf, legt het plantendek uiteen in enkelvoudige, homogene gezelschappen, de *vegetatie-eenheden van kleinste orde*, de Noordsche associatie of sociatie, waarbij De Vries en Scheygrond in overeenstemming met Gams en Regel consequent de lagen van een vegetatiecomplex nog apart behandelen, daarbij enkelvoudige gezelschapstypen, (Sociotypen, Gams) onderscheidend. Groote nadruk wordt hier gelegd op een naar massa wetmatige structuur van het plantendek (Van Dieren 1933).

Een moeilijkheid bij de Nederlandsch-Noordsche methode is, dat men bij een analyse vaak tot een zeer groot aantal gezelschappen

geraakt, waarvan vele in elk opzicht onbelangrijk geacht kunnen worden. Consequent moeten namelijk enkelvoudige gezelschappen van zeer kleine uitgestrektheid (b.v. één zaailing-aggregaat in de Wieringermeer), waar slechts één soort overheerscht gelijkwaardig benoemd worden als „uitgerijpte", soortenrijke enkelvoudige gezelschappen met vele constanten. In principe wordt bij de toepassing dezer methode het plantendek door middel van objectief quantitatief onderzoek ontleed. In de praktijk komt het vaak neer op het ontleden naar dominantie alleen, vooral bij beperkte tijd en wordt het ontleden van het plantendek naar de constante soorten (homogeniteit in floristische samenstelling) nog niet bereikt, daar dit veel moeilijker is.

De homogene eenheden, 't zij op het oog onderscheiden of later door exacte analyse bevestigd, zijn reëele eenheden; zij worden samengevat tot grootere eenheden, complexen van hoogere systematische en biologische orde.

Over het vaststellen van complexen schrijft Van Dieren (1933): „wanneer het gebied grondig is onderzocht, eenige oekologische hoofdlijnen duidelijk zijn geworden en de plaats van elk homogeen verband t.o.v. de andere lagen van het plantendek en in de successiereeks bekend is, gaat de onderzoeker er toe over de kleinste eenheden te koppelen tot grootere".

Scheygrond (1932) gaf een bruikbare methode tot het statistisch vaststellen der *koppeling* van de enkelvoudige gezelschappen van een complex, ten einde deze exact aan te duiden en te begrenzen en de biologische samenhang der enkelvoudige gezelschappen naar voren te brengen. Toch rijst de vraag of men, behalve door deze betrekkelijk omslachtige methode,het complex nog door andere kenmerken, b.v. floristische, eenvoudiger en doelmatiger kan bepalen. Vóór de structuuranalyse heeft men namelijk het complex vaak reeds intuitief onderscheiden en begrensd. Verder dient men in het oog te houden, dat men door statistische methoden en kunstgrepen eventueel tot een te kunstmatig resultaat kan geraken.

Het is belangrijk, vooral bij regionaal getint sociologisch onderzoek, vóór het eigenlijke structuuronderzoek de onderlinge plaats der complexen en hun oekologische en genetische samenhang zoo goed mogelijk te kunnen uitstippelen. Voor Midden-, West- en Zuid-Europa biedt de Zwitsersch-Fransche ervaring hier steeds aanknoopingspunten.

De Zwitsersch-Fransche school hecht bij de onderscheiding van haar associaties veel minder waarde aan de massa en massaverhoudingen (structuur) der soorten; onderschat deze misschien; doch ontleedt het plantendek principieel naar soortencombinaties met

kenmerkende soorten en kenmerkende soortengroep. Ze stelt het homogeniteitsprobleem dus op een andere basis dan de Noordsche school. Haar associaties zijn niet de in rangorde kleinste sociologische eenheden, doch worden wel beschouwd als de fundamenteele sociologische eenheden. De Fransch-Zwitsersche school gaat vergelijkend-ontledend te werk. Zij gaat eerst tot quantitatief structuuronderzoek over op reeds door vooronderzoek onderscheiden typische terreinen; afgezien van het successieonderzoek, waar het quantitatieve onderzoek steeds geboden is.

Van Dieren (1933) veronderstelde een zekere „Gleichschaltung" der beide zich in ons land manifesteerende scholen en wel zou het Noordsche hoofdassociatiecomplex vaak samen vallen met de Zwitsersch-Fransche associatie; een gedachte, die men ook bij diverse andere onderzoekers min of meer gevarieerd ontmoet (Scharfetter, Vierhapper, Lüdi, e.a.). Niet productief acht ik de conclusie van Van Dieren, dat de richtingen, èlk met een andere doelstelling, haar eigen gang kunnen gaan, zij het dan, dat daarbij de Zuidelijke richting het Noordsche materiaal systematisch zou kunnen verwerken (indien zulks al mogelijk ware), doch het omgekeerde, namelijk „toepassing van Zuidelijke begripsvorming op Noordsche eenheden voorhands nog niet mogelijk" achtte, omdat „de begrippen, associaties, facies, fragmenten daartoe niet voldoende zijn en teveel een waardeering in zich sluiten". Mijns inziens ware het beter de „Gleichschaltung" als werkhypothese te aanvaarden en de consequenties hiervan nader te onderzoeken. Het is voorts niet juist, dat de doelstellingen van de beide scholen principieel verschillen (Zie hiertoe de inleiding van Pflanzensoziologie van Braun—Blanquet, 1928).

Bij het onderscheiden der hoofdassociatiecomplexen lijkt het mij noodig veel aandacht te schenken aan het milieu. Voor zoover de factoren daarvan zich niet laten aflezen uit een kenschetsende soortengroep of uit de vegetatiestructuur, kunnen deze mijns inziens door directe metingen aangegeven worden. Hierdoor volg ik de mede door Lüdi aanvaarde definitie der associatie van Wangerin. (Lüdi 1932).

Zonder een werkhypothese zal de tegenstelling, die moeilijk een stimulans kan worden geacht voor de ontplooiing der sociologie, moeten blijven bestaan. De door Braun—Blanquet, Du Rietz en Nordhagen ingediende resolutie, welke door de Geobotanische Sectie van het Zesde Internationaal Botanisch Congres is aanvaard, en welke aan deze associatie en sociatie een bepaalde inhoud geeft, overbrugt de tegenstelling geenszins.

Deze tegenstelling werd wel te scherp gesteld. Zoo zijn zuivere

sociologie en sociofloristiek (De Vries) slechts gradueel verschillende begrippen, aan een minder belangrijke definitie-kwestie ten grondslag liggend. Een tegenstelling als deze kan in de hand gewerkt worden door het karakter der vegetatie, door de landbouwkundige (weiden-De Vries, Regel) of boschbouwkundige toepassingen en vooral door het karakter en temperament van de leidende onderzoekers; aan den eenen kant de weinig-, aan den anderen kant de sterk intuitieven, een tegenstelling, welke men in alle takken der biologische wetenschap aantreft.

Wat het vraagstuk der vegetatie-dynamiek (de successie) betreft, aanvaard ik de grootsche climax-complex-theorie van Braun, welke inhoudt, dat de vegetatie in een klimatologisch homogeen gebied over een complex series van vegetatie-stadia streeft naar één door het klimaat bepaalde, stabiele eindtoestand, de *vegetatie-climax*, die in het algemeen onafhankelijk is van het gesteente. In gevallen van een voor den climax te arm uitgangsgesteente of onder de invloed van de (grond)water-gesteldheid van het milieu, leidt dit proces tot de para- of sub-climax (Tüxen) en de hydrologische sub-climax (Meyer-Drees 1936).

Het spreekt vanzelf, dat nòch de Wieringermeer, nòch de over langen tijd te vervolgen reservaten daarin, een object van beteekenis vormen voor deze theorie. Zij vertoonen echter een duidelijk beeld van het *verschijnsel* der „snelle" successie (Foto I, II en III) in een vegetatie, die bij nul begint. Dit successie-verschijnsel heeft bij natuurlijke vegetatie-series in den regel een zeer langzaam verloop, waardoor men dan gedwongen wordt uit het *naast-elkaar* tot het *na-elkaar* te besluiten.

De analyse volgens Noordsche methode.

In de successie van de vegetatie in de Wieringermeer kan men onderscheiden een hydro-serie en een xeroserie.

De eerste was ondanks een fraaie inzet op de wellen en de kwelstrook langs de dijk Medemblik—Den Oever gedoemd op landvegetatie uit te loopen, omdat haar standplaatsen mettertijd verdroogden; terwijl kanalen en kavelslooten in de eerste jaren nog weinig natuurlijke vestiging toelieten.

In de *xeroserie* kan men tot 1935 reeds vier stadia onderscheiden. Deze zijn in het schema I overzichtelijk aangegeven.

De hier genoemde soorten zijn de meest sociale onder de hoogfrequente soorten, welke gemakkelijk in staat waren enkelvoudige gezelschappen te vormen.

De stadia zijn genoemd:

1. het blauwwieren-stadium, gekenmerkt door blauwwieren en

kiezelwieren, welke als een viltje de grondoppervlakte bedekten, voor zoover deze niet te los of te kluitig was (zie Hoofdstuk VI);

2. het éénjarigen-stadium, gekenmerkt door éénjarige, in het voorjaar kiemende, in de nazomer rijpende soorten;

3. het winter-voorjaar-groeiers-stadium, gekenmerkt door soorten met meer generaties per jaar, door twéé- en méérjarige soorten, die reeds in de herfst, gedurende de winter en vooral in het vroege voorjaar beslag op het terrein legden, en zoodoende de kiemplanten van de soorten uit het vorige stadium uitsloten;

4. als „consolidatie" van dat stadium het volgend stadium: de „natuurlijke weide".

Het tweede stadium is gekenmerkt door weelderig ontwikkelde, ephemere, enkelvoudige gezelschappen van groote uitgestrektheid, in den regel met één uitgesproken dominant, terwijl de andere associatievormers zelden een bedekkingsgraad bereiken van meer dan 10% van die van de dominant.

Menggezelschappen kwamen niet veel voor; en dan vooràl van *Atriplex littorale, A. hastatum* en *Suaeda maritima.* Hetzelde geldt voor gelaagde complexen; dit verschijnsel uitte zich in het *Aster Tripolium* gezelschap en het *Senecio vulgaris* gezelschap of het *Poa annua* gezelschap. De mossen ontwikkelden zich als bodemlaag eerst goed na het afsterven der éénjarige dominanten, en wel het best onder de *Atriplex littorale* skeletten. Zij behooren dus tot het winter-voorjaars-aspect, en gaan dan weer de voorzomer in als een vrijwel doode, echter min of meer een hardnekkig standhoudende laag.

Het *Atriplex littorale, A. hastatum* en het *Suaeda maritima* gezelschap werd voornamelijk gevonden op de aan het oude land grenzende kustkavels; het zijn hier haardprojecties van langs de kust groeiende vloedmerkgezelschappen. De beide melde-gezelschappen, vooral dat van de moddermelde, volgden voorts de kanalen en verspreidden zich van hieruit over het land, in het bijzonder op de niet begreppelde kavels in de secties J, M en L. Het moddermeldegezelschap concentreerde zich bovendien, waarschijnlijk als gevolg van „aanzuigen" met kanaalwater, in de Medemblikse hoek op slikgrond.

Het *Aster Tripolium* gezelschap schoof vanuit zijn twee haarden aan de Westrand van de Wieringermeer in 3 jaren van West naar Oost over de polder (Kaart XI).

Op open, zwak brakke tot ontzilte grond, mits geen stuivend zand, kwam het *Senecio vulgaris* gezelschap, dat in tegenstelling tot de andere gezelschappen uit het tweede stadium, wat het zoutgehalte betreft, bij vergelijkbare standplaats nogal varieerde in

soortental en dichtheid per oppervlakte-eenheid. Hoe „ouder" het *Senecio* gezelschap des te soortenrijker en soortendichter was het, culmineerend op de vroeg begroeide schelp- en zandbanken, welke door bonte mengeling van soorten wel apart zouden kunnen worden onderscheiden. Zij kenmerken zich door *Salix-spec.div.*, *Epilobium spec.div.*, *Calamagrostis Epigeios* en voorts door diverse elders in de polder ontbrekende of zeer sporadisch voorkomende soorten, waaronder verscheidende duinplanten.

De grove verdeeling der gezelschappen wordt gegeven in de vegetatiekaarten VIII en IX; de enkele specimina van détailkaarten (Fig. 4 en 5) geven een indruk van de fijnere structuur. De dominante gezelschappen besloegen groote aaneengesloten arealen, bepaald door verspreidingsbiologische situatie en factoren en door het zoutvochtgehalte van de bodem.

De halophyten zoowel als de glykyphyten vertoonen onderling verschillen in zouttolerantie; hun progressief optreden met het voortschrijden der ontzilting wordt door het zouttolerantieschema (schema II) voorgesteld. Ook de bedekkingsgraad van de diverse soorten laat een duidelijke samenhang zien met het zoutgehalte van de bodem.

De detailkaarten van de kavels leverden in den regel min of meer regellooze mozaiek-complexen op, d.w.z. in het dominante gezelschap liggen de andere gezelschappen als kleinere of grootere eilandjes; deze mozaiek was sterker in het *Aster-* en *Senecio*-gezelschap dan in de *Atriplex*-gezelschappen. De mozaiek kan eenerzijds *geheel onafhankelijk van het zoutgehalte* ontstaan, en *alleen bepaald zijn door concurrentie*, anderzijds haar ontstaan een gevolg zijn van mozaiek-vormige ontzilting van het terrein. Elders waar verhang in de bodem optrad, en daarmede verloop in zout-vochtgehalte, ontstaan seriecomplexen van kleiner of grooter verband. De zonaties ontstaan als gevolg van oekologische reactie × concurrentie.

Voor zoover de grenzen niet kunstmatig bepaald werden door kanalen, kavelslooten en greppels, kwamen zoowel vloeiende als wel scherpe grenzen voor.

In den regel levert *sterke soortsconcurrentie scherpe grenzen op;* zoowel in zoneeringen als op standplaatsen van gelijk zoutvochtgehalte, b.v. *Atriplex littorale*-aggregaten in het *Aster* gezelschap; niet vloeiende grenzen ontstaan ook bij groote sprongen van bepalende facoren, b.v. wisseling in zoutgehalte van de bodem over korte afstand. Zoo kon binnen enkele meters de bedekkingsgraad van een *Senecio vulgaris* gezelschap van 80% op nul vallen, als gevolg van een „zoutsprong" van 2½ op 18 gram keukenzout per liter bodemvocht in de bodemlaag van 10—25 cm.

In meer uitgebalanceerde vegetaties dan die in de Wieringermeer zullen „scherpere" grenzen afgezien van serieverbanden in den regel slechts wijzen op scherp „uitsluitende" onderlinge concurrentie en niet op oekologische factoren-werkingen.

Concurrentie speelt in het tweede stadium vooral bij dichte uitzaai der verschillende dominanten al een belangrijke rol; de concurrentie-kracht, uitsluiting en het onderling tolereeren der belangrijkste soorten wordt nog behandeld.

Het derde stadium is een successieschrede welke wordt ingezet door glykyphyten, herfst-, winter- en voorjaar-groeiers. Zij nemen in deze tijd, waarin de grond het sterkst ontzilt is en er minder kans is, dat door capillaire opstijging concentratieverhoogingen in de bovenste grondlagen optreden, de plaats in van de gestorven annuellen, zomergroeiers uit het vorige stadium.

Doordat zij in het kiemplantenstadium van deze laatste reeds geheel ontwikkeld zijn, sluiten zij in het gunstigste geval door wegselecteeren der gevoelige kiemplanten van de annuellen het vorige stadium uit; ook bij zeer dichte zaadstrooiïng van deze soorten. Dit derde stadium handhaaft zich dan ook gedurende de zomer. Bij onvoldoende vestiging van de soorten uit dit stadium of onvoldoende ontzilting van de bodem wordt het wintervoorjaarsaspect echter weer „opgelost" in de éénjarigen-gezelschappen.

Het derde stadium ontwikkelt zich, afgezien van *Puccinellia distans* en *Spergularia salina*, eerst goed op zwak brak tot ontzilte gronden. Het werd sterk bevorderd in de natte herfst van 1932, terwijl het in de droge winter van 1931 slecht ontwikkeld bleef. Het bestaat uit een bonte mozaiek van zaailing-aggregaten der diverse soorten, ingevoegd in een *Senecio vulgaris, Sonchus oleraceus* of *S. asper* gezelschap, waarbij de bodemlaag ingenomen is door een complex van mossengezelschappen, onder welke die van *Bryum argenteum* en *Funaria hygrometrica* dominant zijn (zie Hoofdstuk IV). Elk der zaailing-aggregaten is te beschouwen als een enkelvoudig gezelschap.

De meest op de voorgrond tredende soorten uit dit stadium zijn in het schema aangegeven.

Het tweede en het derde stadium, vooral het tweede, wordt afgesloten door een snelle sterke degeneratie. De eerste planten — pioniers op het nieuwland — ontwikkelen zich *zeer weelderig*, vooral bij ijle begroeiing, doch ook in gesloten vegetatie. Hier voor getuigen ongewone maten, zooals b.v. *Atriplex hastatum*-planten van 3.50 m. doorsnede en *Salicornia herbacea* van 80 cm. hoogte, welke allerminst zeldzaamheden waren. Met deze weelderigheid is het spoedig gedaan. Reeds de tweede begroeiing, althans na een

SCHEMA I.

EERSTE STADIUM.	TWEEDE STADIUM.		
Blauwwieren stadium	Therophytenstadium (zomergroeiers-stadium) Veel N beschikbaar. Afspiegeling van het: **Salicornietum herbacea, Atriplicetum littoralis** en het **Panico-Chenopodietum polyspermi.**		
	A. In het eerste jaar bijzonder weelderig. Standplaats sterk tot matig brak.	B. In het tweede of derde jaar sterke degeneratie. Standplaats zwak brak tot ontzilt.	Zoowel op sterk brakke tot ontzilte, natte en droge standplaatsen.
Kiezelwieren, Blauwwieren-„vilt", de bodem bedekkend, niet op kluiten of losse grond.	I Enkelvoudige gezelschappen en in mindere mate menggezelschappen van: *Aster Tripolium*, *Atriplex littorale*, *Atriplex hastatum*, *Suaeda maritima*, *Salicornia herbacea*, *Chenopodium rubrum*, *Chenopodium glaucum*.	II Enkelvoudig gezelschap van: *Senecio vulgaris*, voorts de gezelschappen onder A. I genoemd, waarin progressief met het voortschrijden der ontzilting diverse glykyphyten optreden volgens het schema II.	Indien b.v. bij onvoldoende ontzilting of onvoldoende diasporen-aanvoer, het derde stadium nog geen vaste voet kon krijgen, handhaven de gezelschappen uit het tweede stadium zich; zij degenereeren echter sterk, indien het vorige jaar (generatie) de bedekkingsgraad vrij hoog (30%) is geweest. *Aster Tripolium* en *Senecio vulgaris* worden verdrongen door de andere dominanten en *Senecio vulgaris* degenereert binnen het jaar in zijn tweede en derde generatie.

*) Fraaie afbeeldingen van diverse vegetaties, zoowel uit de xero- als hydroserte zijn in bijlage III opgenomen.

DERDE STADIUM.

Twee- en meerjarige Hemikryptophyten-stadium.
(winter- en voorjaargroeiers-stadium)
Nog directe nawerking van N, of N-voorziening door natuurlijke winterbraak.
Afspiegeling van de: **Puccinellia distans-Spergulania Salina** associatie, ook op zoute gronden, het **Panico-Chenopodietum polyspermi, Bidentetum tripartiti** en het **Hordetum murini.**
In vergelijking tot 2e stadium, A, is dit stadium dor.
Standplaats zwak brak tot ontzilt.

In dit stadium gaan de bij het voortschrijden der ontzilting progressief optredende glykyphyten het aspect bepalen (een bont complex van zaailingaggregaten en mossen in de bodemlaag) — en verdringen de dominanten uit het tweede stadium, die in het voorjaar nog slechts kiemplant zijn, als deze soorten reeds ver ontwikkeld zijn en zelfs hun grootste massaproductie hebben (groep I en II). Vele der soorten uit de groepen I, II en III kiemen spoedig na het afrijpen van het zaad, zoodat zij vrij ver ontwikkeld de winter in kunnen gaan, zelfs een tweede generatie *(Sonchus oleraceus, S. asper, Puccinellia distans, Poa annua,* e.a.), of meer generaties in een jaar *(Senecio vulgaris)* kunnen ontwikkelen. De soorten uit dit stadium, met de sterkste concurrentiekracht, zijn:

I	II	III	IV
Echte herfst-wintergroeiers, sterkste groei in het voorjaar, rijping in April tot Juni.	Slechte tot matige herfst-wintergroeiers, groei voornamelijk in het voorjaar, rijping in April tot Juni.	In het voorjaar wat latere groei, rijping in voor- tot nazomer.	Kieming of begin der ontwikkeling in het voorjaar, rijping in zomer en nazomer.
Senecio vulgaris	*Alopecurus geniculatus*	*Lolium perenne*	*Cirsium arvense*
Sonchus asper	*Plantago major*	*Leontodon autumnalis*	*Apera Spica-venti*
Sonchus oleraceus	*Polygonum aviculare*	*Poa pratensis*	*Phragmites communis*
Poa annua	*Holcus lanatus*	*Agrostis tenuis*	*Matricaria Chamomilla*
Cerastium caespitosum	*Poa trivialis*	*Agrostis stolonifera*	*Epilobium hirsutum*
Stellaria media	*Capsella Bursa-pastoris*	*Erigeron canadensis*	*Epilobium augustifolium*
Spergularia salina	*Bromus mollis*	*Spergularia marginata*	*Calamagrostis Epigeios*
Puccinellia distans	*Ranunculus sceleratus*	*Matricaria inodora* (echte wintergroeier)	*Tussilago Farfara* (Rijping in voorjaar)
Puccinellia retroflexa			
Lepidium ruderale			
Bryum argenteum			
Funaria hygrometrica			

VIERDE STADIUM

Hemikryptophyten-Geophyten-stadium („natuurlijke weide")
Verarming in N-voorziening
Afspiegeling van **Arrhenatherion**-gezelschappen.
Degeneratiestadium van het 3e stadium.
Standplaats ontzilt.

Hoewel in langzamer tempo dan in de weelderige Therophyten-gezelschappen, doet zich bij diverse soorten uit het derde stadium, het minst bij de soorten met vegetatieve uitbreiding, degeneratie gelden; ten eerste bij de meerjarige planten zelf, verder door achteruitgang der reproductie en vooral door kiemplantensterfte. Het 3e stadium leidt hierdoor tot een meer uitgesproken grassenstadium, waarbij vooral de soorten met vegetatieve uitbreiding een grootere rol spelen. Aspectvormend zijn: *Agrostis stolonifera* en *A. tenuis* in het Noorden van de polder, op zanden, *Holcus lanatus* en *Poa pratensis* idem; *Poa annua* en *P. trivialis* op de klei en zavel in het Zuid-Westen van de polder; *Puccinellia distans* en *P. retroflexa* in het Noorden op zanden en in de kwelstrook langs de dijk Medemblik—Den Oever, en *Phragmites communis* op diverse standplaatsen, wellen, droge zandbanken en zure kleien.

In dit stadium beginnen *Fungi* een rol te spelen.

dichte eerstejaarsvegetatie, en zeker de derde generatie zijn *veel minder vitaal;* men ziet b.v. bij het *Aster* gezelschap een val van 120 à 180 cm hooge, sterk fructificeerende éénjarige planten op een perenneerend foliosae-gezelschap van 5 à 20 cm hoogte. Bij de *Atriplex*-soorten ging de degeneratie gepaard met sterke insectenaantastingen (zie Hoofdstuk VII), bij *Aster Tripolium* werd zij versterkt door wortelrot.

De degeneratie is, afgezien van extreme droogte der standplaats, min of meer onafhankelijk van de ontziltingstoestand der standplaats en van de concurrentie. De belangrijkste oorzaak moet waarschijnlijk gezocht worden in de voedselverarming van de bodem vooral aan N, welke in de weelderige groei schijnt vastgelegd te worden, en moeilijk weer ter beschikking komt. Het komt dus neer op een sterk beconcurreeren van het eigen nageslacht. Dit proces wordt verscherpt door directe concurrentie, welke vooral bij de enorme zaadstrooiingen (tienduizenden zaden per m^2 was niet ongewoon; 2.000.000 *Aster*-zaden werden maximaal geteld) scherpe vormen kon aannemen.

Een dergelijk degeneratie-proces treedt in langzamer tempo en minder opvallend op bij het meerendeel der soorten uit het derde stadium, die evenwel nimmer die weelderigheid vertoonden als de pioniers. Men ziet een achteruitgang en sterfte der gevestigde meerjarige planten, geringe reproductie, doch bovenal sterfte van kiemplanten en jonge planten *(Poa annua, Puccinellia distans,* enz.) optreden binnen de aggregaten of populaties. Zoo kon in 1935 een *Poa annua* gezelschap en *Puccinellia distans* gezelschap bestaan uit planten van vóór 1934.

Enkele soorten verdwijnen geheel, b.v. *Ranunculus sceleratus, Rorippa islandica; Rumex maritimus, Suaeda maratima, Salicornia herbacea.*

Een groep soorten daarentegen degenereert niet; dit zijn voornamelijk de zich vegetatief uitbreidende soorten, die in de eerste jaren weinig zaad voortbrachten, zooals *Agrostis stolonifera, A. tenuis, Phragmites communis, Epilobium augustifolium* en *Cirsium arvense;* plaatselijk komen deze al tot heerschappij in de gedegenereerde mozaiek van aggregaten van het derde stadium.

Deze ontwikkelingstrap van uitbalanceeren der vegetaties, waar de concurrentie al een zeer belangrijk moment is geworden, beschouw ik als een volgend, het vierde stadium.

Dit stadium wordt nog gekenmerkt door veelvuldiger optreden van *Fungi,* terwijl ook het bodemtype hier meer in de vegetatie tot uitdrukking komt, dan in de vorige stadia, toen het zoutgehalte de bepalende factor was.

Het verloop der successie in schema I is in de eerste plaats aan de hand van de detailkarteeringen en vergelijkende waarnemingen opgemaakt. Het geheele proces *statistisch* te vervolgen, was bij het derde en vierde stadium moeilijk doorvoerbaar. Wat het derde stadium betreft was het de bonte verscheidenheid der daarin voorkomende „gezelschappen", welke een statistische bewerking moeilijk maakte. Verder was de grootte en localisatie der gezelschappen uit de beide laatste stadia niet zoodanig, dat door een voldoend aantal opnamen statistische vergelijkingen met het tweede stadium goed mogelijk zou zijn, teneinde juistere resultaten te verkrijgen, dan die, welke door het schema gegeven worden. Alleen het *Poa annua* gezelschap maakt door meer uitgestrekte arealen hierop een uitzondering. Het verderop gegeven voorbeeld van de successie op het reservaatje Aartswoud is een goed voorbeeld van het vegetatieverloop in het schema I.

De uit algemeen oogpunt zoo interessante, dominante pioniergezelschappen uit het tweede stadium zijn alle in de diverse jaren door middel van een groot aantal kwadraten opgenomen. Deze opnamen hebben betrekking op de grootere, aaneengesloten arealen en niet op de kleinere vlekken der gezelschappen. De resultaten van de analyses worden gegeven in de constantietabel XII.

In deze tabel is alleen constantie (in %) opgegeven van die soorten, welke in meer dan 20% der kwadraten voorkwamen. De waarden hebben betrekking op 900 m² kwadraten, zeer groote kwadraten dus[1]).

Daar de zeer eenvoudige structuur der gezelschappen, in den regel één uitgesproken dominant en voor de rest naar massa veel minder beteekenende soorten, mijns inziens een verfijnde bewerking naar homogeniteit overbodig maakte, is deze hier achterwege gelaten en de statische bewerking voorloopig alleen op de floristische zijde georiënteerd.

Mijn opnamen, waarbij geteld werd en gemeten, laten een verfijnde structuurbewerking, teneinde het vlaktegebruik (Mittelareal), de détailverspreiding en spruitendichtheid, ruimtekarakter der diverse soorten te leeren kennen wel toe. In de pioniergezelschappen is de m² voldoende klein, hoogstens ¼ meter, wel een tegenstelling met de door De Vries en Scheygrond gebruikte dm² tot cm². Van belang is te vermelden, dat schatting van bedekkingsgraad in een 5- of 10-deelige schaal — hoewel misschien

[1]) De volledige constantietabellen, betrekking hebbende op alle soorten en tevens op kwadraatgrootten van 1,25, 100 en 400 m² worden gedeponeerd in het Archief der Zuiderzee Commissie der Ned. Bot. Ver. en zijn daar ter inzage gedeponeerd.

TABEL XII.

Constantie-waarden in procenten van de soorten van diverse pioniergezelschappen, betrekking hebbende op kwadraten van 900 m²; bij het *Atriplex littorale* gezelschap echter van 400 m². De waarden hebben bij het *Atriplex littorale* gezelschap 1932 en het *Aster Tripolium* gezelschap 1933 betrekking op een aanéengesloten groot areaal; bij de andere gezelschappen zijn de vegetatievlekken over de polder verdeeld.

GEZELSCHAP VAN: ..	*Senecio vulgaris*		*Poa annua*	*Aster Tripolium*						*Atriplex littorale*						*Atriplex hastatum*	*Suaeda maritima*
JAAR	1931	1932	1932	1931		1932		1933		1931		1932				1932	1931
STANDPLAATS	o	o	o	z	b	z	b	z	b	z	b	z	b	mb		o-z	z
AANTAL HECTARE ..	500	500	100	300		3000		300		60		300				300	60
AANTAL KWADRATEN	100	92	24	60	40	98	25	52	48	20	17	26	28	26		37	40
CONSTANTE SOORTEN:																	
Sencio vulgaris	100	100	100	98	100		100		100	85	100	100	100	100		100	
Aster Tripolium	100	98	100	100	100	100	100	100	100	80	100	100	100	100		100	80
Atriplex hastatum	85			93	90		92	81	98	80	88	100	93	100		100	
Atriplex littorale			83							100	100	100	100	100			82
Suaeda maritima										80	82	100	86	100			100
Phragmites communis	87			85	92												
Sonchus oleraceus	83		83		90		100				88	85		96			
Sonchus asper	88		83		92		96						82				
Matricaria inodora														85			
Poa annua			100														
Polygonum aviculare			83														
HOOGFREQUENTE SOORTEN:																	
Senecio vulgaris						78		29									67
Atriplex hastatum		51	71			63											70
Atriplex littorale	76	30		72	75	45	52	29	67							64	
Suaeda maritima	25		46	48	37	25		31	29								
Phragmites communis		43	58				56		23	65	71	54	75	62			42
Sonchus oleraceus		43		30					21	35			40			32	30
Sonchus asper		66		28					46	35	76	50		77		43	37
Matricaria inodora	36		33	22	52		28			20	41	54					27
Poa annua	74	55	100	32	75		64		23	55	76	42	36	46			
Polygonum aviculare	41				40				34		53						

Agrostis stolonifera	29		29							40	59	39						
Capsella Bursa-pastoris ..	20		21				24											
Cerastium ceaspitosum ..	24		37															
Chenopodium rubrum	30		21	27	40			29										
Cirsium arvense	35		29		37		32				24							
Cirsium lanceolatum	24				22								21	27	27			
Epilobium angustifolium ..	49	24	46				28											
Epilobium hirsutum	59				55		52				29		32	31				
Epilobium parviflorum ..			21															
Leontodon autumnalis	29										59			62				
Leontodon nudicaulis														35				
Plantago major	37	78	37															
Poa trivialis	43	23	71		20	24	24						25					
Ranunculus repens			25								24							
Ranunculus sceleratus	24		46								24							
Solanum nigrum	20																	
Stellaria media	35		46		30		24											
Taraxacum officinalis	63	26	54		22		48						21	42				
Tussilago Farfara	46		46		45		32				29		36					
Erigeron canadense			21							20	41							
Poa pratensis			21								24							
Puccinellia distans	20		21		20			46	50					54		22		
Salicornia herbacea			21	37	27	21		58	75					42		77		
Scirpus maritimus			37							25	24	35						
Trifolium repens			21							25	41	50						
Lolium perenne					22									38				
Sonchus arvensis	33				25									27				
Triticum repens											29							
Spergularia salina								23	21									
Spergularia marginata																32		
Achillea millefolium														31				
Daucus Carota														73				
Constante soorten	6	2	7	4	6	1	5	2	3	5	6	6	6	7	3	3		
Hoogfrequente soorten ..	23	10	25	8	17	6	12	7	10	9	17	7	8	14	4	9		
Tezamen	29	12	32	12	23	7	17	9	13	14	23	13	14	21	7	12		
Totaal aantal soorten: In de kwadraten	88	68	70	34	57	34	47	24	42	33	46	33	41	36	31	23		
In het geheele gezelschap:	167					41			80									

Standplaats z = zout en sterk brak, > 15 g NaCl per liter bodemvocht in in de laag van 10—25 cm.
mb = matig brak, 5—15 e NaCl per liter bodemvocht in de laag van 10—25 cm.
b = zwak brak tot ontzilt, < 5 g NaCl per liter bodemvocht de laag van 10—25 cm.
o = vrijwel geheel ontzilt.

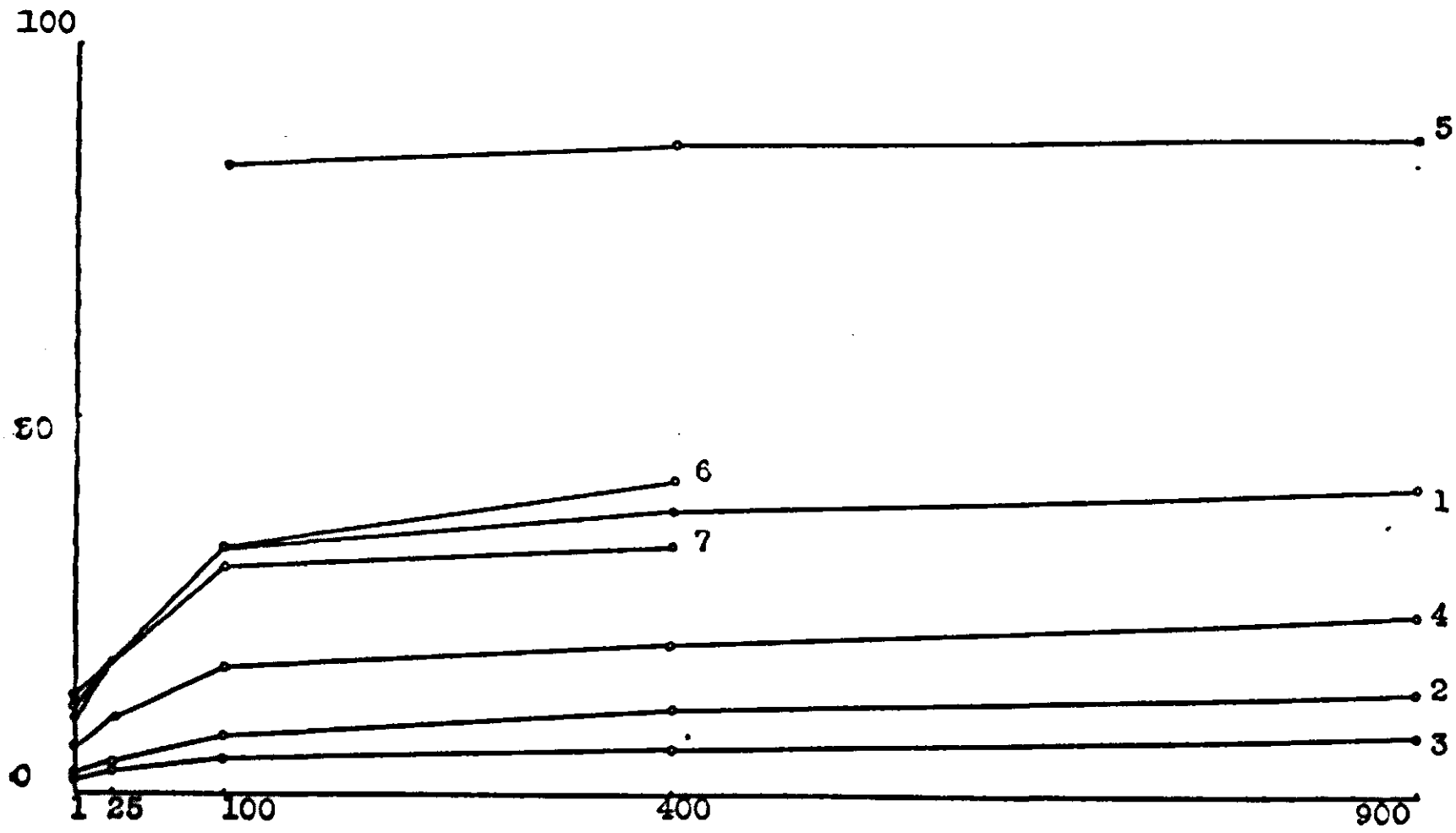


Fig. 2a. Toename van het aantal soorten met de grootte van het kwadraat.
Abscis: Grootte van het kwadraat in m².
Ordinaat: Aantal soorten.

1. *Aster Tripolium* gezelschap 1933; ongeveer 300 aaneengesloten ha; totaal aantal soorten 80; de curve heeft betrekking op 52 kwadraten; de punten van de curve stellen dus voor: alle soorten op 52 kwadraten van respectievelijk 1, 25, 100, 400 en 900 m². In de andere gevallen is op dezelfde wijze te werk gegaan. Standplaats zwak brak tot ontzilt.
2. Idem, doch alleen de soorten, welke in minstens 20% der kwadraten voorkwamen.
3. Idem, doch alleen de soorten, welke in meer dan 40% der kwadraten voorkwamen.
4. *Aster Tripolium* gezelschap 1933; 48 kwadraten; standplaats sterk brak.
5. *Senecio vulgaris* gezelschap 1931; 100 kwadraten; standplaats ontzilt; ongeveer 500 ha over de polder verdeeld, waarop totaal 167 soorten.
6. *Atriplex littorale* gezelschap 1932; 28 kwadraten; standplaats zwak brak tot ontzilt; ongeveer 300 ha, waarop totaal 86 soorten.
7. Idem; 26 kwadraten; standplaats sterk brak.

afhankelijk van de persoon — zeer goed bruikbaar is in ijle en eenvoudige gezelschappen (schorren) en door te voeren is tot op vrij groote proefvakken (100 m²) en dan hier zelden overtroffen wordt door exacte methoden, zooals wel het geval zou zijn in weilanden en soortenrijke objecten, waar spruiten van diverse planten dooreengroeien. (De Vries — voordracht Sociologendag op 1 Dec. 1935).

Deze constantie dient betrokken te worden op een zóódanige opervlakte, dat alle soorten met klein en middelmatig vlaktegebruik vereenigd zijn, het zoogenaamde minimum-areaal, indien

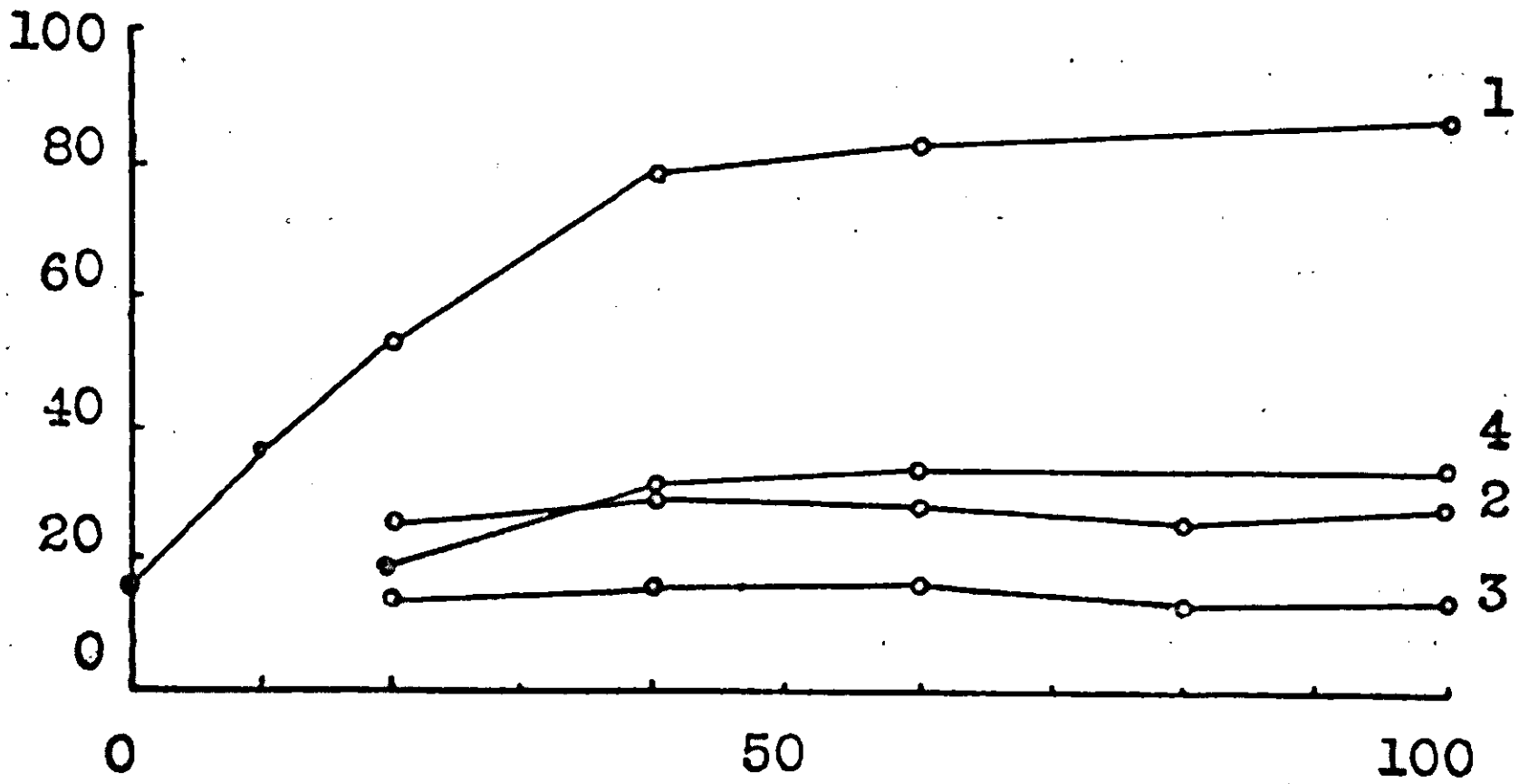


Fig. 2b. Toename van het aantal soorten met het aantal kwadraten; grootte der kwadraten 900 m²; kwadraten verdeeld volgens het toeval.
1. *Senecio vulgaris* gezelschap; ongeveer 500 ha; totaal soorten 167.
2. Idem, doch alleen de soorten, welke in meer dan 20% der kwadraten voorkwamen.
3. Idem, doch alleen de soorten, welke in meer dan 40% der kwadraten voorkwamen.
4. *Aster Tripolium* gezelschap van zeer zoute standplaats; vele honderden ha; totaal 41 soorten.

Abscis: Aantal kwadraten.
Ordinaat: Aantal soorten.

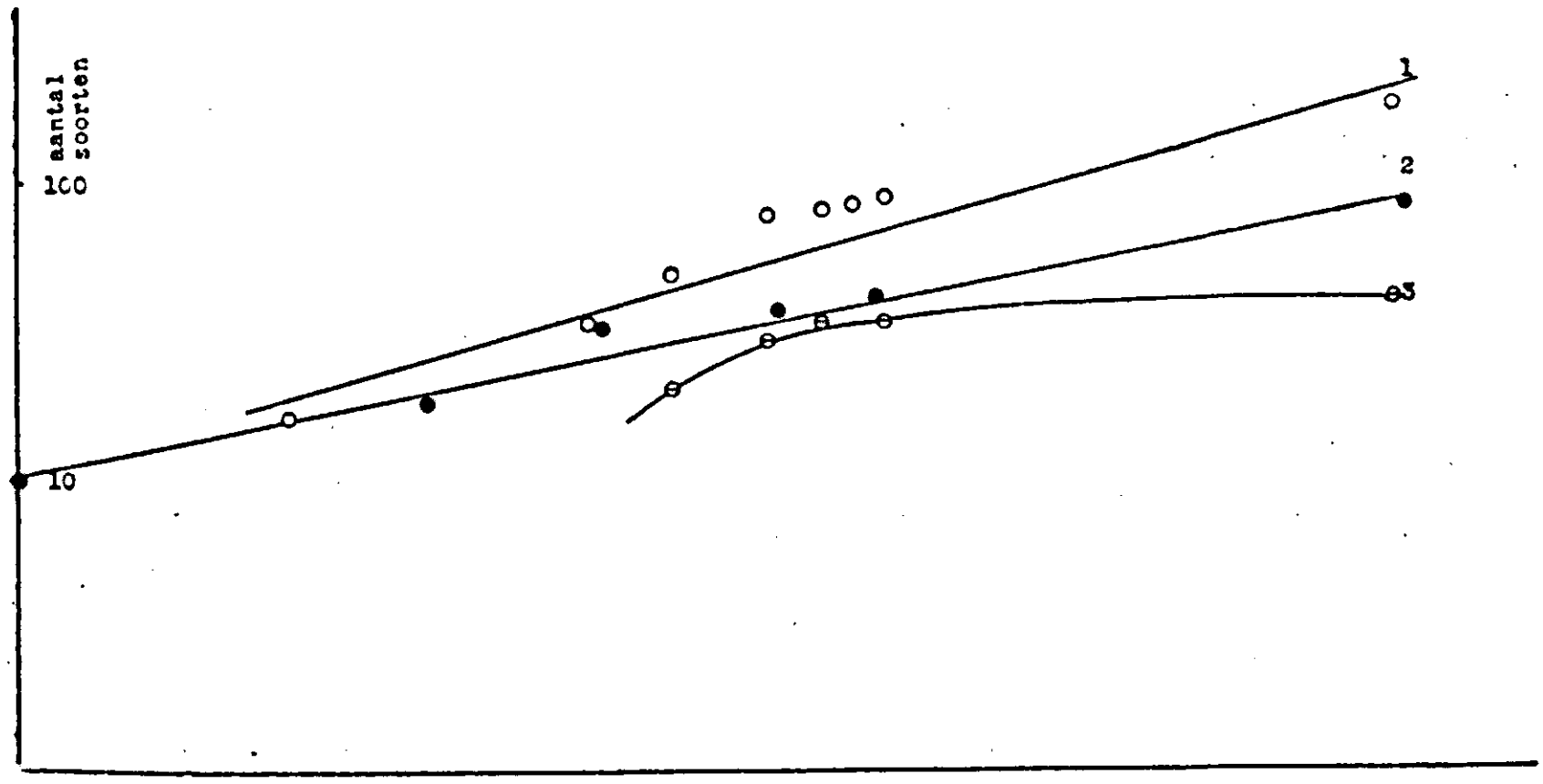


Fig. 2c. Soorten-areaalcurve in een logarithmisch net.
Abscis: logarithme der oppervlakten.
Ordinaat: logarithme van het aantal soorten.
1. *Senecio vulgaris* gezelschap; zie curve 1 Fig. 2b.
2. *Aster Tripolium* gezelschap; zie curve 1 Fig. 2a.
3. *Aster Tripolium* gezelschap; zie curve 4 Fig. 2b.

men er het floristisch aspect van den vegetatie mee wil weergeven.

Bij het vergrooten van het proefvlak boven het minimum-areaal zou het aantal constanten nog slechts weinig toenemen, terwijl bij verkleinen van het proefvlak het aantal constanten, berekend voor dit kleinere oppervlak, snel zou afnemen. (Lüdi 1928). Het minimum-areaal zou een min of meer natuurlijke grens zijn, welke men moet vaststellen teneinde de floristische homogeniteit zoo goed mogelijk te kunnen vastleggen. Het zou in den regel vrij groot zijn, om welke reden Lüdi aanbeveelt ter bepaling van de constantie groote proefvlakken te kiezen. Weinig groote proefvlakken zouden veel doeltreffender blijken te zijn dan vele kleine.

In de Wieringermeer bepaalde ik het minimum-areaal als volgt: Ik nam proefvlakken van 1 m², die naar alle zijden vergroot werden tot kwadraten van 25 m², 100 m², 400 m² en 900 m², soms tot 1600 m² toe. De constantiewaarden werden voor elk der proefvakgrootten bepaald. De resultaten bij enkele gezelschappen zijn verwerkt tot Fig. 2 a. Er blijkt geen snelle stijging van het aantal constanten met het uitbreiden van de proefvlakgrootte gepaard te gaan, wel een langzame stijging binnen de groep der vier hoogste frequentieklassen, zoodat men hier misschien als gevolg van het karakter van de pioniervegetatie niet van minimum-areaal in bovenbedoelde zin kan spreken. Bij 400 m² en 900 m² neemt de soortenlijst der opnamen niet sterk meer toe; in het *Senecio* gezelschap al bij 100 m² niet meer. Om deze reden koos ik het groote kwadraat van 900 m² ter bepaling van de constantie in deze plantengezelschappen, grootendeels bestaande uit één- en tweejarige soorten.

Een antwoord op de vraag, hoeveel kwadraten te kiezen voor een zoo volledig mogelijke opname geven de krommen in Fig. 2 b. Het meerendeel der niet zeer sporadisch voorkomende soorten wordt „gevangen" met 40 à 60 kwadraten. Hierbij valt het op, dat het aantal soorten uit de hoogere frequentieklassen reeds constant is bij een klein aantal kwadraten, zoodat, wat deze groep soorten betreft, volstaan kan worden met 10 à 20 kwadraten van 900 m².

In Tabel XII valt het op, dat *met de jaren de pioniergezelschappen soortenarmer worden*, hetgeen zeker geen gevolg is van de ligging der terreinen, doch verklaard moet worden uit een in de loop der jaren weg-selecteeren van reeds door het zeewater gedeponeerde diasporen op de zilt blijvende standplaatsen en wel ondanks nieuwe diasporenaanvoer.

Uit de aard der zaak geven de cijfers in Tabel XII een sterk „genivelleerde" locale constantie en komt de plaatselijke variatie der vegetatie er niet in tot uidrukking.

Op deze plaatselijke variaties kan binnen het bestek van dit werk moeilijk meer dan oppervlakkig worden ingegaan. Enkele bijzonderheden worden hieronder nog vermeld. *Atriplex littorale* was in de secties J en L veel minder frequent dan elders, zulks in tegenstelling tot *Atriplex hastatum; Puccinellia distans, P. retroflexa* en *Spergularia salina* kwamen in de secties E, L en M (kwelstrook) vrij veel voor en werden hier zelfs plaatselijk sterk sociaal; zij kwamen echter vooral in het midden van de polder weinig voor; *Stellaria media* was op slikgrond bij Medemblik veel frequenter en socialer dan elders; *Matricaria* was constant op eenige kavels in de secties A, H en S; *Poa pratensis* op enkele kavels der sectie E; *Spergularia marginata* in het *Atriplex littorale* gezelschap op enkele kustkavels der serie D, evenzoo *Daucus Carota* en *Agrostis alba salina; Lepidium ruderale* was constant en dominant op de kustkavels onder Wieringen, daarentegen elders in de polder zelfs zeer sporadisch in haar voorkomen; *Spergula arvensis, Achillea millefolium* en *Rumex Acetosella* kwamen onder de hoogfrequente soorten voor op de diluviale zanden in het N.O. van de polder.

De Hydroserie.

De standplaatsen, waarop zich een hydroserie zou kunnen vormen waren de kanalen, kavelslooten, zoete welplassen en de kwelstrook langs de dijk Medemblik-Den Oever.

De hydroserie zette hier met groenwieren in, zooals behandeld wordt in het hoofdstuk VI.

Wat de Phanerogamen begroeiing betreft, was die der kanalen en kavelslooten door water- en moeras planten zeer armelijk, hoewel de soorten, welke er zich vestigden ter plaatse zeer sociaal werden. Dit geldt voor: *Potamogeton pectinatus, Zannichellia pedicellata, Zannichellia paluster, Ranunculus obtusiflorus* en *Lemna minor.* Vermeldenswaard is, dat *Lemna minor* vrij zeker aan vogelpooten tot achter in de polder is gebracht. Deze soorten kwamen slechts voor in zoet of matig brak water; namelijk bij enkele weluitmondingen in kavelslooten in het Oosten van de polder, in randkanalen en randkavelslooten en voorts in 1935 in kavelslooten, waar zoet water er in gelaten werd.

In tegensteling tot de schamele inzet van waterplanten was die door moerasplanten in de streek der zoete wellen en op de kwelstrook, vooral op de eerste, bijzonder weelderig en zelfs soor-

tenrijk. Een analyse van het welwater toont, dat dit overigens vrij arm is, behalve aan P_2O_5, NH_4 en CO_2.

Kavel K 8.	Grondwater uit een waterstandsbuis, geslagen in zoute klei en zavellagen.	Welwater.
	Gehalte in milligrammen per Liter.	
Na	5270	70
K	216	27
Mg	845	30
Ca	448	119
SO4	3570	2
Cl	9460	118
Totaal CO2	100	410
SiO2		32
P_2O_4	0.3	0.7
NH4	7.8	10.0
Al	150	0

De eerste vestiging vond plaats in 1931. Er kwamen diverse *Phragmition-soorten.* Deze vestiging was echter zóó ijl, dat de spruiten-aggregaten van de belangrijkste gezelschaps-vormers eerst in 1932 met elkander in concurrentie kwamen. In dit jaar was deze begroeiing ontwikkeld tot fraaie associatie complexen, waarin *Phragmites communis* de boventoon voerde, gevolgd door *Scirpus maritimus*, *Ranunculus sceleratus*, *Typha latifolia*, enz. (zie blz. 128), alles omzoomd door een buitengewoon weelderig, de welbaan afteekenend *Aster Tripolium* gezelschap, dat echter hier, evenals elders in de xeroserie, na één jaar in een betrekkelijk arme foliosae-toestand overging. In 1933 vormden zich langs de randen van de welbanen enkelvoudige gezelschappen van *Funaria hygrometrica.*

Tot in de nazomer van 1932 bleef de concurrentie tusschen de spruitenkolonies van riet, biezen en lischdodden nog in sterke mate onderling „uitsluitend"; vermenging vond dus zeer weinig plaats. Merkwaardig was dit in de ijle uitlooperaggregaten van *Typha latifolia* met niet meer dan 20 spruiten per m^2. Door zijn veel snellere groei bij bovengrondsche uitloopers van soms meer dan 50 meter, kon riet de andere soorten, die gesloten periferisch oprukten, (bij *Scirpus maritimus* hoogstens met 5 m per jaar en bij *Typha* en *Schoenoplectus* met 1 à 1½ m), omsingelen. Dit moment viel samen met een dusdanige verdroging der wellen, dat de meeste soorten, uitgezonderd riet, hiervan veel schade ondervonden, zoodat *Typha angustifolia* zelfs zonder concurrentie kon verdwijnen. Sindsdien overgroeide het riet echter alle andere

soorten, waarbij hun spruitendichtheid werd gedecimeerd.

Vermeldenswaard is, dat alle uitlooper-aggregaten „atolvorming" vertoonden, vooral bij riet en de zeebies. In een geval werd een achteruitgang geconstateerd van respectievelijk 500 op 0 en 500 op 25 spruiten per m^2. De openvallende centra bij riet werden weer ingenomen door *Atriplex hastatum, Senecio vulgaris* en *Sonchus asper.*

In de zwakbrakke kwelstrook speelde naast *Aster Tripolium* ook *Atriplex hastatum* een groote rol, terwijl zoowel op de zoete wellen als op de brakke terreinen hier in 1934 natuurlijke weiden ontstonden van *Puccinellia distans* en *retroflexa*, met veel *Spergularia salina.*

De soorten-areaal-kromme in de Wieringermeer

De soorten-areaal-kromme (Artareal-curve) geeft de samenhang van het aantal soorten met de oppervlakte.

Dergelijke curven heb ik samengesteld voor het *Aster Tripolium* gezelschap 1933, het *Atriplex littorale* gezelschap 1932, beide ongeveer 300 aaneengesloten hectare; voor het *Senecio vulgaris* gezelschap 1931, ongeveer 500 hectare kleinere en grootere vlekken over de geheele polder verdeeld en het *Aster* gezelschap 1932 van zeer zoute standplaats, eenige honderden hectare. De curven in Fig. 2a, b en c geven het resultaat.

Zij zijn in de twee eerste gevallen ontstaan door telkens de kwadraten van één grootte tezamen te nemen, zoodat men eigenlijk min of meer gemiddelden van vakken van 1 m^2, 25 m^2, 100 m^2, 400 m^2 en 900 m^2 kreeg. Ten slotte is ook het totaal soortental van de betreffende arealen er bij betrokken. Bij het *Senecio* gezelschap en *Aster* gezelschap 1932 is de curve ontstaan door groepeering van 100 opnamen van 900 m^2 volgens het toeval en is eveneens het totaal soortental van het geheele *Senecio* gezelschap respectievelijk *Aster* gezelschap er bij betrokken.

De curven van het *Aster* gezelschap 1933 en *Atriplex* gezelschap 1932 volgen de formule Arrhenius; ze geven dus in het logarithmisch net een rechte met een constante „n" van ongeveer 5. De curve van het *Senecio* gezelschap doet met veel grooter afwijkingen vrijwel hetzelfde. Dit resultaat was te verwachten. Open pioniergezelschappen, waarin de planten niet te dicht opeen staan en waar de oekologische facoren niet te extreem zijn, laten de meest toevallige vestiging toe en paren hieraan een in den regel verregaande oekologische onregelmatigheid der standplaats. Hier zijn a priori curven te verwachten van het type zooals Romell en Arrhenius gegeven hebben.

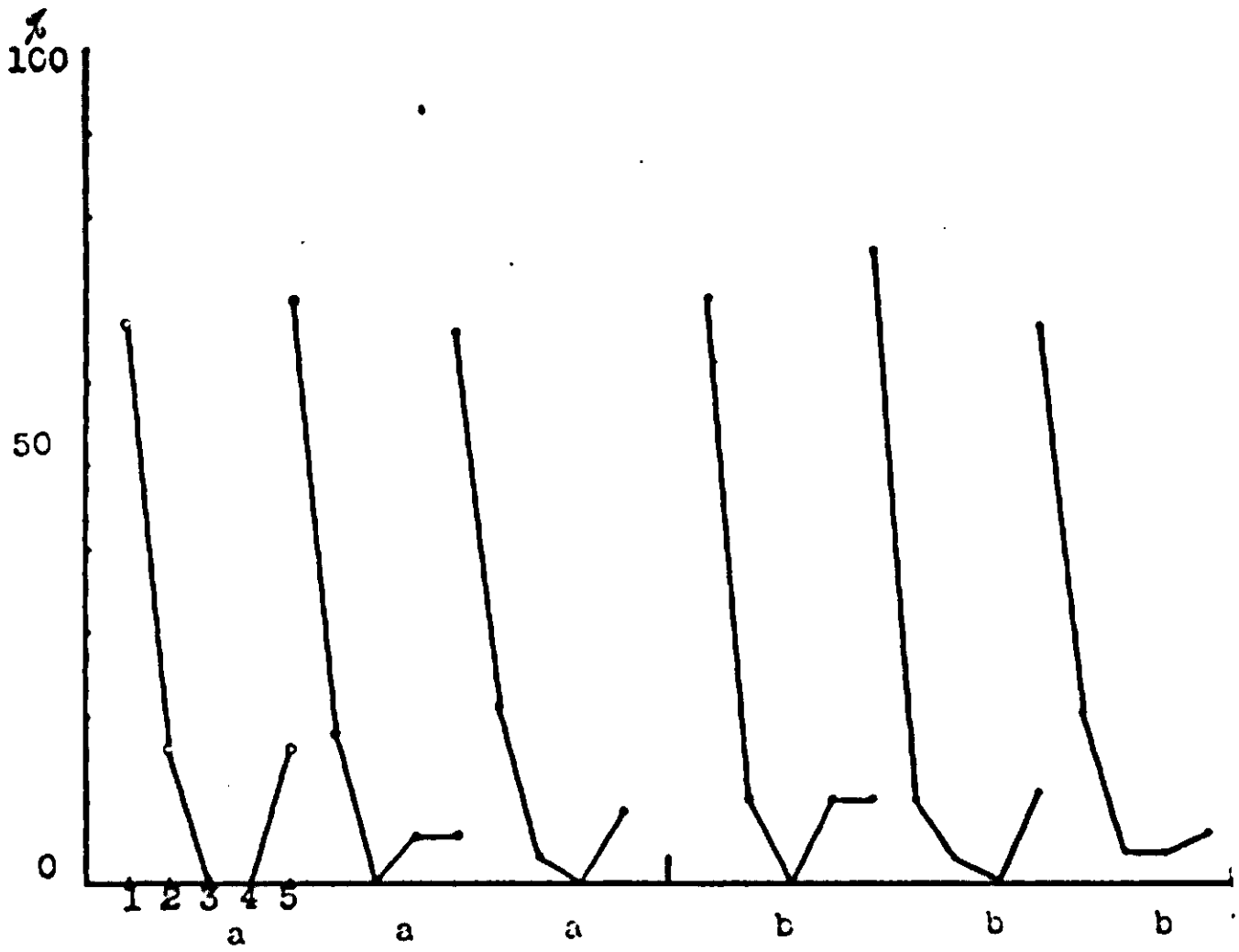
Het Astergezelschap 1932 van zeer zoute standplaats geeft daarentegen de verzadigingscurve van Kylin, een gevolg van de directe oekologische begrenzing van het soortental. (Zie Fig. 2 c). Dit is de kromme, welke karakteristiek zou zijn voor de „associatie", in wier wezen het ligt, „dasz sich bei gegebenen ökologischen Bedingungen nur eine bestimmte Gruppe von Pflanzen mit einander vergesellschaftet, deren Zahl begrenzt ist" (Frey, 1932, pag. 216).

Frequentiecurven der plantengezelschappen in de Wieringermeer.

De frequentiecurve (Courbe de Jaccard), is een uitdrukking voor de homogeniteit in de floristische samenstelling eener vegetatie. In de curve zijn de soorten naar gelang van haar voorkomen in het onderzochte object verdeeld over een aantal frequentieklassen, waarin dus de sporadische soorten zich tegenover de meer voorkomende onderscheiden. Men kent twee typen van frequentiecurven; de één met een maximum in de groep sporadische soorten, de ander met nóg een maximum in de groep der hoog-frequente soorten. De curven zouden de tegenstelling tusschen weinig en sterk oekologisch variabele standplaats weerspiegelen, hetgeen Romell langs wiskundige weg bevestigde [1]). Kylin en De Vries toonden aan, dat de vorm der curve afhankelijk is van de grootte der gebezigde proefvakken. Uitgaande van kleine proefvakken heeft de curve een maximum voor de sporadische soorten eenerzijds, terwijl bij het vergrooten der proefvakken bovendien nog een maximum rechts op kan treden. Is het minimum-areaal (dasz sämtliche Arten mit kleineren und mittleren Mittelarealen und regelmäszige Verteilung umfaszt.... Lüdi, (1928) pag. 60) bij de uitbreiding der proefvakken bereikt, dan verstart dit beeld der maxima min of meer.

Bij een indeeling in 5 frequentieklassen zijn alle frequentiecurven in de Wieringermeer van ongeveer hetzelfde type; zoowel wanneer met het waarnemingskwadraat varieert in grootte van 1 tot 900 m², of dat men 20, 40, 60, 80, 100 kwadraten van 900 m² groepeert volgens het toeval dan wel verschillende curven, betrekking hebbende op 900 m²-kwadraten van de diverse enkelvoudige gezelschappen onderling vergelijkt. (Zie curven in Fig. 3, a, b en c). Ook de geheele flora van de polder, verdeeld over vier subjectief gewaardeerde groepen: sporadisch, weinig frequent, matig frequent, zeer frequent, levert een dergelijke curve op. Het type der curve — een zeer hoog maximum der sporadische soorten en geen of een kleine top bij de zeer frequente soorten — is onwrikbaar, hoewel het minimum-areaal zeker in de kwadraten van 1 en

[1]) Zie Frey (1932).



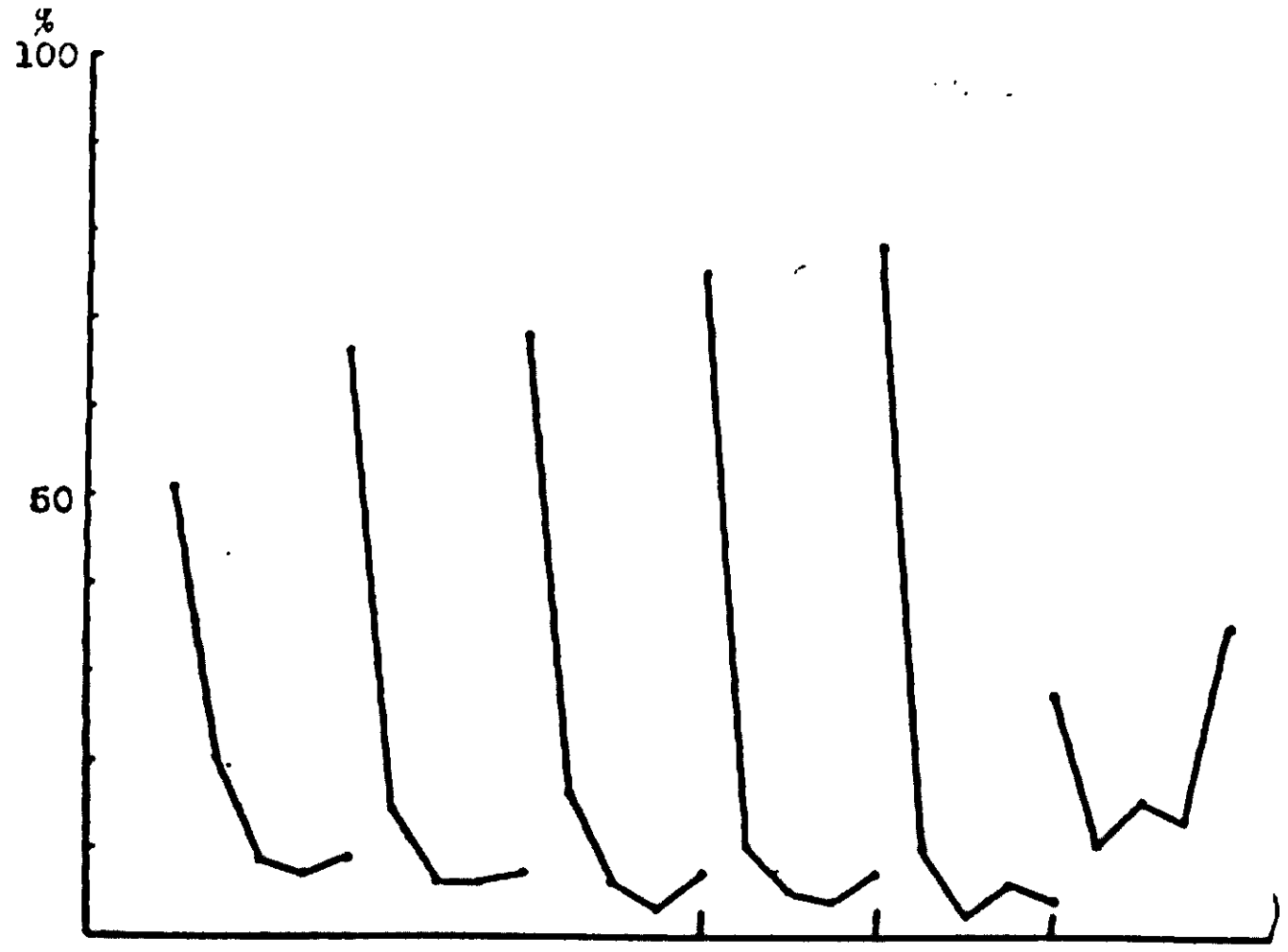
Grootte van het kwadraat in m²:	1	100	900	1	100	900	
Aantal soorten:	6	17	24	10	33	42	(totaal 80)

Fig. 3a. Frequentiecurven van het *Aster Tripolium* gezelschap 1933; ongeveer 300 aaneengesloten hectare.
a. standplaats sterk brak, 48 kwadraten.
b. standplaats zwak brak tot ontzilt, 52 kwadraten.
Abscis: Frequentieklassen: 1, 2, 3, 4, 5, respectievelijk 0-20, 20-40, 40-60, 60-80, 80-100% der kwadraten; dit geldt ook voor alle andere frequentiecurven uit Fig. 3.
Ordinaat: Aantal soorten in procenten.

25 m² nog niet bereikt is, getuige het toenemen van het aantal soorten der vier hoogste frequentieklassen met het vergrooten van het kwadraat. (Zie Fig. 2).

De analyse van de begroeiing der gronden in de Wieringermeer gaf dus een frequentiecurve, welke uitgesproken het type vertegenwoordigt van vegetaties van oekologisch weinig variabele standplaats.

Enkele vegetatievlekken weken echter vrij sterk af. Het zijn de vroegst (1930 en voorjaar 1931) begroeide terreinen, meerendeels begroeid met het *Senecio vulgaris* gezelschap. Het zijn zandbanken, zeegrasvelden, schelpenbank-complexen en dergelijke, waarvan de bovenlaag zeer snel is ontzilt. Deze „oudste" vegetatievlekken in de Wieringermeer zijn steeds de soortenrijkste per oppervlakte-



Grootte kwadraat in m²:	900	900	900	400	100	900
Aantal soorten:	53	83	88	83	81	52
Aantal kwadraten:	20	60	100	100	100	10

Fig. 3b. Frequentiecurven van het *Senecio vulgaris* gezelschap 1931. De eerste 5 curven, van links gerekend hebben betrekking op het geheele gezelschap van 500 hectare, fragmentarisch over de polder verdeeld; de curve rechts heeft betrekking op het gezelschap op een, waarschijnlijk reeds in 1930 ontzilt zandbankencomplex bij De Houkes. Abscis en ordinaat als in Fig. 3a.

eenheid gebleven; hier heeft het zout in de bodem de door het zeewater aangevoerde diasporen slechts over korten tijd na het droogvallen kunnen weg-selecteeren. Zij leverden bij analyse met proefvakken van 900 m² een curve met een maximum links en rechts.

Dit selecteeren met den tijd op zoute gronden is min of meer te vervolgen in de frequentiecurven van de gezelschappen op zwak brak tot ontzilte standplaats in de diverse jaren; ondanks aanvullende migratie door de wind zijn de curven met de jaren iets lager komen te liggen. (Fig. 3 c).

Tot meer commentaar geven de frequentiecurven in Fig. 3 mij vooralsnog geen aanleiding. Zij worden gepubliceerd als specimina van frequentiecurven van uitgestrekte, ijle pioniervegetaties, waar de soorten-concurrentie nog een ondergeschikte rol speelde. In de successie-stadia, b.v. in het *Poa annua* gezelschap en in het tweedejaars *Atriplex littorale* gezelschap verandert de curve ook nog weinig.

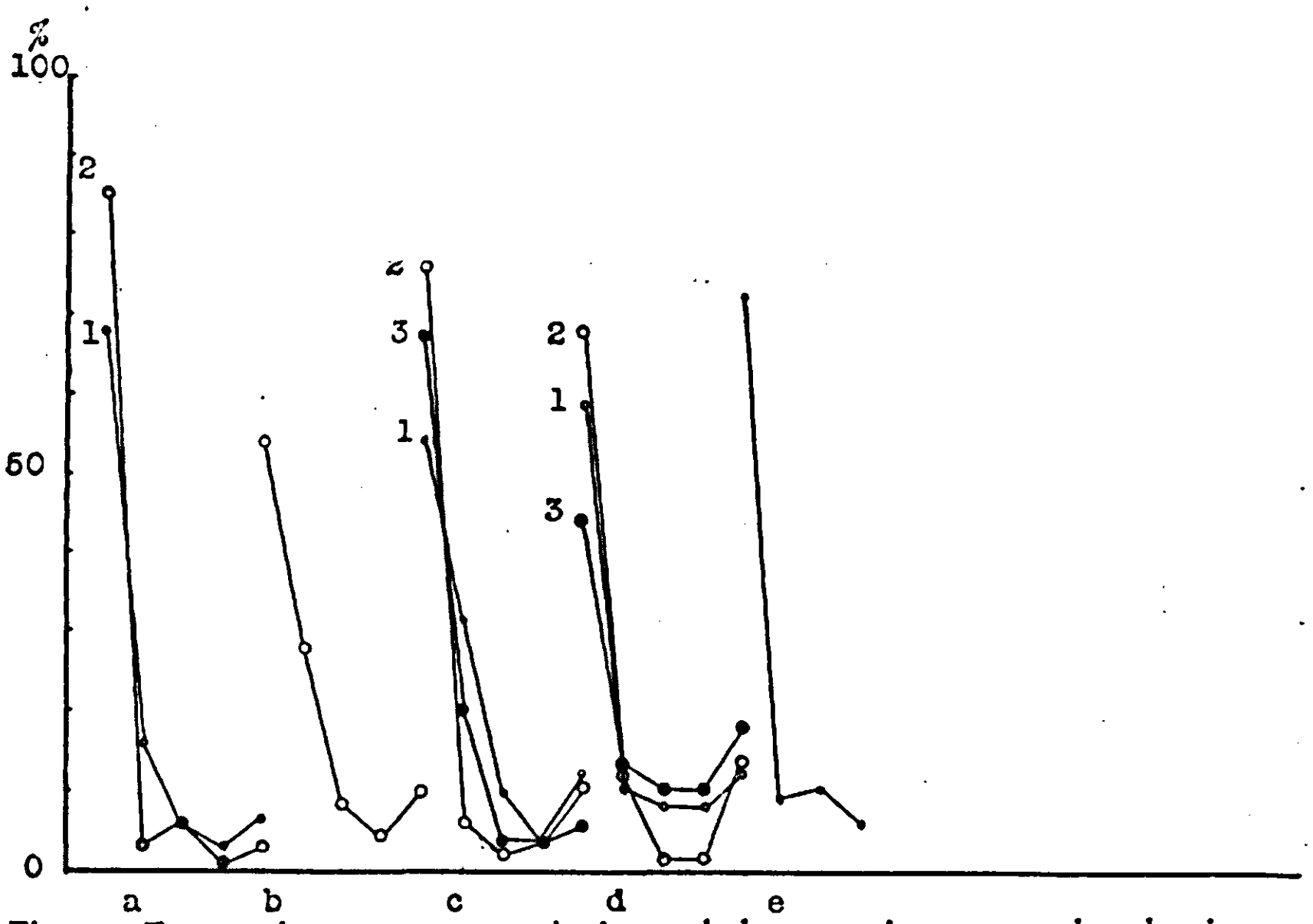


Fig. 3c. Frequentiecurven van pioniergezelschappen in opeenvolgende jaren. Grootte der kwadraten 900 m².

a. *Senecio vulgaris* gezelschap; standplaats ontzilt.
   1. 1931, 88 soorten, 100 kwadraten.
   2. 1932, 68 soorten, 92 kwadraten.

b. *Poa annua* gezelschap, volgend op het Senecio vulgaris gezelschap 1931; 70 soorten, 24 kwadraten.

c. *Aster Tripolium* gezelschap; standplaats zwak brak tot ontzilt.
   1. 1931, 57 soorten, 40 kwadraten.
   2. 1932, 47 soorten, 25 kwadraten.
   3. 1933, 42 soorten. 52 kwadraten.

d. *Atriplex littorale* gezelschap, standplaats zwak brak tot ontzilt.
   1. 1931, 46 soorten, 17 kwadraten.
   2. 1932, 41 soorten, 27 kwadraten.
   3. 1932, 36 soorten, 26 kwadraten, tweedejaarsgezelschap.

e. Alle (261) natuurlijk verspreide soorten der Wieringermeer subjectief verdeeld over vier frequentieklassen.
   Abscis en ordinaat als in Fig. 3a.

Generische Coëfficienten van de Wieringermeer vegetatie.

Jaccard (1932) betoogt de groote beteekenis van het bepalen van de generische coefficient — de verhouding tusschen het aantal Genera en Species — van de diverse vegetatieobjecten van een successie-onderzoek. Met het verloop der successie verschuift de generische coëfficient vaak duidelijk. Deze verschuiving wijst op verandering in het milieu. De generische coëfficient is omge-

keerd evenredig met de verscheidenheid van het milieu in het betreffende gebied en daarbij onafhankelijk van de soortenrijkdom. In een extreem milieu, waar één bepalende factor sterk op de voorgrond treedt, b.v. het zoutgehalte van de bodem, is de generische coëfficient maximaal.

Bepaalt men de generische coëfficient voor de Wieringermeerplantengroei, dan blijkt zij te zijn:

voor de geheele polder met 261 soorten	50,9%
voor het *Senecio vulgaris* gezelschap 1931, met ontzilte standplaats en 167 soorten	53,3%
in het *Poa annua* gezelschap, het tweede stadium der successie op zwak brakke tot ontzilte standplaats met 71 soorten	59,1%
in het *Aster* gezelschap met brakke tot ontzilte standplaats met 81 soorten	64 %
voor de gezelschappen met zoute standplaats en 41 soorten	75 %

Voor oekologische orienteeringen in sociologisch nog te exploreeren gebieden, b.v. in onze koloniën, schijnt mij deze methode van belang, terwijl het ook aanbeveling verdient haar gevoeligheid bij toepassingen in kleiner verband te toetsen.

Ter illustratie volgt nog een voorbeeld van de door mij onderzochte schorren: De generische coëfficient verloopt hier in de zônes *Salicornietum herbaceae, Glycerietum maritimae, Juncus Gerardi-Plantago maritima associatie, Arrhenatherion-vegetatie* van het hooge schor respectievelijk van 100 op 83,3, 74,1 en 60%.

De begroeiing der Wieringermeer en associaties in Zwitsersch-Fransche zin.

De begroeiing van het nieuwe land is een „afspiegeling" van een tweetal halophyten-gezelschappen van slik en schor en van enkele ephemere glykyphyten-gezelschappen van het oude land geworden. Deze laatste zijn deels natuurlijke gezelschappen — éénjarige oevergezelschappen —, deels anthropogene gezelschappen, akkeronkruid-, straatrand-, ruigten-, tredplanten- en kaalslagassociaties. Deze glykyphyten-gezelschappen hebben gemeen, dat zij gaarne op een, aan zouten, in het bijzonder aan stikstof rijk milieu verkeeren. Zij hebben, uitgezonderd de laatste groep, een aantal soorten gemeenschappelijk, misschien qua oekotype verschillend, welke echter in de diverse gezelschappen een verschillende constantie, sociabiliteit en vitaliteit ontwikkelen.

Zooals reeds eerder is uiteengezet, waren naar mijn meening vóór

het droogvallen reeds van het meerendeel der soorten, thans in de Wieringermeer voorkomend, zaden op de zeebodem aanwezig, meer of minder sporadisch verspreid. Dit wil zeggen, dat de diverse genoemde gezelschappen reeds meer of minder volledig in potentie gelijktijdig aanwezig waren op de zeebodem, toen deze droogviel. Dit kwam duidelijk tot uitdrukking in de bonte soortensamengroeiing op de snelst ontzilte en ontwaterde terreinen, de vroeg begroeide schelpen- en zandbanken, waar weinig zaden door het zout zullen zijn weggeselecteerd na het droogvallen.

In tegenstelling hiermede heeft de begroeiing van de zoete wellen waarschijnlijk haar ontstaan in de eerste plaats te danken aan de zaad-aanvoer door watervogels nà het droogvallen.

De Wieringermeer leverde weinig individuen of fragmenten op van associaties in Zwitsersch-Fransche zin; wel kan men spreken van gemengde „afspiegelingen" van dergelijke associaties.

In verband met hare beteekenis voor de Wieringermeervegetatie dienen hier de associaties of gezelschapscomplexen van het schor en slik behandeld te worden, hetgeen zeer in het kort en schematisch in de hieronder volgende indeeling is geschied. Ik geef hierin weer, hoe mijns inziens de enkelvoudige gezelschappen van schor en slik tot associaties of gezelschapscomplexen kunnen worden samengevat. Deze indeeling, waarbij alleen de hoogere planten worden betrokken, geldt alleen voor het Noorden van ons land, Noord-Holland, Friesland en Groningen, terwijl wordt afgezien van de grillige overgang van de echte schorre naar de zilte zandige stranden tusschen duin- en waddenzee, b.v. de Boschplaat op Terschelling. Naast eigen gegevens is er tevens gebruik gemaakt van gegevens van K. Zijlstra en D. M. de Vries. De seriecomplexen zijn slechts als voorloopig begrensd te beschouwen. Hierbij is gebruik gemaakt van enkele associatienamen, welke mij verstrekt werden door W. C. de Leeuw. Door vet gedrukt is aangegeven of een soort dominant kan zijn; gespatieerd cursief beduidt een minder sociale potentie; cursief de soorten, welke bijna onder alle omstandigheden sociaal voorkomen.

De soorten zijn voorts zoo goed mogelijk in volgorde van het serieverband geplaatst, zooals men dit in den regel, gaande van zee naar het land, of op schoorwalschorren gaande van zilt naar ontzilt aantreft. De seriecomplexen zijn vanzelfsprekend op het ééne schor rijker ontwikkeld en wat de structuur betreft gevarieerder opgebouwd dan op het andere.

Limonium vulgare, *Obione portulacoides* en *Statice Armeria* zijn op het „vasteland" èn als plant èn als enkelvoudig gezelschap

zeldzame verschijningen; zulks in tegenstelling met de eilanden Texel, Terschelling en Griend.

Gezelschappen van schor en slik.

Zout	Matig brak
I. Standplaats slik.	
A. *Zostera*-associaties.	B. *Ruppia, Potamogeton pectinatus, Zannichellia*-associatie. **Zannichellia paluster, Z. pedicellata, Ruppia maritima, Potamogeton pectinatus, Ranunculus obtusiflorus.**
II. Standplaats slik.	
A. *Salicornietum herbaceae.* *Spartina maritima.* **Salicornia herbacea ssp. stricta,** *Salicornia herbacea ssp. ramosissima,* (zandige wad-duin-stranden) *Salicornia herbacea ssp. arborea,* (meer brak), **Suaeda maritima,** (vooral zandige wad-duin-stranden), **Aster Tripolium,** (brak, Dollard, Durgerdam)	B. *Scirpeto-Phragmitetum.* **Scirpus maritimus, Phragmites communis, Schoenoplectus tabernemontani,** *Schoenoplectus lacustris* [1]), *Typha latifolia, Typha angustifolia, Ranunculus sceleratus* [1]), *Aster Tripolium, Senecio paluster* [1]), *Atriplex hastatum, Juncus bufonius.*
III. Standplaats lage schor.	
Glycerietum maritimae *Salicornia herbacea* (vn. *ssp. ramosissima* en *arborea*), *Suaeda maritima*	*Salicornia herbacea* (vn. *ssp. arborea* langs de Zuiderzee kust van N.-Holland), *Aster Tripolium*

[1]) Nienburg und Kolumbe (1931).

(waar zware klei of veel detritus),
Puccinellia maritima,
Aster Tripolium (zoutwatervorm),
Spergularia marginata,
S. salina,
Triglochin maritima,
Cochlearia anglica,
Limonium vulgare,
Obione portulacoides,
Plantago maritima,
Glaux maritima.

(brakwatervorm),
Triglochin maritima
Puccinellia maritima,
Cochlearia anglica,
Cochlearia officinalis,
Atriplex hastatum,
Spergularia salina,
Spergularia marginata,
Glaux maritima,
Plantago maritima.

IV. Standplaats middel-hooge schor.

Juncus Gerardi, Plantago maritima-associatie.

Puccinellia maritima,
Aster Tripolium fol.,
Spergularia marginata,
Spergularia salina,
Cochlearia anglica,
Cochlearia officinalis,
Cochlearia danica,
Limonium vulgare,
Obione portulacoides,
Triglochin maritima,
Plantago maritima,
Triticum litorale,
Festuca rubra,
Juncus Gerardi,
Juncus compressus,
Agrostis stolonifera,
Glaux maritima,
Pholiurus filiformis,
Hordeum maritimum,
Apium graveolens,
Artemisia maritima,
Statice armeria,
Phragmites communis,
Scirpus maritimus,
Triticum repens,

Puccinellia maritima,
Aster Tripolium,
Spergularia marginata,
Spergularia salina,
Cochlearia anglica,
Cochlearia officinalis,
Cochlearia danica,
Triglochin maritima,
Plantago maritima,
Triticum litorale,
Juncus gerardi,
Juncus compressus,
Agrostis stolonifera,
Alopecurus bulbosus,
Festuca rubra,
Glaux maritima
Pholiurus filiformis,
Apium graveolens,
Artemisia maritima,
Statice Armeria,
Triticum repens.

V. Standplaats hooge schor, ontzilt of vrijwel ontzilt.

Arrhenatherion-gezelschappen.

Festuca rubra, Agrostis stolonifera, Triticum repens, Poa trivialis, *Poa pratensis, Festuca arundinacea* (brak), *Hordeum secalinum,* **Lolium perenne,** *Trifolium fragiferum, Trifolium repens, Potentilla anserina, Cirsium arvense, Cirsium lanceolatum, Calystegia sepium, Galium aparine, Taraxacum officinale, Leontodon nudicaulis, Leontodon autumnalis, Agrostis tenuis,* en verder diverse glykyphyten, waaronder veel nitrophiele soorten, vooral op open plekken en misschien vanuit „driften" in de winter uitgezaaid.

VI. *Atriplicetum littoralis,* (mihi).

Standplaats *vloedmerken* van wier, zeegras en allerhande ander materiaal, dat door stormen in banden of paketten lager of hooger op het schor geslagen wordt; het levert bij ontleding een N-rijk substraat. Reeds bij betrekkelijk geringe dikte van het vloedmerk sterft de onderliggende grasmat volledig af, zoodat de éénjarige soorten uit de vloedmerk-gezelschappen, het *Atriplicetum littoralis,* niet door Gramineeën-concurrentie wordt gestoord. De wonden in de grasmat helen na twee of drie jaar.
Op de schorren van zilte naar brakke standplaats in den regel: **Salicornia herbacea, Suaeda maritima, Atriplex littorale, Atriplex hastatum, Aster Tripolium, Matricaria inodora.** Verder zeer uiteenloopende vestiging al naar de ziltheid van de standplaats, b.v. van *Pholiurus filiformis, Cakile maritima, Honckenia peploides, Salsola Kali, Chenopodium rubrum, Chenopodium glaucum, Rumex crispus, Rumex maritimus, Senecio vulgaris, Sonchus asper,* enz. (veel nitrophiele éénjarige soorten).

VII. *Puccinellia distans, Spergularia salina-associatie,* (mihi).

Standplaats brakke zandige strandjes op het schor, zilte wad-duinzand-stranden, doch voornamelijk als tredplantengezelschap langs paden op het schor, of op ontmantelde plekken van het schor.
Puccinellia distans, *Puccinellia retroflexa,* **Spergularia salina,** *Salicornia herbacea, Suaeda maritima.* Op de beide laatstgenoemde standplaatsen voegen zich bij de genoemde soorten, die van het schor, welke betreden door menschen en dieren het best verdragen, zooals *Juncus Gerardi, J. compressus, Plantago maritima, Triglo-*

chin maritima, Statice Armeria, Triticum litorale, Glaux maritima, terwijl vooral van *Salicornia herbacea ssp. arborea* de prostrata vorm opvalt. Behalve deze vindt men hier bij afnemende ziltheid *Plantago Coronopus, Atriplex hastatum, Sagina stricta, Coronopus procumbens, Hordeum maritimum, H. secalinum, H. murinum, Lolium perenne, Plantago major, Polygonum aviculare, Poa annua,* waaruit een oekologische verwantschap met het *Hordetum murini* zou kunnen blijken. Ik vermoed, dat oekologisch *Puccinellia rupestris, P. fasciculata* en *P. pseudo-distans* ook in dit gezelschap thuishooren.

De gezelschappen onder II B, III, doch vooral IV zijn wisselvallig complex van structuur, een kenmerk van zich vaak verjongende vegetaties. Diverse soorten, in het schema hierboven vet en gespatieerd cursief aangegeven, kunnen bij hooge dominantie enkelvoudige gezelschappen vormen, welke in mozaiek- of serieverband kunnen liggen. Deze onderscheiding door vet en gespatieerd cursief wordt verderop ook tiegepast bij het behandelen van de afspiegeling der associaties in de Wieringermeer; hier geven zij dus het gedrag der soorten in de Wieringermeer aan. Vooral IV is oekologisch en sociografisch moeilijk in algemeene lijnen te vatten; zonaties *keeren om* bij verschillend zout- en vochtgehalte van de bodem, bij de overgang van zoute naar brakke schor; zij worden beïnvloed door het klei- of zandgehalte der standplaats, enz. Het middelhooge schor maakt den indruk, wat de milieufactoren betreft het meest variabel (labiel in tijd en ruimte) te zijn van het geheele schor en tevens de plaats, waar het samenspel van de directe oekologische factorenwerkingen en concurrentie het meest complex is.

De halophyten-projectie in de halische Wieringermeer was op zijn minst genomen merkwaardig, omdat deze, in tegenstelling tot wat men verwachten kon, beperkt is gebleven.

I A, waarmede onder Wieringen uitgestrekte arealen bedekt waren, verdween met het droogvallen; deze gevoelige halophyten vestigden zich nergens opnieuw in de polder.

De soorten uit I B vestigden zich hier en daar spaarzaam in de polder, doch waren ter plaatse dan sterk sociaal. Zoo bijvoorbeeld bij enkele zoete-wel uitmondingen in kavelslooten in het Oosten van de polder; voorts in zwak brakke randslooten en randkanalen, in 1935 ook de zwak brakke kavelslooten in de infiltratie-terreinen. Er vestigden zich *Zannichellia pedicellata, Z. palustris, Potamogeton pectinatus, Ranunculus obtusiflorus, Lemna minor.*

De migratie is waarschijnlijk in de eerste plaats verzorgd door vogels.

De soorten uit II A werden in de Wieringermeer sterk sociaal.

De soorten uit II B waren eveneens over de geheele polder sterk verspreid; zij kwamen echter alleen weelderig tot ontplooiing op de zoete wellen en in de kwelstrook langs de dijk Medemblik—Den Oever. De vestiging was hier, alle standplaatsen tezamen genomen, betrekkelijk soortenrijk en naast *Scirpeto-Phragmitetum*-soorten van zwak brakke standplaats, treffen wij er diverse van glykische standplaats en uit andere *Phragmition*-gezelschappen. Zoo kwamen hier voor: **Scirpus maritimus** *(compactus en typicum)*, **Phragmites communis**, *Schoenoplectus Tabernaemontani, S. lacustris, Typha latifolia* en *T. angustifolia, Heleocharis palustris ssp eupalustris* en *ssp uniglumis*, **Ranunculus sceleratus**, *R. Flammula, R. repens, Senecio paluster*, **Atriplex hastatum**, **Aster Tripolium**, *Juncus bufonius, J. Gerardi, J. articulatus, J. subnodulosus, Iris Pseudacorus, Salix alba, Phalaris arundinacea, Catabrosa aquatica, Glyceria aquatica, G. fluitans, Festuca arundinacea, Rumex crispus, R. conglomeratus, R. obtussifolius, Epilobium hirsutum, Lysimachia Nummularia, Rorippa amphibia, R. islandica, Stachys paluster, Agrostis stolonifera, Alopecurus geniculatus, Bidens tripartitus, Sonchus arvensis, Tussilago Farfara, Veronica Beccabunga.* De migratie is hier waarschijnlijk ook in de eerste plaats door vogels verzorgd, ook bij de uitgesproken anemochoren.

Uit III vestigden zich in de Wieringermeer alleen de *Salicornia herbacea, Suaeda maritima, Aster Tripolium, Spergularia* soorten. De rest vestigde zich óf niet óf zeer sporadisch.

De soorten uit IV vestigden zich eveneens niet of zeer sporadisch in de polder, afgezien van de reeds genoemde *Aster Tripolium*, de *Spergularia* soorten, *Phragmites communis* en *Scirpus maritimus.* Alleen *Agrostis stolonifera* en *Juncus Gerardi*, dus dominanten van het brakke schor of van brak milieu, kwamen meer frequent in de polder voor, echter niet in verhouding tot hun voorkomen in het omland.

De soorten uit V, dus van het hooge schor, werden in de polder op zwak brakke tot ontzilte standplaats weer meer of minder frequent tot sociaal: b.v. **Poa trivialis**, *P. pratensis*, **Agrostis stolonifera** (niet saline vormen), *A. tenuis, Lolium perenne, Cirsium arvense, Leontodon autumnalis, Festuca arundinacea, F. pratensis*, enz. Ook karaktersoorten van

Voorkomen van zout- en brak-water-halophyten en enkele sterk zouttolerante glykyphyten in de Wieringermeer-polder.

niet voorkomend		sporadisch, de meeste slechts enkele exemplaren met weinig of weinig vitale nakomelingschap		sterker frequent of sociaal	
Statice Armeria	s	*Alopecurus bulbosus*	s 2	*Aster Tripolium*	v
Apium graveolens	s	*Artemisia maritima*	m 1	*Atriplex littorale*	v
Obione portulacoides	s	*Festuca rubra*	v eh	*Atriplex hastatum*	v
Limonium vulgare	s	*Glaux maritima*	m 4	*Salicornia herbacea*	v
Ruppia maritima	s	*Plantago maritima*	m 2	*Suaeda maritima*	v
Zostera species	v	*Plantago coronopus*	s e	*Chenopodium rubrum*	s
Cochlearia danica	m	*Puccinellia maritima*	v et	*Chenopodium glaucum*	s
Honckenia peploides	s	*Triglochin maritima*	m et	*Matricaria inodora*	v
Potamogeton pusillus	m	*Triglochin palustre*	m e	*Rumex maritimus*	s
Salsola Kali	s	*Triticum litorale*	m e	*Puccinellia distans*	m
Ammophila arenaria	s	*Triticum repens*	v et	*Puccinellia retroflexa*	s
Lotus corniculatus ssp tenuifolius	m	*Triticum junceum*	s 1	*Spergularia salina*	v
Ranunculus sardous	m	*Juncus compressus*	s e	*Spergularia marginata*	s
Samolus Valerandi	m	*Cochlearia anglica*	m e	*Agrostis stolonifera*	v
		Cochlearia officinalis	v 1	*Juncus Gerardi*	v
		Carex distans	s e	*Phragmites communis*	v
		Carex extensa	s e	*Scirpus maritimus*	v
		Hordeum maritimum	s 1	*Schoenoplectus Tabernaemontani*	s
		Hordeum secalinum	m et	*Juncus bufonius*	v
		Pholiurus filiformis	s 1	*Typha latifolia*	s
		Sagina procumbens	m et	*Potamogeton pectinatus*	v
		Sagina stricta	m e	*Zanichellia palustris*	v
		Cakile maritima	s 1	*Zanichellia pedicellata*	v
		Oenanthe Lachenalii	m eh	*Alopecurus geniculatus*	v
		Trifolium fragiferum	m 1	*Ranunculus sceleratus*	m
		Euphrasia littoralis	s e	*Senecio paluster*	s
		Atriplex Babingtonii	s e	*Leontodon nudicaulis*	v
				Coronopus procumbens	m

Verklaring:

De letter achter de soort geeft aan of deze in het omland van de polder sporadisch (= s), matig (= m) dan wel veel (= v) voorkwam.

De tweede letter- en cijfer-kolom achter de middelste soortenrij geeft aan het voorkomen in de Wieringermeer-polder; d.w.z.: de cijfers geven het aantal exemplaren aan; e = enkele exemplaren; et = eenige tientallen en eh = enkele honderden exemplaren.

het *Arrhenatheretum* kwamen in de polder voor, deze echter zeer sporadisch b.v. *Arrhenatherum elatius*, *Trisetum flavescens*, *Crepis capillaris*, *Crepis biennis* (determinatie onzeker), *Hypochoeris radicata*, *Pastinaca sativa*, *Tragopogon pratense* en voorts van de

het *Arrhenatherion* karakteriseerende soorten nog: *Rumex acetosa, Cerastium caespitosum, Ranunculus acer, Taraxacum officinalis, Plantago lanceolata, Anthoxantum odoratum, Bromus mollis, Cynosurus cristatus, Dactylis glomerata, Trifolium minus, T. pratense, Chrysanthemum leucanthemum, Holcus lanatus.*

De dominanten uit het ephemere, nitrophiele vloedmerkgezelschapscomplex VI, zooals het zich op de schorre manifesteert, hebben in de eerste jaren onder de pioniers in de Wieringermeer de heerschappij gevoerd. Dit waren dus: **Aster Tripolium, Suaeda maritima, Atriplex littorale, A. hastatum,** *Salicornia herbacea, Chenopodium rubrum,* C. *glaucum* en *Matricaria inodora.*

De dominanten uit het ephemere en waarschijnlijk nitrophiele *Puccinellia distans, Spergularia salina* gezelschap, complex VII, vonden eveneens in de Wieringermeer een gunstig milieu en kwamen vooral in het Noorden van de polder op zanden en in de kwelstrook Medemblik—Den Oever tot welige, sociale ontplooiing. Dit waren dus **Puccinellia distans, P. retroflexa** en **Spergularia salina.** In een dergelijke vegetatie werd in 1934 door P. Jansen de voor Nederland nieuwe soort *Puccinellia pseudo-distans* gevonden.

De „halophyten-projectie" in de Wieringermeer is weergegeven in de lijst op blz. 129, waar alleen de soorten opgenomen werden, die in de omgeving van de polder voorkwamen, en hier dus redelijkheidshalve in hun kwaliteit van halophyt verwacht hadden kunnen worden.

Men ziet, dat voornamelijk min of meer nitrophiele halophyten en uitgesproken brakwaterplanten op het nieuwe land verschenen zijn. In het oekologisch hoofdstuk zal getracht worden, in verband hiermede een hypothese ter verklaring te vormen.

Van de vegetatie van glykische standplaats hebben zich ook eenige nitrophiele (basiphiele), ephemere gezelschappen in de polder gemanifesteerd. Deze gezelschappen kenmerken zich alle door weinig structuur en vele „toevallige" soorten; zij hebben bovendien onderling veel soorten gemeen, welke zich echter in de verschillende gezelschappen in den regel anders sociaal ontwikkelen en een andere constantie bereiken.

De belangrijkste rol speelden de associaties van het *Polygono-Chenopodietum polyspermi-verbond:* het *Bidentetum Tripartiti* en het *Panico- Chenopodietum polyspermi;* voorts de *Hordeum murinum associatie.*

Op de diluviale zanden in het N.O. van de polder kwamen met de jaren meer en meer soorten uit het *Secalinion verbond;* bij-

voorbeeld *Spergularia rubra, Spergula arvensis, Rumex acetocella, Scleranthus annuus, Agrostemma Githago, Viola tricolor* ssp. *arvensis, Apera Spica-venti,* welke laatste soort sinds 1933 over de geheele polder verspreid voorkwam, ook op kleigrond.

Verder doet het veel in de polder voorkomen van *Epilobium angustifolium, Erigeron canadensis, Senecio sylvaticus* denken aan de kaalslaggezelschappen van de bosschen.

Het *Panico-Chenopodietum polyspermi* is een veelvoorkomend akkeronkruidgezelschap van stikstofrijke, vochtige bodem van goede structuur. Het manifesteert zich in de polder door de soorten: *Polygonum Persicaria* (k) [1]), *P. lapathifolium, Chenopodium polyspermum* (k), *Chenopodium album* (k), *Chenopodium rubrum, Chenopodium serotinum, Solanum nigrum* (k), *Capsella Bursa-pastoris,* Senecio vulgaris, *Alopecurus myosuroides,* Sonchus oleraceus, Sonchus asper, *Sonchus arvensis, Stellaria media, Sinapis arvensis, Matricaria Chamomilla, Fumaria officinalis, Euphorbia Helioscopica, Euphorbia Peplus, Thlaspi ervense, Anagallis arvensis.*

De sociofloristiek van deze en dergelijke door de mensch sterk beïnvloede gezelschappen is, mede door de vele toevallige vestigingen, zóó onzeker, dat men hier slechts een orienteerend vergelijk kan aanleggen.

Het *Bidentetum Tripartiti* is een oevergezelschap, dat zich ontwikkelt op stikstofrijke strandjes. Langs onze groote rivieren is het steeds fraai ontwikkeld. Het heeft hier een voorjaarsaspect, waarin Hemikryptophyten en Geophyten overheerschen (misschien reeds een overgang naar het *Phalaridetum arundinaceae)* en een zomer-herfst-aspect, dat voornamelijk bestaat uit éénjarige soorten. Beide aspecten liggen in den regel in serieverband.

Op de invloed van dit gezelschap wijzen in de Wieringermeer: *Bidens tripartitus* (k), *Alopecurus geniculatus* (k), Poa trivialis, *Ranunculus sceleratus, Polygonum hydropiper* (k), *Rorippa islandica* (k), *Polygonum lapathifolium, Polygonum Persicaria, Achillea Ptarmica, Juncus bufonius, Chenopodium rubrum* (k), *Chenopodium glaucum* (k), *Rumex maritimus* (k), *Plantago major, Epilobium parviflorum, Veronica Beccabunga.* Ik acht het *Bidentetum* sterk verwant aan de vloedmerk-gezelschappen van het schor.

Het *Hordetum murini* is een veelvoorkomende ruderaal-associatie op stikstofrijkere, echter meer gesloten bodem; voorkomend langs

---

[1]) k = karaktersoort.

wegen, op stortplaatsen, enz. De volgende soorten in de Wieringermeer wijzen op dit gezelschap: *Hordeum murinum* (k), *Bromus sterilis* (k), *Matricaria inodora*, *Polygonum aviculare*, *Rumex crispus*, *Capsella Bursa-pastoris*, *Coronopus procumbens*, *Plantago major*, *Cirsium arvense*, *C. lanceolatum*, *Tussilago Farfara*, *Lolium perenne*, *Bromus mollis*, **Poa annua**, *Poa pratensis*, **Lepidium ruderale**, *Urtica urens* (k), *Sysimbrium officinale* (k), *Matricaria discoidea*, *Glechoma hederacea*, *Lappa minor*, *Malva neglecta* en *Malva sylvestris*.

Het zal opvallen, dat ter illustratie der afspiegelingen dezelfde soorten bij verschillende associaties worden gebruikt. Daaruit blijkt ten eerste haar onderlinge oekologische verwantschap (nitrophilie), terwijl voorts aan de mogelijkheid gedacht moet worden van het voorkomen van verschillende oekotypen van dezelfde soort in de diverse gezelschappen.

Behalve de soorten van de bovenaangehaalde gezelschappen van het oude land, herbergde de polder nog verschillende méér „toevallige" soorten, welke vrijwel alle sporadisch en meestal op cshelpen- en zandbanken voorkwamen en wijzen op vogelbezoek vanuit de duinen, misschien vanuit de duinplas het Zwanewater. Het zijn de soorten: *Calamagrostis Epigeios*, *Senecio Jacobea*, *Aira caryophyllea*, *Aira praecox*, *Festuca ovina*, *Koeleria albescens*, *Nardus stricta*, *Phleum arenareum*, *Corynephorus canescens*, *Hieracium Pilosella*, *Hieracium umbellatum*, *Hieracium vulgatum*, *Salix repens*, *Arenaria serpillifolia*, *Cerastium glomeratum* en *Stenophragma Thalianum*.

Op dezelfde standplaatsen vallen verder op diverse *Salix* soorten, weinig vitaal ontwikkeld op de droge grond, alleen in 1931 zich vestigend, en waarschijnlijk in verband te brengen met het vele gebruik van rijshout.

Men kan in de Wieringermeer de begroeiing niet zóó schematiseeren, dat men tot hoofd-associatie-complexen komt, welke men ook op het oude land aantreft. De aanvankelijk geringe concurrentie werkte een gemengde vestiging te zeer in de hand, terwijl dit tezamengroeien mede bevorderd werd, doordat de soorten uit de diverse associaties haar nitrophiele aard gemeen hebben. Dit floristisch „onzuiver" zijn van de gezelschappen in de Wieringermeer is ook een eigenschap van alle genoemde ephemere gezelschappen; zelfs de *Arrhenatherion*-vegetaties van het hooge schor kenmerken zich hierdoor. Zoo trof ik bijvoorbeeld in het droge jaar 1934 in de toen bijzonder mooi ontwikkelde *Bidentetum* individuen langs de IJsel bij Velp (Gld) over een vijftal km langs

de rivier reeds 80 uiteenloopende, nitrophiele soorten.

Toch is in de successie der Wieringermeervegetatie wel een zeker, globaal verloop in de belangrijkheid der afspiegeling van de diverse gezelschappen van het oude land aan te geven, zooals het Schema I te zien geeft.

Het Reservaat Aartswoud.

In 1931 werd op de toen nog niet begreppelde kavel C 13 een reservaatje van 50 × 50 m² uitgezet, dat in ongestoorde staat. bleef liggen.

Door een gelukkig toeval was de bodemgesteldheid en daarmede ook de ontzilting op dit kleine perceel zeer variabel (zie Fig. 4).

In 1931 werden een viertal kwadraten midden op het reservaat uitgezet, de nummers 1, 2, 3 en 4, respectievelijk van 1, 1, 9 en 81 m², waaraan later nog de kwadraten 5 en 6, elk van 16 m² werden toegevoegd.

Het volgende staatje geeft een globaal inzicht in het verloop der ontzilting:

Zoutgehalte in grammen keukenzout per liter bodemvocht.

	kwadraat 6		kwadraat 1, 2, 3, 4		kwadraat 5	
bodemlaag	0-10 cm	10-25 cm	0-10 cm	10-25 cm	0-10 cm	10-25 cm
herfst 1931			7.5	20.7		
zomer 1932			15.4	22.2		
winter 1932	5.1	17.0	2.4	10.5	0.16	0.92
zomer 1933	20.0	20.9	11.9	10.8	1.5	0.9
zomer 1934	15.0	17.3	9.8	9.1	1.3	1.0
zomer 1935	4.7	7.2	2.5	1.8	0.6	0.2

De winters 1932 en 1934 brachten de sterkste ontziltingen teweeg. Buiten de *Poa annua*- en mossen-sfeer kon in 1933 en 1934 de zoutconcentratie in de bovenste mm van de grond in droge, warme perioden, ook in het voorjaar oploopen tot enkele tientallen grammen NaCl per liter bodemvocht, soms tot verzadigens toe, vooral op de onbegroeide plekken. In 1935 vond dit nog plaats in de uiterste zoute hoek A.

Op de West-helft, waar de zure bodemlagen vrijwel aan de oppervlakte kwamen, wortelden de planten ondiep, uitgezonderd riet, dat een pH van 1 verdraagt. Deze planten waren hier dus aan grootere schommelingen in de zoutconcentratie blootgesteld dan de dieper wortelende planten op de alkalische Oosthelft, zoodat de glykyphyten zich op de zure bodem, ook bij gemid-

Lijst IV: Soortenlijst van het Reservaat Aartswoud.

	1931	1932	1933	1934	1935
Salicornia herbacea				e	e
Suaeda maritima		s a, m z	e h, z, w	m s, z, m	e h, z, w
Aster Tripolium	27 (7 fr)	e h, m z	s s, mz-o, veel fol	m s, mz-o, veel fol	w s, z-o, m-w
Spergularia salina				e, z	e, z
„ *marginata*			1, m z	e, mz-z	e, mz-z
Triglochin maritima			1, m z	3, mz	3, mz-o
Puccinellia distans		3, z-o	m s, z-o	s s, z-o	s s, z-o
„ *retroflexa*				e, z	e, z
Atriplex littorale	2	m a, z-o		m s, z-o, m	e h, z-o, w
„ *hastatum*	1	m a, z-o	m s, z-o, m-w	m s, z-o, m-w	e h, z-o, w
Chenopodium rubrum	1	z a, mz-o	e, w		
„ *album*				e, o, w	
Agrostis stolonifera			2, o	2, o	2, o
Festuca rubra					1, o
Matricaria inodora			1, o	e, o, w	e, o, w
Coronopus procumbens			1, m z	e, m z	e, mz
Phragmites communis		e, mz-o	10, mz-o, fol	10, mz-o, wat fr	m s, mz-o, wat fr
Poa annua		e t, o	s s, mz-o	s s. mz-o,	s s, mz-o
„ *trivialis*		e, o		s s, mz-o,	s s, mz-o
„ *pratensis*			7, o	7, o	w s, o
Calamagrostis Epigeios			3, o	3, o	w s, o
Lolium perenne			2, o	w s, o	w s, o
Holcus lanatus			1, m z	e, mz-o	e, mz-o
Agrostis tenuis				2, o	2, o
Apera Spica-venti				e, o	
Festuca pratensis			1, o	e, o	w s, o
Carex remota			1, o	1, o	e, o
Plantago major			3, o	e, o	e, o
Senecio vulgaris			e d, mz-o, w	e h, mz-o, w	e h, mz-o, w
Sonchus asper			e, mz-o	e t, mz-o, m-w	e t, mz-o, w
„ *oleraceus*			e, mz-o	e t, mz-o, w	e t, mz-o, w
„ *arvensis*			1, o, fol	1, o, w	1, o, m
Cirsium arvense			2, o, w	e, o, w	e, o, m
„ *lanceolatum*			1, o, fol	1, o, fr	e t, o, m
Bellis perennis			2, o	e t, o	e t, o
Leontodon nudicaulis				e, o	e, o
„ *autumnalis*				e, o	e, o

Taraxacum officinale			1, o, fol	e, o	e t, o
Hieracium vulgatum				1, o	
Erigeron canadensis				e, o	e, o
Epilobium angustifolium				2, o, w	2, o, w
„ *hirsutum*			2, o, w	2, o, w	2, o, w
„ *parviflorum*			2, o	e, o	e, o
„ *virgatum*			1, o	e t, o	e t, o
Polygonum aviculare				e, o	
„ *lapathifolium*				1, o, w	
Stellaria media			e, o	e, o	e t, o
Cerastium caespitosum				e t, o	
Capsella Bursa-pastoris			1, o	e, o	e, o
Ranunculus acer			1, o	e, o	e, o
Potentilla anserina					1, o
Hordeum sativum			1, o		
Cynosurus cristatus			1, o		
Bromus mollis			1, o		
Tussilago Farfara			1, o, fol		1, o, ...
Matricaria Chamomilla			1, o	e, o	
Juncus bufonius			1, mz	1, o, w	

Verklaring der teekens:
cijfers geven het aantal planten aan.
e = enkele planten
e t. = enkele tientallen planten
e h = enkele honderden planten
e d = enkele duizenden planten
s s = sterk sociaal
m s = matig sociaal, of zeer plaatselijk sociaal
w s = weinig sociaal
w = weinig vitaal
m = matig vitaal (voor zoover de vitaliteit niet staat aangegeven is deze normaal geweest).
z a = zwak aggregaat-vormend
m a = matig aggregaat-vormend
s a = sterk aggregaat-vormend
z = standplaats zout, per liter bodemvocht meer dan 10 gram NaCl.
m z = standplaats matig brak, per liter bodemvocht minder dan 10 gram NaCl.
o = vrijwel ontzilt.

deld gelijk zoutgehalte, moeilijker konden handhaven dan op de alkalische grond.

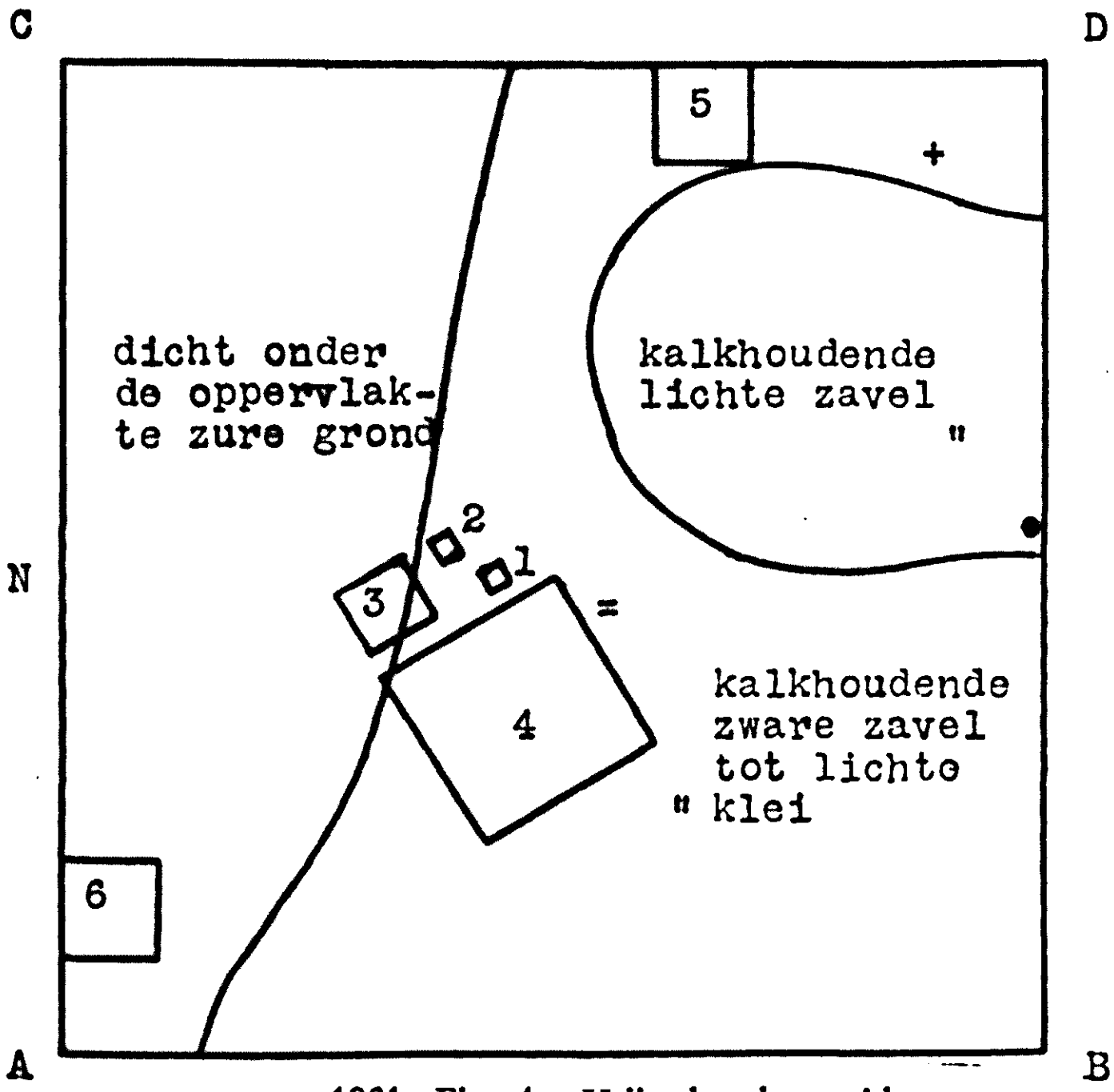
Phragmites was de eenige soort in de Wieringermeer, die dit sterk „zwavelzure" milieu goed kon verdragen. Dit kon a priori verondersteld worden, daar brakwater-rietvegetaties waarschijnlijk het milieu vormen, waarin deze sulfiden-rijke, ontkalkte, bij aeratie door H_2SO_4 en basisch ferrisulfaat zure gronden ontstaan.

De verschillen in zout-toestand van de bodem worden duidelijk in de plantengroei afgespiegeld (zie de schemata in Fig. 4). Het geheele reservaat was in 1931 reeds bedekt door een blauwwieren-kiezelwieren-huidje, dat het dikst werd in de zoute hoek A, en overal stand hield tot in 1935.

In 1931 vestigden zich slechts enkele exemplaren van zes soorten, welke zich in 1932 manifesteerden als ijle zaailingaggregaten. Het zwaartepunt der begroeiing lag naar de minst zilte hoek D. De sterke regens en de daarmee gepaard gaande ontzilting in herfst 1932 verschafte aan de glykyphyten een passend milieu, zoodat in de ontzilte hoek zich een mooi winteraspect ontwikkelde van voornamelijk *Poa annua* en mossen(*Funaria hygrometrica* en *Bryum argenteum*), doch slechts weinig *Senecio vulgaris, Sonchus oleraceus* en *S. asper.* In de volgende winter drongen de glykyphyten van deze hoek uit meer en meer op en breidde op de zoute grond een aggregaat van *Puccinellia distans* zich sterk uit, zulks in tegenstelling tot de *Puccinellia*-aggregaten op de ontzilte grond. De droge zomer 1934 bracht scherpere vegetatie-zoneeringen te voorschijn dan er in de vorige jaren optraden, en daarmede ging gepaard een opleving van *Suaeda maritima* en *Atriplex littorale.* In 1935 is het geheele reservaat meer of minder met grassen bedekt; de zilte hoek met *Puccinellia distans* en nog weinig *Poa annua* en mossen; de ontzilte hoek nog steeds voornamelijk met *Poa annua* en mossen, nu reeds 12 soorten, naast welke zich ook andere grassen, vooral die met vegetatieve uitbreiding, doen gelden. Het riet, dat hier eerst in zijn vierde ontwikkelingsjaar veel uitloopers vormde, treedt hierbij op de voorgrond. Opvallend is de degeneratie bij *Poa annua* en *Puccinellia distans,* die reeds in 1934 merkbaar wordt en tot uitdrukking komt in een geringere reproductie en een sterfte van kiemplanten en jonge planten. Het meerendeel der *Poa annua* planten dateerde nog uit 1932 en 1933.

Tot 1936 werden vijf Fungi op het reservaat gevonden.

Het successie-schema I vindt in het reservaatje Aartswoud een goede toepassing.



1931. Fig. 4a. Vrijwel onbegroeid.

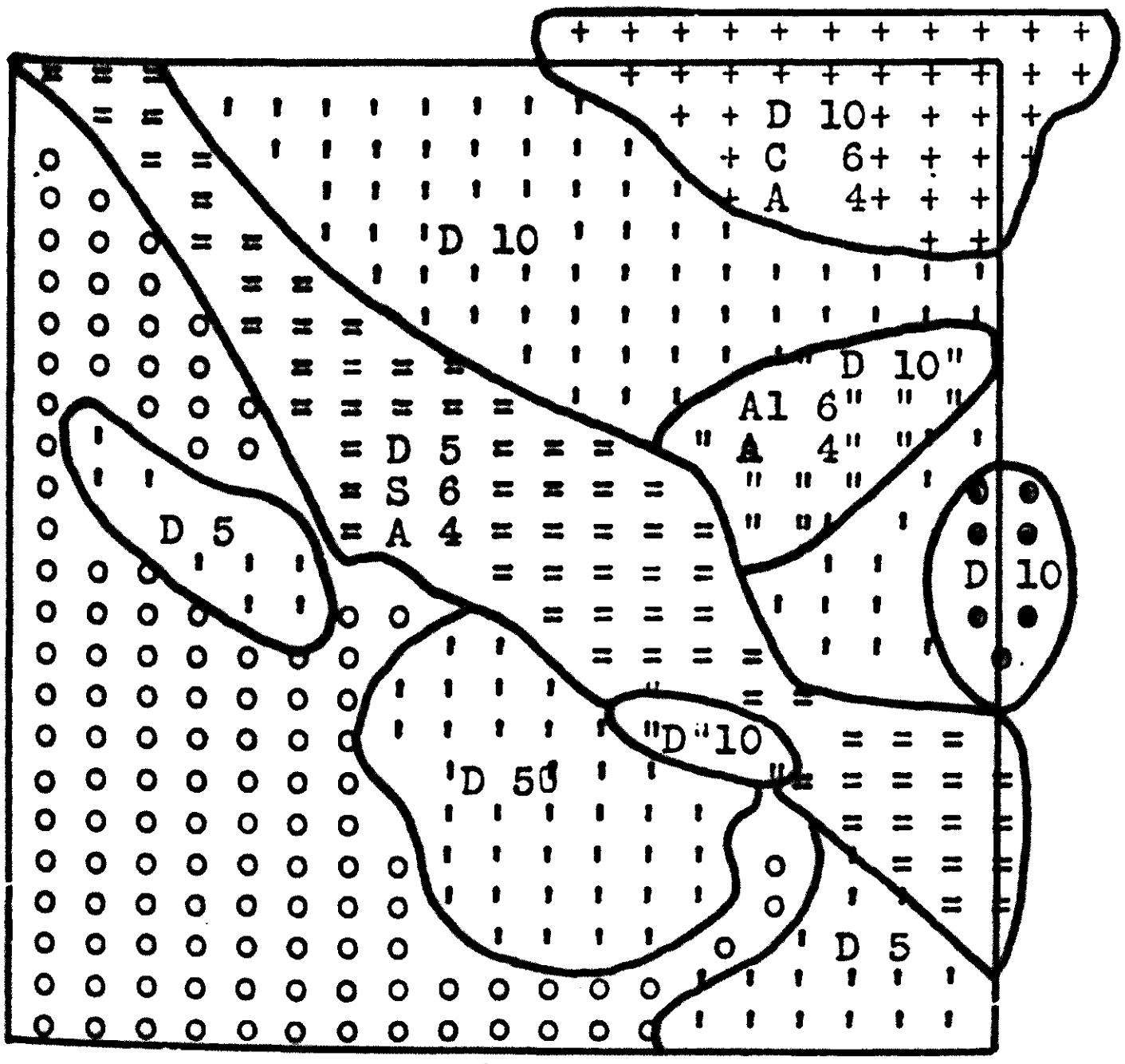


Fig. 4b. 1932

Fig. 4 (a-e). Opeenvolgende begroeiings-stadia van het reservaat Aartswoud (1931-1935).

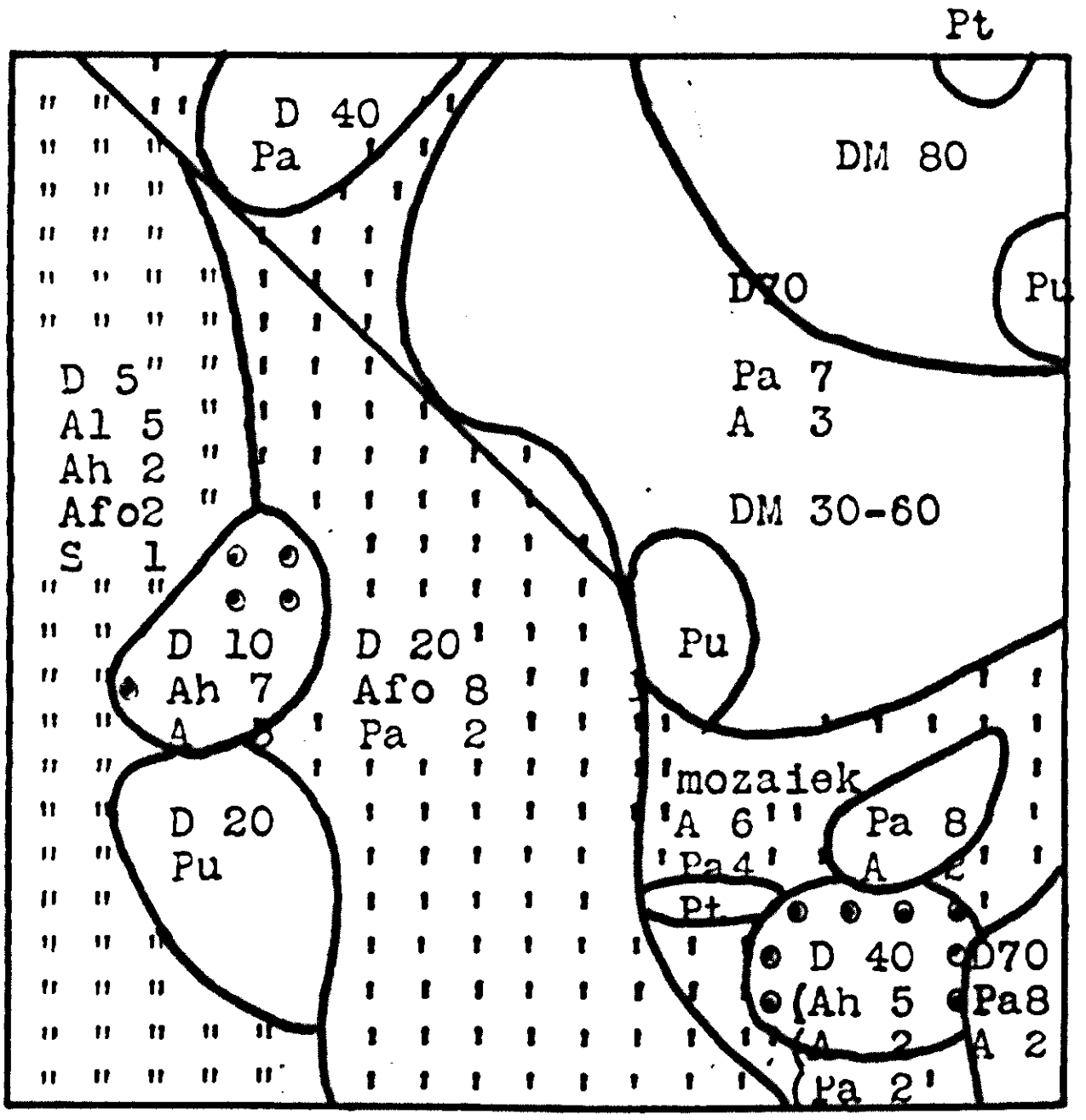


Fig. 4c. 1933

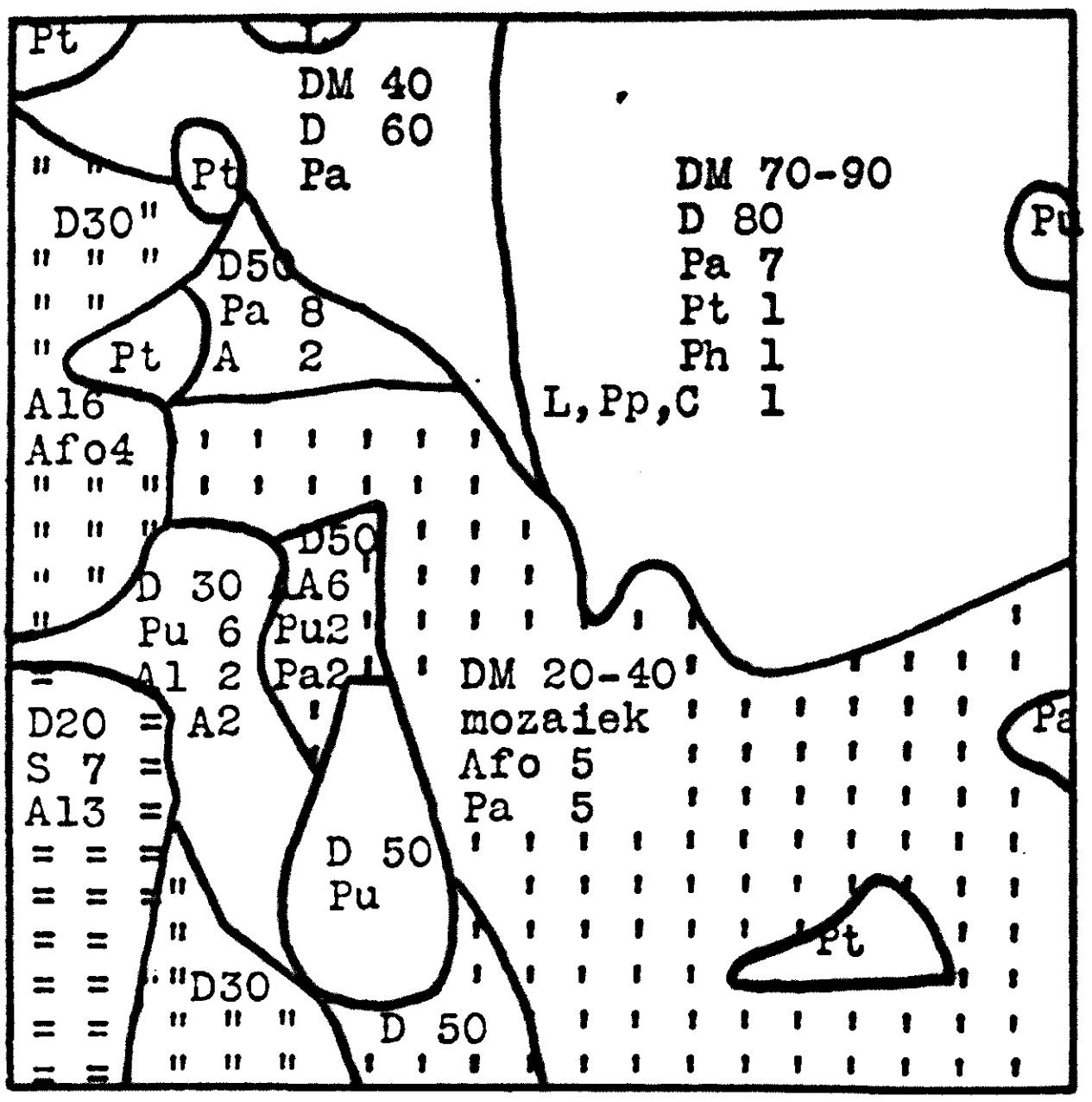


Fig. 4d. 1934

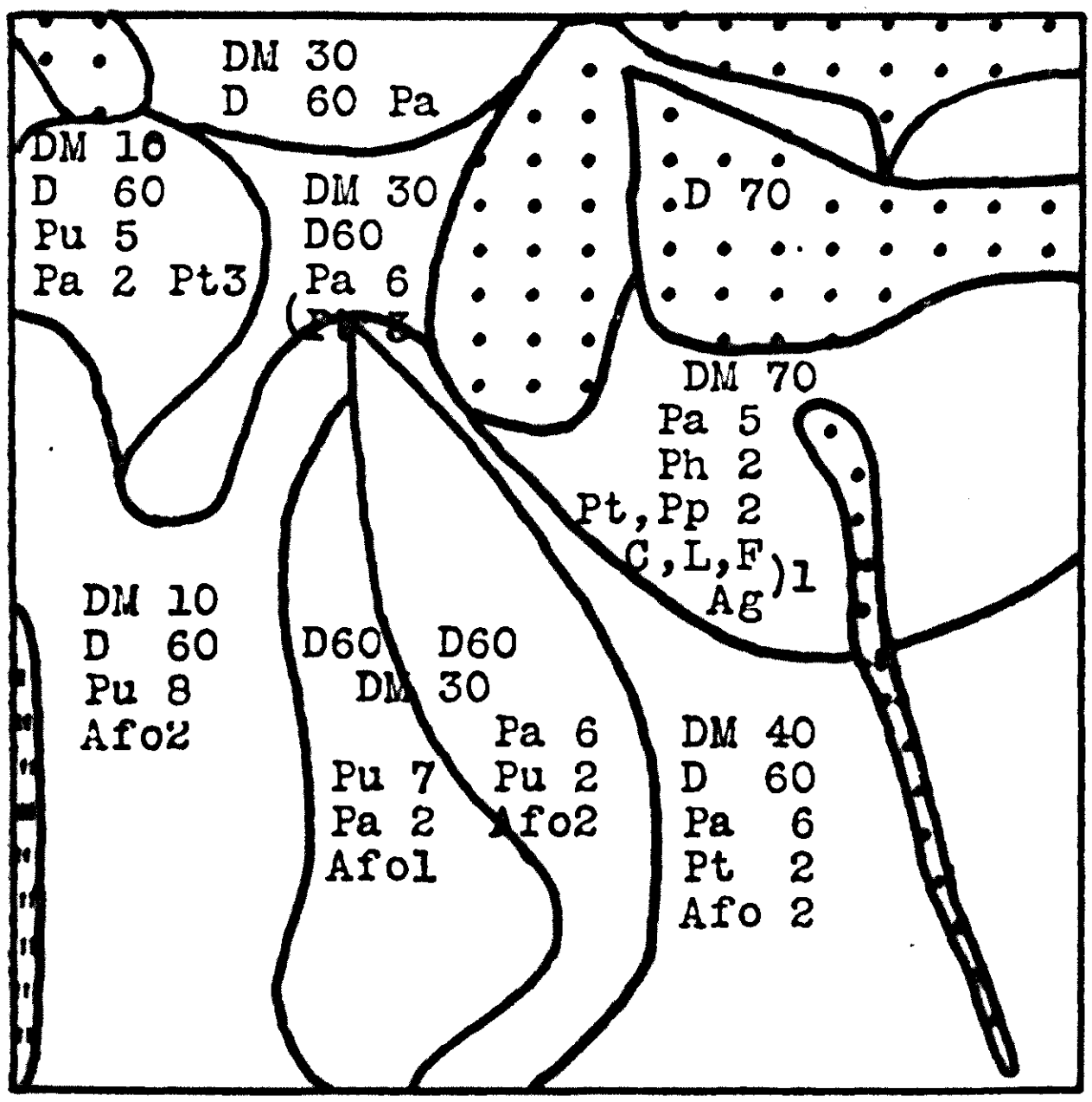


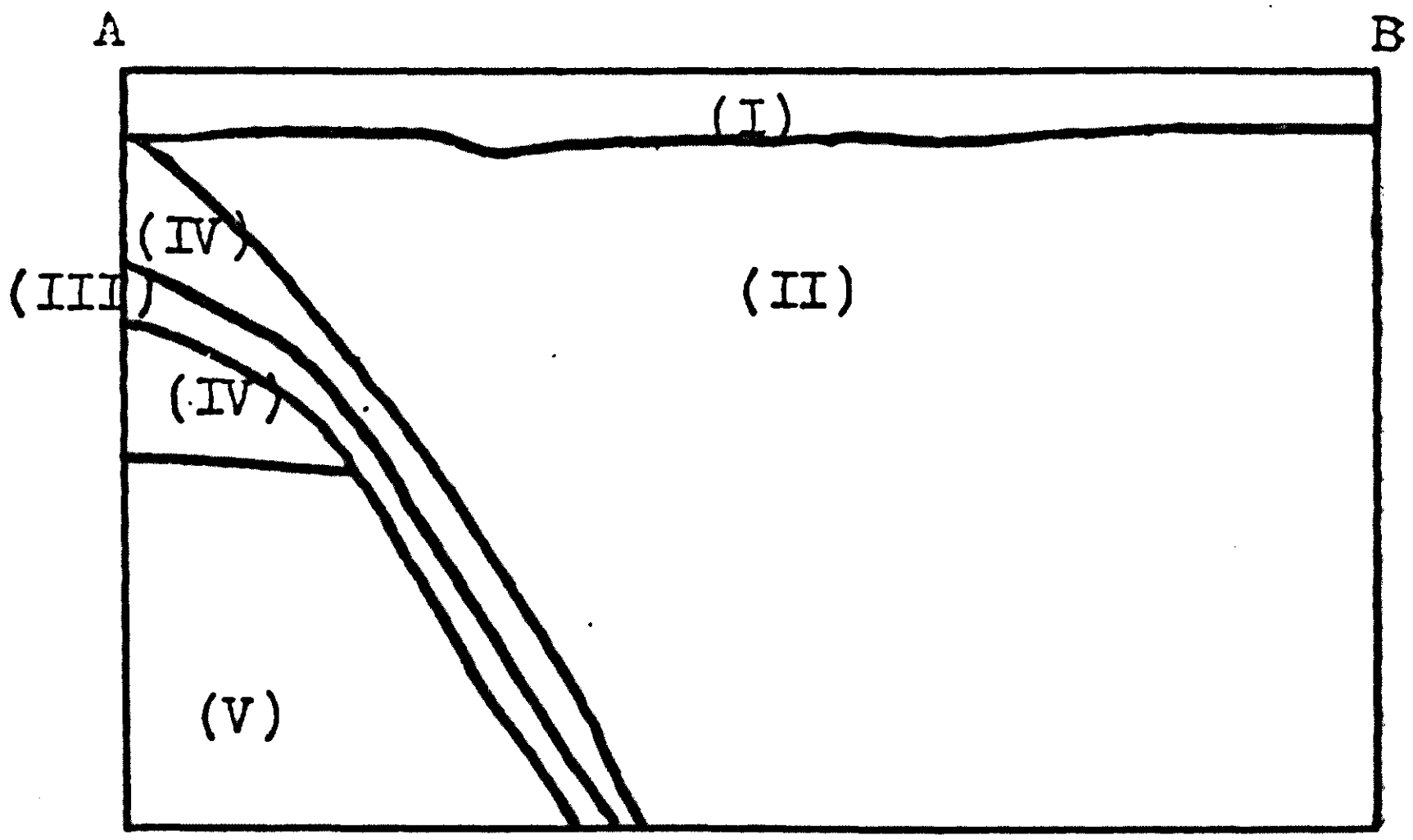
Fig. 4e. 1935

Verklaring bij Fig. 4a tot en met f.

De gezelschappen zijn schematisch begrensd; binnen de grenzen is de gemiddelde bedekkingsgraad in procenten aangegeven (D); de bedekkingsgraad van de mossen in de bodemlaag is apart aangegeven (DM). Voorts is aangegeven het geschatte aandeel in tienden, hetwelk de diverse soorten van de totale massa vertegenwoordigen, b.v. Pa 7, A 3.

S = *Suaeda maritima*
C + *Chenopodium rubrum*
Al ıı *Atriplex littorale*
Ah ⊙ „ *hastatum*
A ı *Aster Tripolium*
Afo „ „ *foliosae*
Ag *Agrostis stolonifera*
Pu *Puccinellia distans*
Pa *Poa annua*
Pt „ *trivialis*
Pp „ *pratensis*
Ph *Phragmites communis*
L *Lolium perenne*
F *Festuca pratensis*
o onbegroeid.

} grassen blanco gelaten



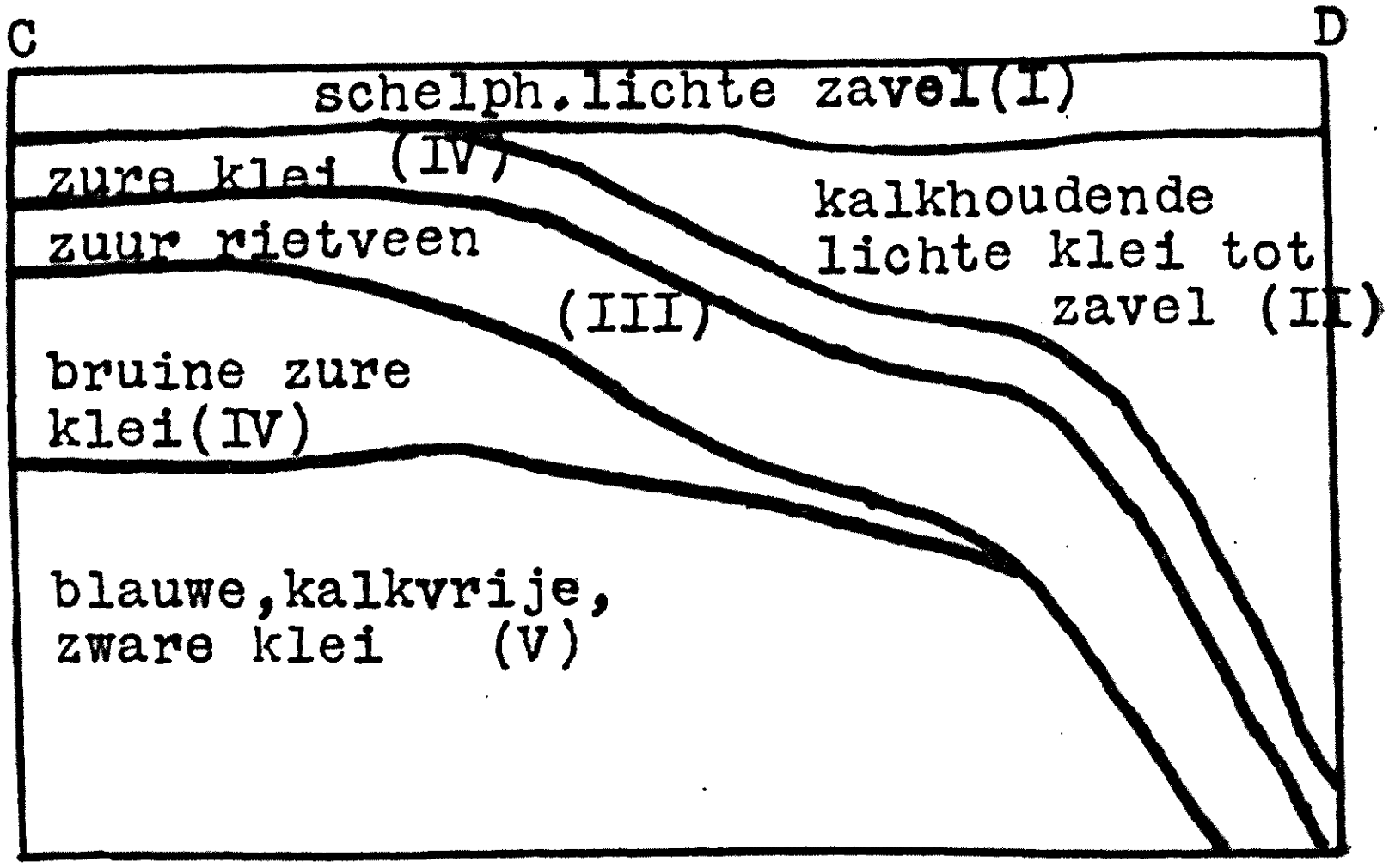


Fig. 4f. Profielen tot 60 cm diepte.

Het Reservaat Kavel K 8.

In 1933 werd de onbegreppelde kavel K 8, ter grootte van 20 hectare, wat betreft de begroeiing één der mooiste kavels uit het wellengebied, tot reservaat verheven. In de herfst 1934 kwam het evenwel om landbouwkundige redenen te vervallen.

De ontwikkeling der begroeiing was tot dat tijdstip nauwkeurig vervolgd, de geheele kavel gekarteerd en geinventariseerd en verder de ontwikkeling vervolgd op 26 proefkwadraten van diverse grootte. De inventarisatielijst en de schematische karteeringen spreken voor zichzelf.

In 1931 stond de kavel grootendeels blank onder het wel- en regenwater. De diepte der plassen was slechts gering, plaatselijk tot 30 cm. Het zoutgehalte van dit water varieerde van 0 tot enkele grammen keukenzout per liter. De zoute grond buiten de plassen bevatte echter meer dan 20 gram NaCl per liter bodemvocht. De plassen geraakten begroeid met wieren, Enteromorpha- en *Vaucheria-species* en dankten hieraan waarschijnlijk een druk vogelbezoek, waarbij veel vogeluitwerpselen werden gedeponeerd. In dit jaar vestigden zich enkele *Phragmition*-planten en wat *Aster Tripolium* op de zoete welbanen.

In de loop van dit jaar werden kavelslooten gegraven; de plassen verdwenen, echter kwam de kavel bij zware regens nog geheel blank te staan (Foto XXII), terwijl de welbanen aanvankelijk drassig bleven. Op de Zuidhelft van de kavel werd over een afstand van ± 150 meter baggergrond uit het aangrenzende kanaal gedeponeerd.

Het Noordelijke deel, ongeveer ter plaatse van de *Suaeda maritima*-begroeiing van 1933, bestond uit zware klei, welke na aeratie matig zuur werd. Voor de rest bestond de bouwvoor uit gemengde, lichtere stortgrond (baggergrond uit de kanalen) of lichtere tot zware zavels.

Zooals uit de vegetatiekaartjes blijkt, was de kavel doorsneden door een net van welbanen. De welbanen bestonden uit een zoete kern van goed doorlatend, grof zand, zooals het profiel in Fig. 5 d aangeeft, begrensd door zeer zoute klei of zavel. Door deze kern van grof zand werd zoet water uit de ondergrond omhoog gestuwd. De invloed van deze zoete kwel op de ontzilting van de aangrenzende zoute gronden is slechts gering geweest. In de diverse jaren kwam het verloop der banen zeer scherp in de vegetatie tot uitdrukking. In 1934 verdroogden de welbanen sterk en werden zelfs de droogste plekken van de kavel, om deze reden waarschijnlijk uitverkoren tot woonplaats van vele muizen. Sindsdien

hebben zij waarschijnlijk gefungeerd als natuurlijke drains.

Men had hier dus naast elkaar zoete, zwak brakke en zeer zilte standplaatsen. Op de zoete welbanen vestigde zich een prachtig mozaiek van *Aster Tripolium*, *Scirpus maritimus*, *Typha latifolia* en andere *Phragmition* planten (zie Lijst V). *Phragmites* kreeg in het droge jaar 1934 in dit complex de overhand en verdrong alle andere soorten (zie Fig. 5 c); beconcurreerde echter ook zichzelf, zooals uit het volgende staatje blijkt.

Phragmites communis.

	1931	1932	1933	1934
uitloopers	enkele lange	zeer veel en zeer lange, tot 50 meter	veel minder en veel kortere	weinig en nog kortere
spruiten per m²	enkele	30—50	100—500 hoogte tot 3½ meter	gemiddeld 50, plaatselijk in de harten der riet-atollen veel minder, tot 0 per m², waar dan begroeiingen van *Senecio vulgaris*, *Sonchus asper* en *Atriplex hastatum* invielen.
Concurrentie met andere *Phragmition*-soorten	geen	geen of weinig	sterk	zeer sterk
Standplaats	nat	drassig	veel droger	zeer droog

Scirpus maritimus. Steeds in gesloten formatie, periferisch met korte uitloopers van 1 à 1½ meter per jaar oprukkend; nooit, zooals riet omsingelingsconcurrentie.

spruiten per m²	enkele tientallen	50—200	200—500	gemiddeld 10—35 in het hart der „atollen".

Het mos *Funaria hygrometrica* vestigde zich in 1933 en 1934 vooral langs de randen der welbanen.

Op de zoute grond kwamen diverse halophyten voor. Vermeldenswaard is, dat de groote populatie van *Suaeda maritima* in 1933 ontstaan is uit slechts één plant uit 1931. Op de geheele kavel, uitgezonderd de welbanen, kwam in 1932 een blauwwieren-kiezelwieren-huidje, dat vestiging van kiemplanten mechanisch kon benadeelen. De zoutconcentratie in dit wiervilt kon in droge, warme zomerperioden, doch ook in het voorjaar gemakkelijk tot

zeer hooge concentraties en tot verzadigens toe oploopen, hetgeen vaak groote kiemplanten-sterfte ten gevolge had, uitgezonderd bij *Salicornia herbacea, Suaeda maritima, Spergularia salina* en *Puccinellia distans*, die tegen de wisselende extremen vrij goed bestand waren.

De bodem-temperatuur in de bovenste grondlaagjes bleek op een vrij winderige zomerdag op deze zilte grond 18° C. hooger te zijn dan op de aangrenzende zoete wel, hetgeen de concentratie-stijgingen wel in de hand zal hebben gewerkt.

Spergularia salina domineerde op de meest zilte plekken, in zouttolerantie gevolgd door *Salicornia herbacea, Suaeda maritima, Puccinellia distans, Aster Tripolium, Atriplex hastatum* en *Atriplex littorale*.

De langzame ontzilting buiten de welbanen was oorzaak van het feit, dat glykyphyten zich op deze kavel slechts weinig vestigden.

De toestand in Juni 1933 komt vrijwel overeen met die in herfst 1932; de populaties waren toen echter wat minder uitgestrekt en raakten elkander nog niet. Het zoutgehalte van de bovenste grondlagen varieerde van sporen tot 3 gram keukenzout per liter bodemvocht; de diepere lagen waren zoutvrij. Deze toestand was vrijwel stationair. In de voorzomer 1933 was de concurrentie tusschen de diverse populaties nog „elkander uitsluitend"; in de nazomer van dit jaar begon riet de zeebies en lischdodde te overgroeien, een proces, dat ten gunste van riet ondersteund werd door verdrogen van de welbaan. In 1934 legden vooral de reeds in 1933 omsingelde populaties van de zeebies het af, terwijl de lischdodde geheel verdween.

Van een onderlinge concurrentie van de uitlooperaggregaten van het riet was niets te bespeuren.

Verklaring der teekens in lijst V.
cijfers geven aan het aantal exemplaren eener soort
e = enkele exemplaren
e t = enkele tientallen exemplaren
e h = enkele honderden exemplaren
z a = zwak aggregaat-vormend
m a = matig aggregaat-vormend
s a = sterk aggregaat-vormend
w s = weinig sociaal
m s = matig sociaal
s s = sterk sociaal
r = voorkomend op de randen van de kavel, voornamelijk op de kanaaloever; of ook elders op de kavel voorkomend, doch alleen sociaal op de kanaalrand.

Lijst V: Soortenlijst van het Reservaat Kavel K 8.

	1931	1932	1933	1934
Salicornia herbacea	e	z a	m-s s	s s
Suaeda maritima	3	m a	s s	m s
Aster Tripolium	e t	s s	s s	s s
Atriplex littorale	e r	z a	m s	s s
„ *hastatum*	e	z a	m s	s s
Spergularia salina	e	m s	s s	s s
„ *marginata*	e	z a	w s	w s
Chenopodium rubrum	1 r	z a	e	e
Phragmites communis	e t	m s	s s	s s
Scirpus maritimus	e t	m s	s s	s s
Schoeneplectus Tabernaemontani	9	w s	w s	w s
„ *lacustris*	2	w s	w s	w s
Heleocharis palustris ssp *eupalustris*	e t	w s	w s	w s
ssp *uniglumis*	e	e	w s	w s
Juncus Gerardi	4	4	4	4
„ *bufonius*		e	e t	e t
Typha angustifolia	4	w s	w s	2
„ *latifolia*	3	w s	w s	w s
Ranunculus sceleratus	e	w s	m s	e h
Senecio paluster	1	z a	e t	
Puccinellia distans	e	z a	w s	m s
„ *retroflexa*		e	w s	w s
Polygonum aviculare				e r
„ *Persicaria*		1	z a	z a
Epilobium parviflorum				1
Plantago major				e
Senecio vulgaris	e	e t r	w s r	w s r
Sonchus oleraceus		e	e	e t
„ *asper*			e	e h
„ *arvensis*				e
Taraxacum officinale				2
Tussilago Farfara		e	e	e
Festuca arundinacea				1
„ *pratensis*			e r	e
Holcus lanatus			1	1
Lolium perenne		e	e	w s r
Poa annua				e r
„ *trivialis*			1	w s r
Matricaria inodora	e	e	w s r	w s r
Secale cereale			e	
Triticum sativum				e r
Hordeum sativum				e r
Erigeron canadensis				e r
Crepis capillaris				1 r
Apera Spica-venti				1
Lepidium ruderale				e r
„ *Draba*				e r
Agrostis alba salina			e r	e
Funaria hygrometrica		e r	w s	m s
Bryum argenteum			e r	w s r

Fig. 5 a, b, c. Reservaat Kavel K 8, respectievelijk in 1932, 1933 en 1934. In 1931 kwamen er slechts enkele *Phragmition*-planten en zeeaster-planten op de welbanen voor. De kavel was toen nog met welplassen bedekt, welke een groenwieren-vegetatie droegen. Zie foto's XXII en XXIII.

Verklaring der teekens:

^ ^ ^ ^ *Aster Tripolium* gezelschap op de welbanen; bedekkingsgraad in den regel 100%.

| | | | | *Aster Tripolium* gezelschap buiten de welbanen; plaatselijk vrij veel *Spergularia salina, Salicornia herbacea* en *Suaeda maritima.*

. . . . Complex van *Phragmites communis, Scirpus maritimus, Schoenoplectus Tabernaemantani, S. lacustris, Typha latifolia, T. angustifolia,* enz., waarin riet dominant is, gevolgd door de zeebies. Bedekking zeer hoog, meestal 100%.

' ' ' ' *Spergularia salina* gezelschap.

- - - - IJle vegetatie van *Spergularia salina* en *Salicornia herbacea.*

+ + + *Salicornia herbacea* gezelschap; in den regel nog al gemengd met *Aster Tripolium* foliosae.

= = = = *Suaeda maritima* gezelschap.

⊙ ⊙ ⊙ ⊙ *Atriplex hastatum* gezelschap.

" " " " *Atriplex littorale* gezelschap; sterk gemengd met *Atriplex hastatum, Aster Tripolium;* plaatselijk *Puccinellia distans* aggregaten.

: : : : *Senecio vulgaris* gezelschap.

De gezelschappen en gezelschapscomplexen zijn op de kaarten schematisch aangegeven; namelijk alleen de dominant of het domineerende gezelschap. In de vegetatievlekken is de bedekkingsgraad in procenten aangegeven.

D 10 = bedekkingsgraad 10%, enz.

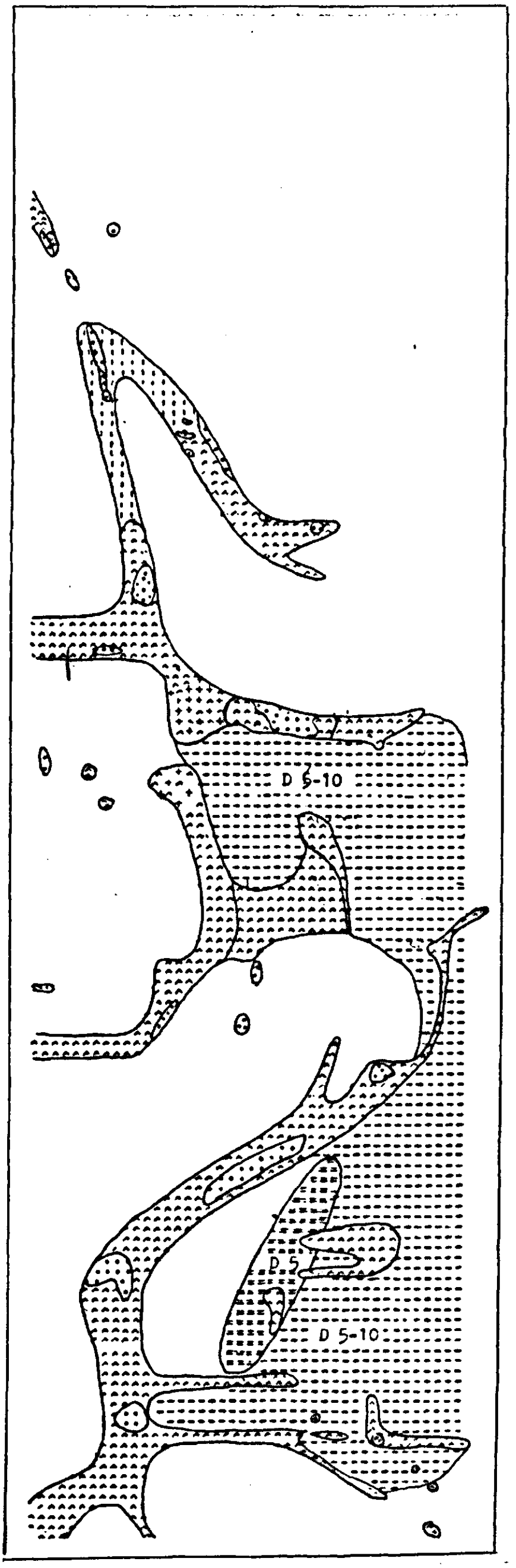


Fig. 5a. 1932.

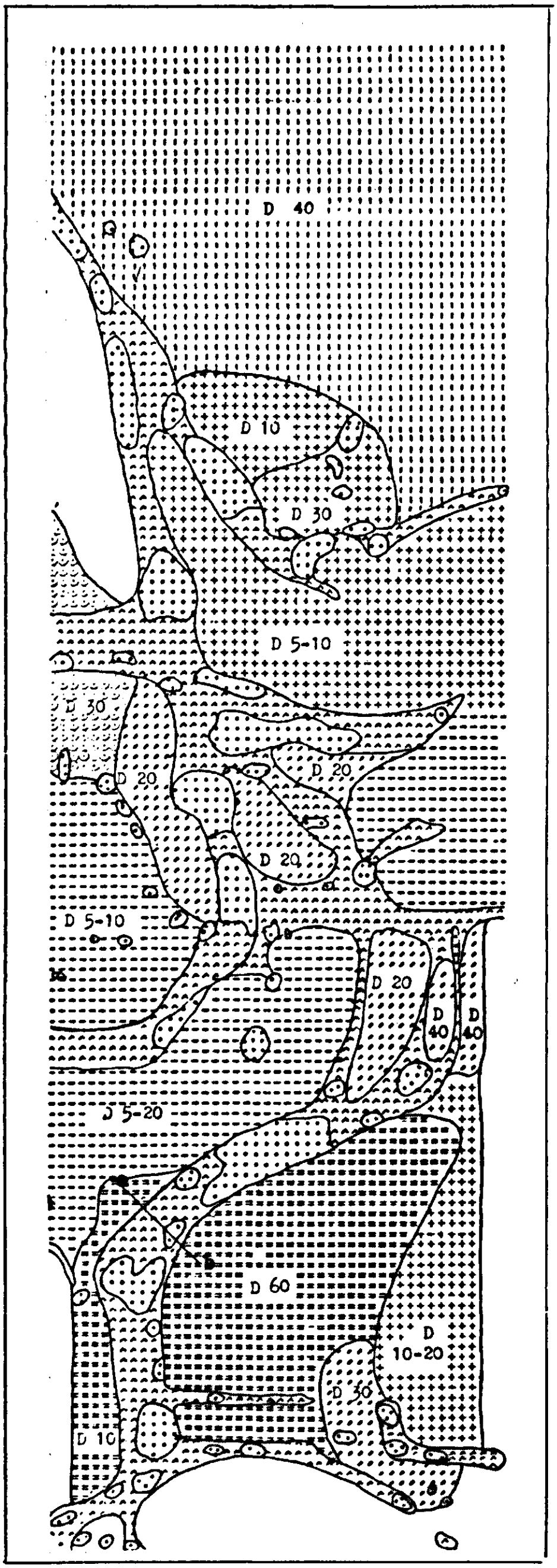


Fig. 5b. 1933.

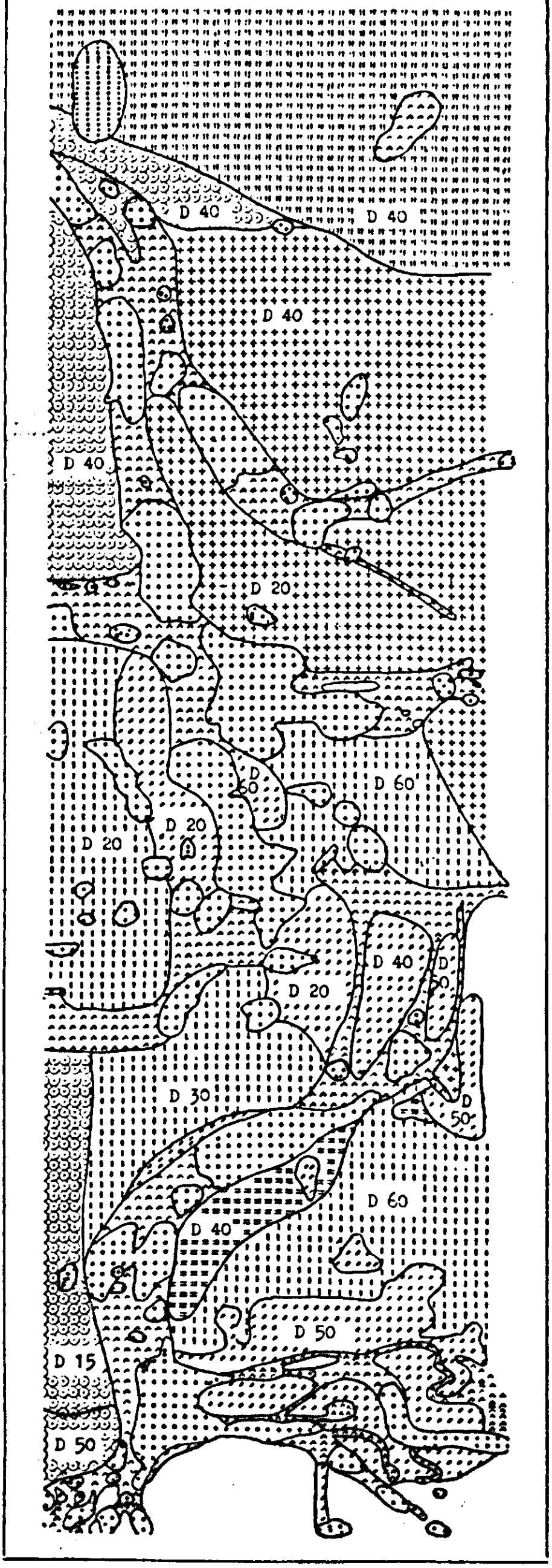


Fig. 5c. 1934.

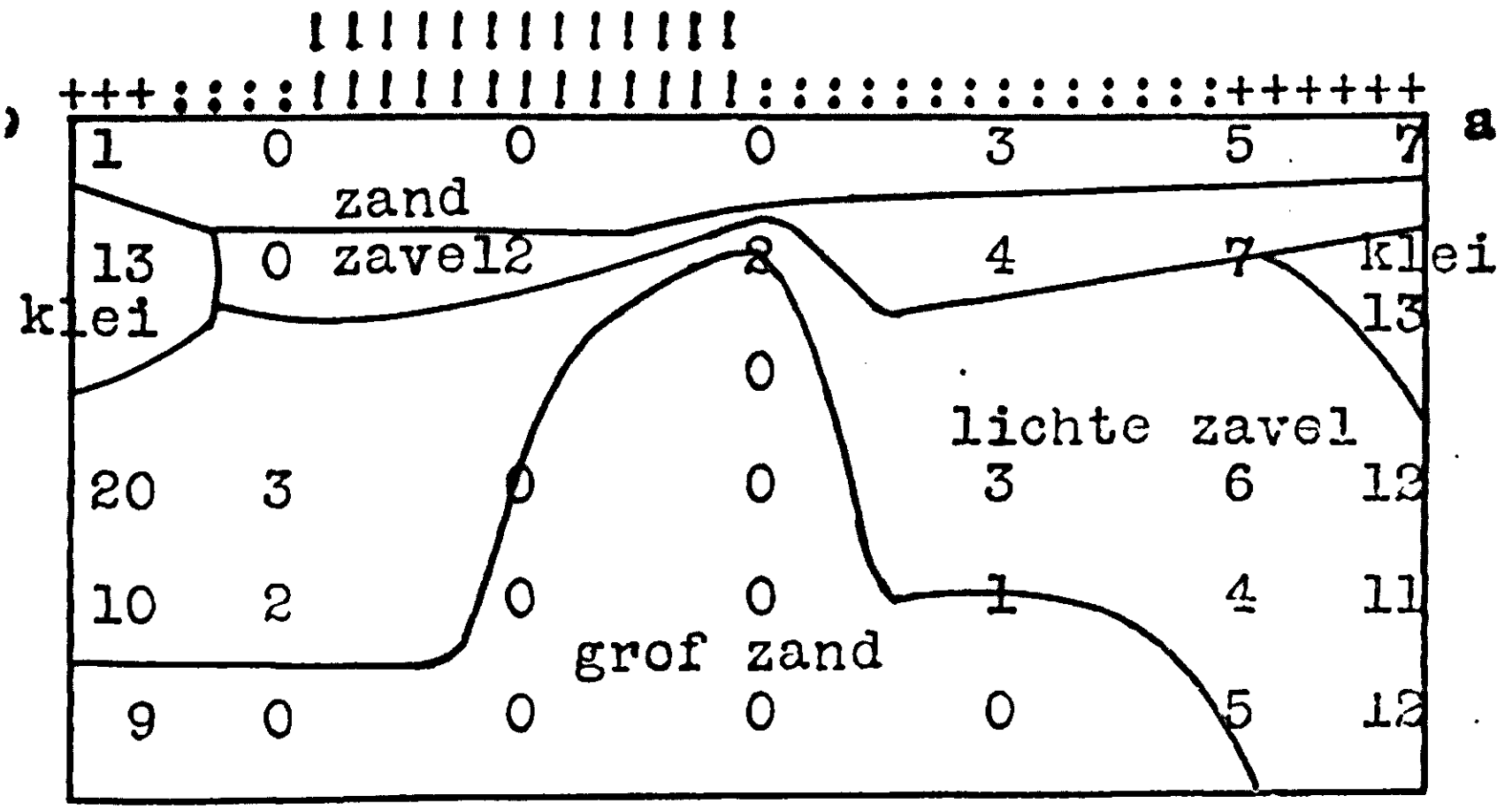


Fig. 5d. Bodemprofiel ter diepte van 1 m dwars door een welbaan van 30 m breedte. De cijfers in het profiel geven het aantal g NaCl per liter bodemvocht ter plaatse. Door de grofzandige kern wordt zoetwater omhooggestuwd.
+ *Suaeda maritima;* : *Aster Tripolium;* ! *Phragmites communis.*
Zie Fig. 5b., links beneden, lijn a-b.

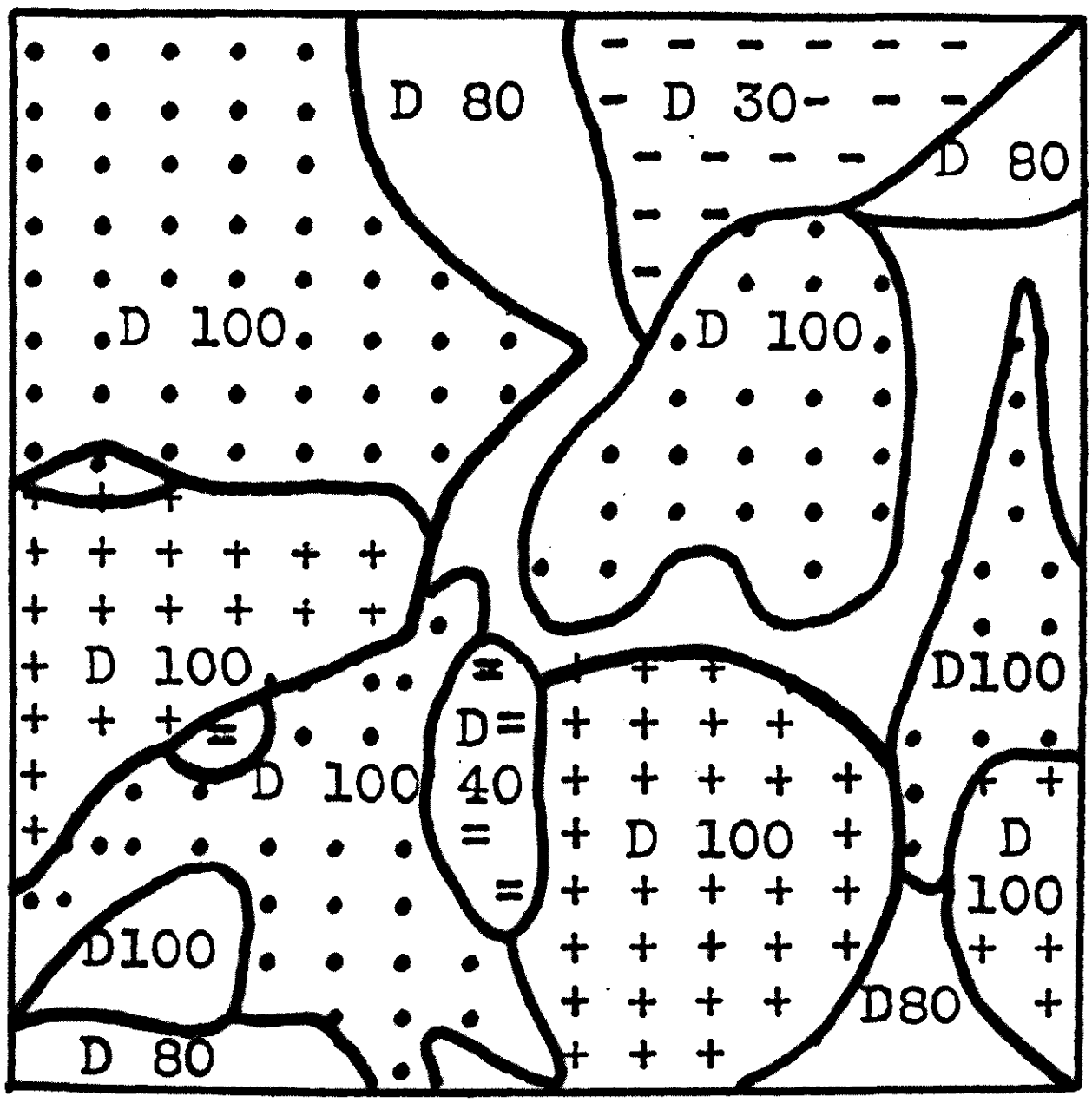


Fig. 5 e. 31-5-1933

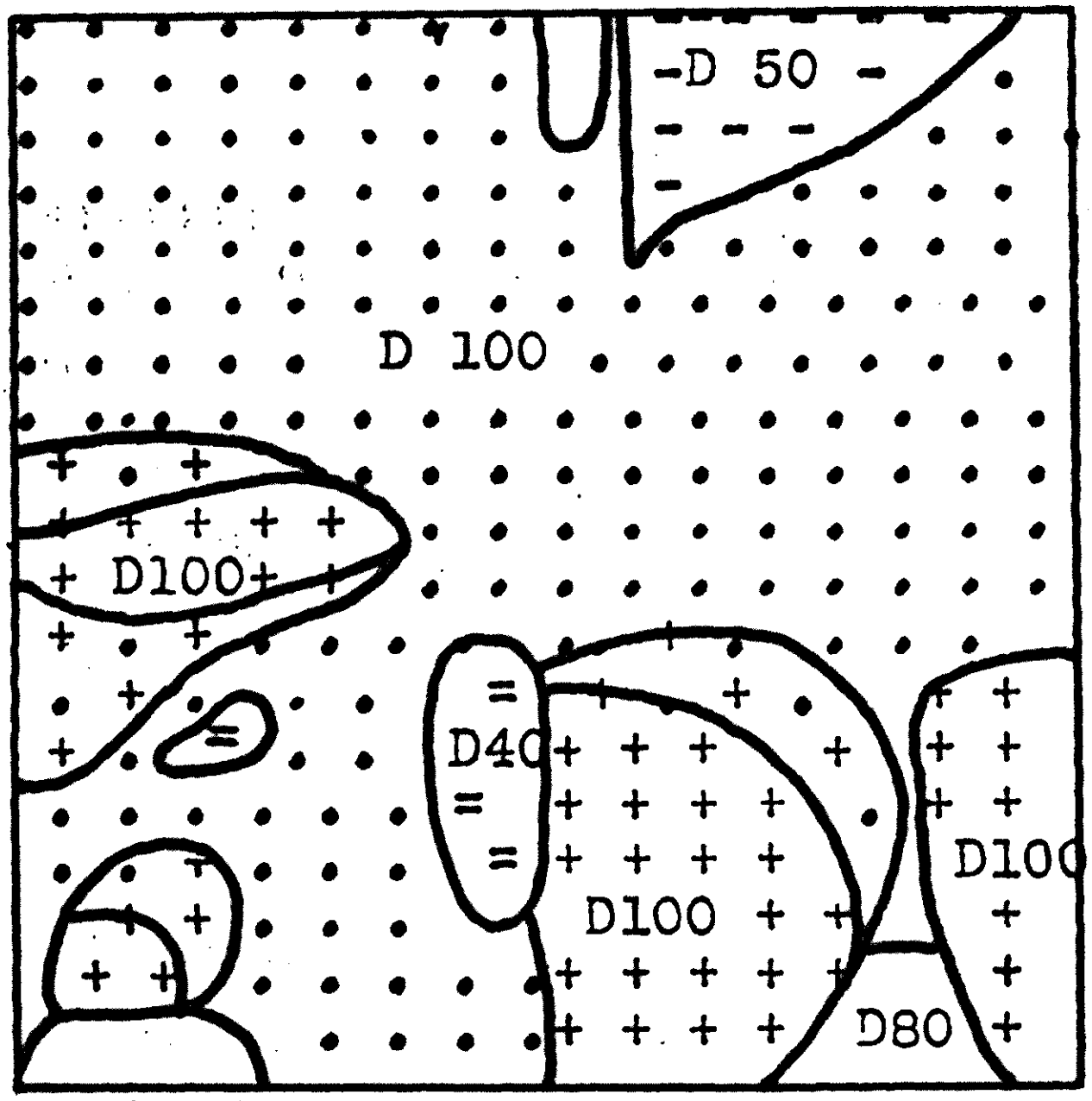


Fig. 5 e. October 1933

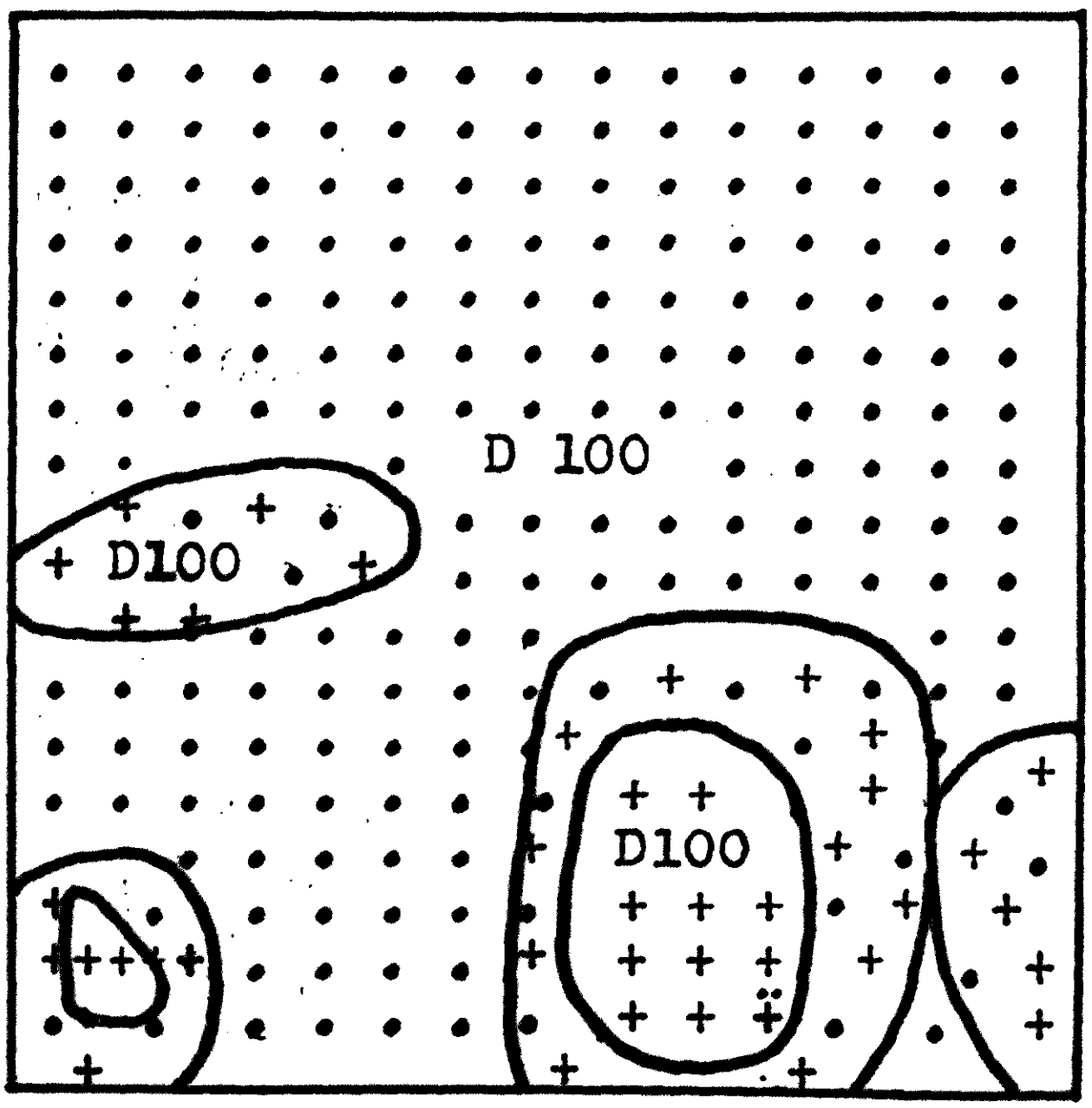


Fig. 5 e. 1-7-1934

Reservaat Kavel K 8. Kwadraat no. 17. Grootte 20 × 20 m². Verklaring: D bedekkingsgraad in %; • *Phragmites communis;* + *Scirpus maritimus;* = *Typha angustifolia;* — *Spergularia salina;* blanco *Aster Tripolium.*

§ 8. *Oekologie.*

De Wieringermeerpolderbodem had bij het droogvallen een zoutgehalte van gemiddeld 20 gram keukenzout per liter bodemvocht. De concentratie werd iets hooger naar het N.O. van de polder en misschien waren reeds vele plekken in het wellengebied zoutvrij. Een oogenschijnlijk ideale gelegenheid dus voor de halophyten uit de omgeving om zich op deze 200 km² te vestigen en hier hun oekologisch kunnen te vertoonen op de legio halische tot glykische standplaatsen, welke als het gevolg van het ontziltingsproces zouden ontstaan, terwijl zij aanvankelijk niet door concurrentie werden gestoord.

Omgekeerd was hier gelegenheid het gedrag van glykyphyten onder deze omstandigheden te vervolgen in deze niet door concurrentie gestoorde „proef".

Vervolgens kon men de diverse soorten op eenvoudige wijze met elkander in de concurrentiestrijd zien treden.

In het vorige hoofdstuk is reeds naar voren gebracht, dat de halophyten-vestiging in de polder karig en specifiek is geweest en dat naast deze schering van bijna louter *nitrophiele halophyten* de inslag gevormd werd door *glykische nitrophiele* soorten, zoowel onder de hoogere planten als onder de mossen.

Door deze geaardheid leed het object uit het oogpunt van het halophytenprobleem echter een gevoelig verlies wat betreft het aantal waar te nemen soorten, doch misschien kan juist de eigenaardigheid van dit ontbreken en weinig vestigen van diverse halophyten in de polder daardoor bijzondere oekologische beteekenis krijgen.

Het zout in de bodem en de betrekkelijk rijkelijke aanwezigheid van stikstof waren dus, getuige de aard der pioniers, de belangrijkste milieufactoren; het bodemtype als zoodanig had in de eerste jaren alleen beteekenis in verband met deze factoren; op enkele landbouwkundige proefvelden bleek Kali op lichte gronden een rol te spelen bij *Senecio vulgaris* en mossen, terwijl de zuurgraad slechts locale beteekenis had op de zwavelzure kleinen en op de zure, diluviale zanden in het Noord-Oosten.

Hoewel van eigenlijk structuurbederf, verwacht op de kleigronden na uitspoeling van Na uit de natronklei, weinig of niets te bespeuren was, dient wel gewezen te worden op de beteekenis, welke losse grond op de plantengroei kon hebben. Op de dichtgeworpen drainsleuven of greppeleinden stond de plantengroei namelijk steeds veel weelderiger dan op de niet gestoorde grond.

Het *halophytenprobleem* is, na door Stocker, Montfort en Keller uit zijn impasse na Schimper te zijn geraakt, steeds meer in den breede uitgebouwd en als probleem op vele oekologische typen overgebracht, vaak op één en dezelfde standplaats, hetzij aquatisch, hygro- of xero-terrestrisch dan wel aerohalisch (Stocker 1928).

Deze typen verschillen in morfologische en physiologische organisatie (succulentie, zoutophooping in weefsels, zoutafscheiding door bladeren, enz.) bij verschillende oekologische optima en variatie-breedten ten opzichte van de zout- en vochttoestand van het milieu, enz. Hierbij kunnen de water-, zoowel als de landhalophyten alle trappen vertoonen van hooge tot lage, scherpe tot vlakke optima, zooals bijvoorbeeld het *Zostera marina*-type met geringe variatiebreedte bij hoog zout-optimum, het *Ruppia rostellata*-type met een optimum bij matig zoutgehalte en een zeer groote variatie-breedte, voorts het *Salicornia*-type met optimum bij matig zoutgehalte, en *Aster Tripolium* met een optimum dat echter afhankelijk van het „voorleven" is (Montfort 1928), in glykisch of vrijwel glykisch milieu. Vanzelfsprekend dienen deze typen *dynamisch* beschouwd te worden. De eene soort reageert sterker specifick op de zout-samenstelling dan de andere. Op dit gebied moet het meeste werk nog gedaan worden, voordat wij onze belangrijkste zoutplanten goed kennen. Haar ontleding door den systematicus in oekotypen binnen de soort zal daaraan echter nog moeten voorafgaan.

Bij de land-halophyten blijft nog de meest interessante vraag, waarom zij niet op glykische standplaatsen voorkomen, daar bekend is, dat vrijwel alle hier wel kunnen groeien.

Montfort stelde ter verklaring zijn „hypothese der directe oekologische zoutwerking" boven de „Verbanningshypothese" (het wegconcurreeren der halophyten door de glykyphyten) van Schimper.

Terecht stelt Stocker de beide hypothesen, vooral wat de landhalophyten betreft, naast elkaar.

Het behoeft weinig betoog, dat in het algemeen de directe oekologische factorenwerkingen op meer extreme standplaatsen een relatief belangrijker rol kunnen spelen dan de concurrentiefactoren.

Hieromtrent kon door de spontane flora van de Wieringermeer eenig inzicht verkregen worden.

De Wieringermeer-vegetatie had zeker beteekenis om eventueel als uitgangspunt van physiologische studies, oekologisch orienteerende gegevens te verzamelen; bijvoorbeeld: waarnemingen over de

graad van succulentie, bezetting door huidmondjes, transpiratie, zoutcumulatie, enz. bij diverse planten op zout- tot glykisch milieu, terwijl ter vergelijking in de nabijheid natuurlijke schorren lagen. Weliswaar blijven dergelijke waarnemingen steeds orienteerend en vaak schematisch, omdat aan het ceteris paribus op de ontziltende grond niet wordt voldaan, doch dit hebben zij gemeen met vrijwel elke „veld"-oekologische waarneming en deze dienen ten slotte toch ook om het physiologisch onderzoek voor te lichten. Van deze gelegenheid werd echter weinig gebruik gemaakt. Door P i n k h o f en v a n E y k werden diverse malen voor dit doel *Salicornia*-planten in de polder verzameld.

Waarnemingen van deze aard vielen buiten het bestek van mijn werk, zoodra er metingen aan te pas kwamen. Van wat „te zien" was, is zooveel mogelijk gebruik gemaakt, terwijl ook „smaak" goede diensten kon bewijzen, vooral bij de zouten verzamelende planten zooals zeeaster en zeekraal en om zich te orienteeren over de heerschende milieutoestand.

De tijd liet niet toe om het eigenlijke milieu-onderzoek over meer dan één boeg terdege onder de oogen te zien. Daardoor genoot de zoutconcentratie de meeste aandacht. Er werden circa 2000 grondmonsters op zout- en vochtgehalte onderzocht, waarbij vooral het milieu bestudeerd werd in het kiemplanten-stadium der soorten en voorts ten tijde van de volle ontwikkeling.

Bij de analyse van het stikstofvraagstuk kon vooral gesteund worden op het microbiologisch onderzoek van de Wieringermeergronden door H a r m s e n, terwijl door mijzelf in verband met de degeneratieverschijnselen der vegetatie diverse monsters werden onderzocht op totaal en gemakkelijk opneembare stikstof en verder ook in het gewas eenige analyses werden verricht. Met het oog op dezelfde degeneratieverschijnselen werden ook diverse P_2O_5-bepalingen in de bodem verricht benevens bodemstructuurmetingen, welke beide echter geen resultaten opleverden. Ten slotte werden ook een aantal pH-metingen in de aan zwavelzuur rijke terreinen verricht.

Het milieu in de Wieringermeer is dus simplistisch onderzocht.

Een enkel voorbeeld uit een onderzoek, dat ik op de schorren van Balgzand tot aan Durgerdam langs de Oostkust van Noord-Holland deed, kan toelichten hoe ik hiermede te kort kan zijn geschoten (zie Tabel XIII).

Uit de tabel blijkt, dat over de korte afstand van een zoneering van drie gezelschappen het zeker niet de NaCl-concentratie alleen is — nog afgezien van specifieke antagonismen-werkingen, die

TABEL XIII.

Zonatie over 50 m, bij een verval van ± 20 cm op een schor ten Noorden van Enkhuizen; 8 October 1932.

Opeenvolgende zones van:	Grondsoort		Structuur	Gram NaCl per lit. bodem vocht in de laag:		% vocht op droge grond in de laag:		P_H	% $CaCO_3$	Totaal N in %	% P_2O_5 in 2% citroenzuur oplossend	% P_2O_5 in geconc. HNO_3 oplossend
		bij mengen		0-10	10-25	0-10	10-25					
Puccinellia maritima	klei	niet klevend	goed	15.6	20.8	72.6	74.2	6.6	7.3	0.45	0.1695	0.1695
Agrostis stolonifera + *Festuca rubra*	klei	matig klevend	matig	5.8	13.0	54.1	62.3	7.0	9.3	0.31	0.1415	0.1769
Triticum repens	klei	sterk klevend	slecht	1.7	7.8	55.2	54.4	7.0	10.0	0.13	0.0309	0.1180

$CaCo_3$, N, P_2O_5 in % op droge grond.

zich in de zonatie manifesteren — doch dat ook de „voedingsfactoren" N en P_2O_5, en voorts de structuur hier hun rol spelen. Vooral het onderzoek naar de stikstofhuishouding op de schor schijnt mij goede resultaten te kunnen opleveren, getuige verder de vernietigende invloed, die vloedmerken van wieren en zeegras op de grasmat kunnen uitoefenen. De zuurgraad zal slechts plaatselijk op deze schorren een rol spelen. Zoo kwam op het Balgzandschor een *Obione-gezelschap* voor met plaatselijk een pH beneden 5 in de rhizosfeer, bij tweemaal dagelijksche doordrenking met zeewater. Verder vond ik op verschillende plaatsen langs de Zuiderzeekust onder de schorregrasmat, zelfs in de *Puccinellia maritima*-zône zwak zure, ontkalkte kleien en zwak zure, humeuze gronden, terwijl bij Durgerdam op de rietschorren zuur, humeus milieu voorkomt.

Bij het onderzoek van de schorren langs Noord-Hollandsch Oostkust bleek mij, dat de factoren vocht en zout steeds tezamen moeten worden genoemd en nagegaan, of, anders gezegd, dat de zouttolerantie of halophilie van de soorten steeds afgewogen moet worden tegen haar vochteischendheid. Het bleek namelijk, dat gaande van de zoute zee naar de brakke zee *Phragmites communis*, *Scirpus maritimus*, *Juncus Gerardi* en *Triglochin maritima* afzakken van de hooge schor naar het slik. *Limonium vulgare*, dat men op Griend, aan de Zuidkust van Terschelling in of in de eindphasen van het *Glycerietum maritimae* aantreft, vindt men langs de brakke

Zuiderzee (bij voorbeeld bij de Fluithoek en bij Enkhuizen) vaak in de hierop volgende zône, de *Juncus Gerardi-Plantago maritima associatie.* Het aardigste voorbeeld was het omkeeren van de zonatie van *Festuca rubra* en *Agrostis stolonifera* iets ten Noorden van Enkhuizen, welke misschien te verklaren is uit een hoogere zouttolerantie en geringere vochteischendheid bij *Festuca rubra* dan bij *Agrostis stolonifera.*

Natuurlijk moet men bij dergelijke vergelijkende studies er steeds op verdacht zijn, dat de mogelijkheid bestaat van „vloeiende" verschuivingen van oekologische typen van de betreffende soortpopulaties met het verloop van de oekologische factoren.

De overgangsgebieden van de zoute naar de brakke schor, van de echte schor naar de zilte duinstranden zijn *mijns inziens* de meest waardevolle terreinen om de oekologische geaardheid der halophyten te leeren kennen.

Het zoo belangrijke onderzoek naar de vochteischendheid van de planten is te velde moeilijk uitvoerbaar. Het vochtgehalte (% vocht op droge grond) zegt hieromtrent zeer weinig, indien het niet steeds betrekking heeft op dezelfde monsterplekken. Alle andere vochttoestandsbepalingen (water- en luchtcapaciteit, hygroscopiciteit, enz.) zijn tijdroovend en werden slechts in enkele gevallen gedaan. Het bleek mij na talrijke vergelijkingen, dat de vochttoestand van de bodem nog beter op het oog kon worden beoordeeld (nat, zeer vochtig, matig vochtig, droog) dan door middel van het bepalen van het vochtgehalte van de grond. Deze bepalingen zijn dan ook vrijwel nergens ter sprake gebracht; hoewel zij voor het bepalen van de zoutconcentratie van het bodemvocht verricht moesten worden. Het zoutgehalte is steeds opgegeven als concentratie van het keukenzout in het bodemvocht, berekend uit door titratie verkregen Cl-concentratie, daar de concentratie in de eerste plaats physiologisch belangrijk is. Van de specifieke veranderingen van het bodemvocht in de Wieringermeer is weinig bekend geworden. Zulk onderzoek vordert zeer veel tijd. Uit een oogpunt van antagonismen zou het evenwel, juist in verband met het optreden van vele glykyphyten bij vrij hooge zoutconcentraties, van belang zijn geweest. Het keukenzout spoelt namelijk sneller uit dan gips; Ca wordt labieler gemaakt in geaereerde grond, vooral bij sterke doorworteling en koolzuurproductie, enz.

De standplaats in de Wieringermeer was veel labieler dan de synoekologische standplaats der schorre-associaties; voorts veranderde ze in één richting met grootere (seizoen) en kleinere variaties in ruimte en tijd. Het zijn vooral de kleinere variaties, die

werkelijke oorzaken van het gedrag der vegetatie zijn.

De groote lijn van de ontzilting werd reeds bij de beschrijving van het terrein gegeven. *Zij spiegelt zich in grove trekken ook af in de vegetatie,* hetgeen een vergelijken van de ontziltings- en vegetatie-kaart 1932 doet zien.

Plaatselijk kan de concentratie van het keukenzout in klein bestek van ruimte en tijd horizontaal en verticaal verschillen.

Greppels en drains waren oorzaak, dat elke akker bestond uit smalle, minder zilte strooken langs de greppels, en een ziltere kern, waar echter door onregelmatig wegzakken van het regenwater, beïnvloed door kluiten en planten, grilligheid van de bodem zelve, vooral op matig brakke grond van 10-15 gram NaCl per liter bodemvocht een variabel milieu geschapen werd.

In principe zou men van de bodem isohalinen tijd-diagrammen moeten vervaardigen, ten einde de correlaties met de vegetatie zoo juist mogelijk vast te stellen. In de praktijk werd zulks beperkt tot het laagsgewijs onderzoeken van de bodem.

Ik bemonsterde in den regel de bodemlagen van 0-10 en 10-25 cm en soms ook de diepere lagen van 25-50 en 50-90 cm; in 1931 echter over diepten van 0-5, 5-10 en 10-25 cm. Vaak werd nog de bovenste mm van de bodem, waarin de wieren en andere organismen zich gevestigd hadden, apart bemonsterd. De concentratie in deze bovenste grondlaagjes is oekologisch zeer belangrijk. Hier vertoeven de zaden, en in het begin ook de kiemplanten, daar veel kiemplanten der dominanten niet direct met haar kiemwortel in den bodem drongen, doch als kiemplant nog wel door de regen verplaatst werden, vooral op onbegreppeld terrein. Wanneer de planten eenmaal geworteld zijn, is bij zeeaster, melden en schorrekruid een zeer snelle wortelgroei waar te nemen. Bij zeeaster vond ik planten, die nog slechts kiemlobben vertoonden, met tot 40 cm lange wortels. Het bestaan der diepstwortelende planten is, vooral bij droogte der bovenste grondlagen, het best verzekerd.

De concentratie in de bovenste mm van de grond kan op sterk brakke en zoute gronden in warme of droge perioden, ook in winter en voorjaar zeer sterk varieeren en gemakkelijk oploopen tot enkele tientallen grammen keukenzout NaCl per liter bodemvocht, soms zelfs tot verzadigens toe en bij sterke regenval weer vrijwel geheel ontzilten. Zanden zijn, wat de concentratieschommelingen betreft, labieler dan kleien en de variatie is het grootst op onbegroeide, vaste en door het wiervilt bedekte grond. Bedekking door vegetatie maakte de toestand voor het verblijf

der zaden in het bovenste grondlaagje veel gunstiger. Overigens geldt natuurlijk: hoe dieper de laag, des te minder variabel in verticale richting. Heeft men dus geen tijd om veel monsters van een bepaalde standplaats in verschillende tijden van het jaar te nemen, dan ligt het voor de hand om alleen diepere lagen te bemonsteren. Dit werd bijvoorbeeld ter grove oekologische orienteering bij de schorregezelschappen door de Vries en mijzelf gedaan. Men loopt dan echter de kans de samenhang met de werkelijke oorzaken van de verschijnselen in de vegetatie te missen.

De variatie in concentratie van het bodemvocht, zoowel verticaal als horizontaal, in de diverse grondlagen, was vooral sterk op matig brakke grond na zware regenval. In regenperioden was er in den regel, al naar de regenval, een afname van concentratie van beneden naar boven; in droge, warme perioden kon de concentratie in de bovenste grondlagen belangrijk hooger zijn, vooral in de bovenste 5 cm en de reeds genoemde oppervlakkige laagjes. Het kwam echter ook voor, dat de bovenste grondlagen op een zelfde terrein aanmerkelijk zouter en dan weer zoeter waren dan de onderliggende lagen. Waterafvoerende bodemlaagjes zooals schelpen- en veenlaagjes konden een belangrijke invloed hebben op de zouttoestand van de bovenliggende grond. Zoo werkte bijvoorbeeld het dunne veenlaagje in het Zuid-Westen van de polder sterk ontwaterend en ontziltend op de bovenliggende lagen, zoodra het niet dieper lag dan 30 cm.

Op plaatsen, waar het veenbandje dieper wegdook kon de concentratie van het bodemvocht op eenzelfde bodem-niveau over korte afstand gemakkelijk 20 gram NaCl per liter bodemvocht verschillen (zie Foto XVII). Op plekken, waar het regenwater verzameld werd en ter plaatse in de grond wegzakte, kon zeer plaatselijk de concentratie sterk verschillend zijn van die uit de directe nabijheid, bijvoorbeeld de grond onder en tusschen de greppelkluiten. De akkers van de begreppelde kavels waren ten deele bedekt met groote kluiten, welke er bij het graven der greppels opgeworpen waren. Deze kluiten konden soms 2 à 3 dm hoog zijn. Kleikluiten bleven geruimen tijd bestaan. Tusschen de kluiten op de vlakke bodem werd de meeste regen verzameld. Vooral na zware regenval kon het bodemvocht onder kluiten per liter 15 g NaCl meer bevatten dan op eenzelfde niveau vlak er naast, waar geen kluiten lagen. Het volgende staatje van zoutconcentraties (g NaCl per liter bodemvocht) demonstreert dit: A: 16 boringen op 1 dm^2, op een plek zonder kluiten, bodemlaag 10—25 cm.

B: 16 boringen op 1 dm², op een zelfde niveau, 15 cm. van A verwijderd, onder de rand van een kluit van 50 × 20 cm. oppervlakte.

A:	7.09	6.58	5.75	4.98
	6.92	6.31	4.41	4.44
	6.81	5.54	5.11	4.08
	6.82	5.64	4.84	4.15
B:	14.5	13.6	12.8	12.5
	14.0	13.7	13.1	12.2
	14.1	13.8	13.0	12.0
	14.0	13.2	12.5	11.6

Groote concentratie-sprongen traden na regen vooral ook op langs barsten in de grond en in de kleigrond langs de kanalen der afgestorven rietwortelstokken, waarlangs het regenwater een weg vond en waarin ook bijna steeds wortels aangetroffen werden.

Interessant was de plaatselijke ontzilting onder skeletten van *Atriplex-*, *Suaeda-* en *Salicornia* planten; vooral van *Atriplex littorale* (zie Fig. 6). *Aster Tripolium* bevorderde dergelijke plaatselijke ontzilting niet of zeer weinig. De skeletten fungeerden klaarblijkelijk als regenvangers, terwijl hun wortelkanalen wel mede de ontzilting zullen bevorderd hebben. *Senecio vulgaris* die zich onder levende *Chenopodiceae* niet waagt, profiteert wel van deze plaatselijke ontziltingen onder de doode planten en zoo vond men dikwijls *Senecio-*„kragen" om meldeskeletten (Foto XIX).

Dit verschijnsel vond ook plaats op het zeer zilte, niet in détail ontwaterde Amstelmeerstrand in 1932 onder *Suaeda-* en *Salicornia*-skeletten en bevorderde zoodanig de vestiging van *Aster Tripolium*, welke daar op de zoute, onbegroeide grond niet mogelijk was.

De détailontzilting van de Wieringermeer was èn als gevolg van de onregelmatigheid der bodemgesteldheid èn als gevolg van de diverse factoren, welke hierop van invloed waren, *grillig*.

Dit komt dan ook zeer duidelijk in de *onregelmatigheid der vegetatievlekken* op de detailkaarten tot uitdrukking.

Gaat men het verloop van wortels in de grond in verband met het zoutgehalte na, dan blijkt, dat de wortels van één plant bij zeer verschillende concentraties voorkomen. Zoo stonden bij voorbeeld de meerjarige zeeasters op tot 25 cm diepte ontzilte zanden door haar meer dan 90 cm diepe beworteling ook in con-

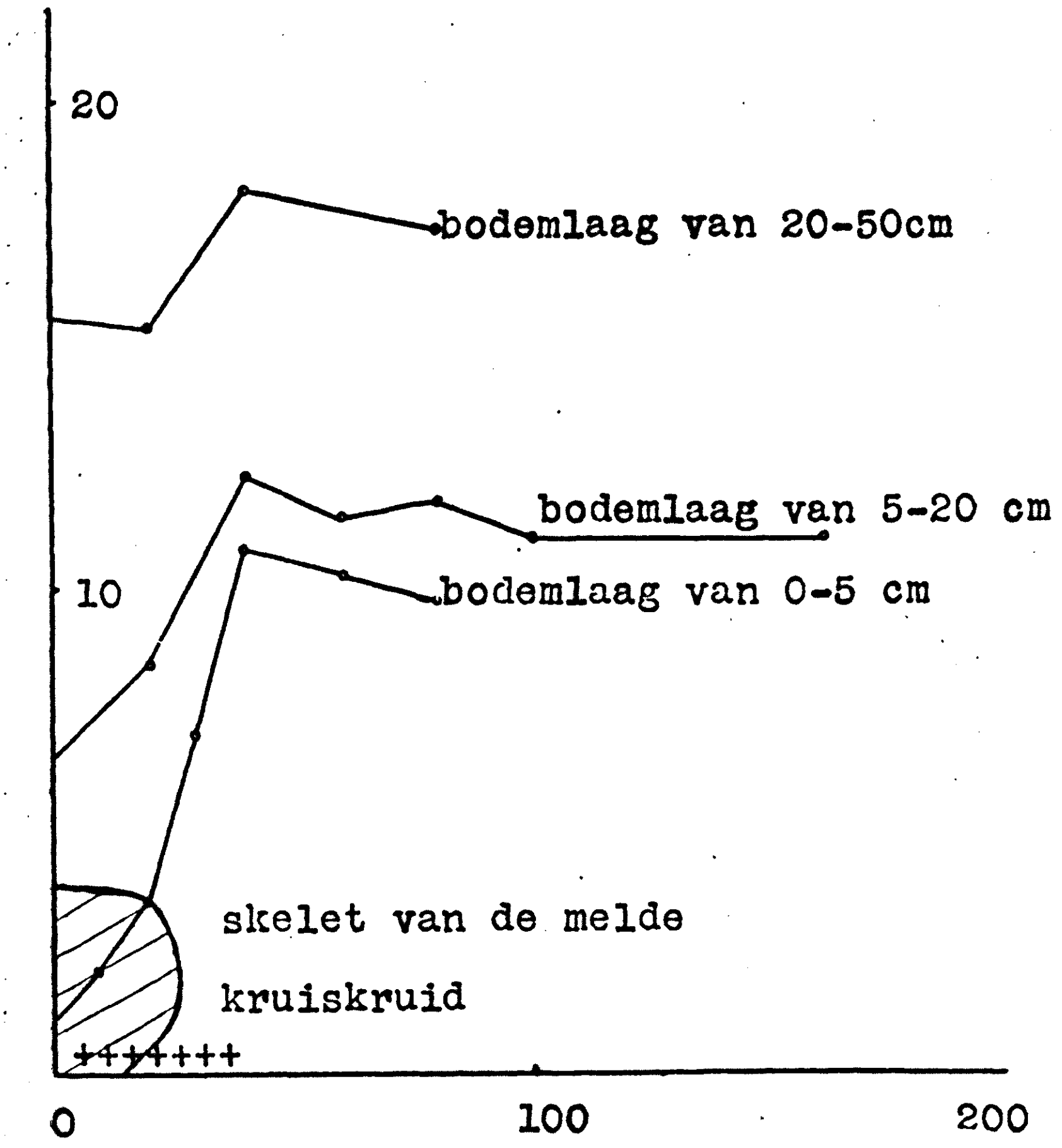


Fig. 6. Zoutconcentratievermindering onder een skelet van *Atriplex littorale* (geharceerd). Op de ontzilte plek vestigt zich *Senecio vulgaris* (+). Abscis: afstand in cm van de wortelvoet der melde. Ordinaat: zoutgehalte in g NaCl per Liter bodemvocht.

centraties van meer dan 20 g NaCl per liter bodemvocht. Van een uitlooper-aggregaat van riet kwamen spruiten in vrijwel zoutvrije en in zeer zilte grond (20 g NaCl per liter bodemvocht) voor; deze laatste stierven echter het volgend jaar af. Eens vond ik in de Wieringermeer wortelende uitloopers van eenzelfde rietplant bij pH's van 7 tot 2. Riet kan betrekkelijk goed op de door zwavelzuur verzuurde plekken groeien; op

droge standplaatsen op kavel C 24 bleek het zelfs, dat riet zich op deze zure gronden beter kon ontwikkelen dan op de alcalische.

De levende begroeiing heeft de tendens haar zilte standplaats nog te verzilten, als gevolg van sterke verdamping door de begroeiing en capillaire opstijging van het bodemvocht. Z u u r constateerde bij dichte begroeiïng in de Proefpolder Andijk zelfs concentratiestijgingen van 10 g NaCl per liter bodemvocht. In de Wieringermeer kwam zulks in *Aster*-begroeiïngen nooit boven 4 g NaCl, welke stijging ook door capillaire opstijging als gevolg van verdamping van de grond te verklaren zou zijn.

Zoutonttrekking door ophooping in de planten kan alleen bij de zeekraal van eenig belang zijn geweest, en daardoor slechts plaatselijk van beteekenis.

In het licht van de boven omschreven variabiliteit van de Wieringermeer als standplaats, moeten de verderop te behandelen correlaties van zoutconcentraties der standplaats en reactie der vegetatie worden beschouwd (zie Fig. 8). Deze gegevens zijn niet meer dan orienteerend.

Over de methode van zoutbepaling.

In den regel werd een gemiddeld monster genomen van de standplaats van de plant of van het gezelschap, in het laatste geval in den regel betrokken op 1 m^2.

In principe dient een dergelijke oekologische meting gelijk te staan met de eenvoudige zintuigelijke waarneming. In den regel wordt de waarneming als zoodanig — zooals ze tót ons komt — minder gewaardeerd dan een meting, waarvoor wij ons meer moeite moeten getroosten.

In het bijzonder de veld-oekologische meting dient zoo dicht mogelijk bij de onmiddellijke waarneming te staan. Ze dient snel uitvoerbaar, in groot aantal mogelijk, te zijn, zoodat men het meer bijzondere van het meer algemeene kan scheiden en het reëele, natuurlijke verband zoo dicht mogelijk benadert door middel van een „massa-analyse", waardoor men niet door een tekort aan bepalingen tot onvolledige conclusies wordt geleid.

Een mooi voorbeeld is de steek-electrode van V e r w e e l (1933) ter bepaling van de zuurgraad direct in de grond te velde, zoodat men geheele profielen en rhizosferen in alle deelen kan nagaan.

Bij de zoutbepaling voelde ik de behoefte aan een dergelijke methode, vooral door de beperkte werkkracht, sterk.

Het ideaal is de pCl meting met een Ag-AgCl electrode, welke

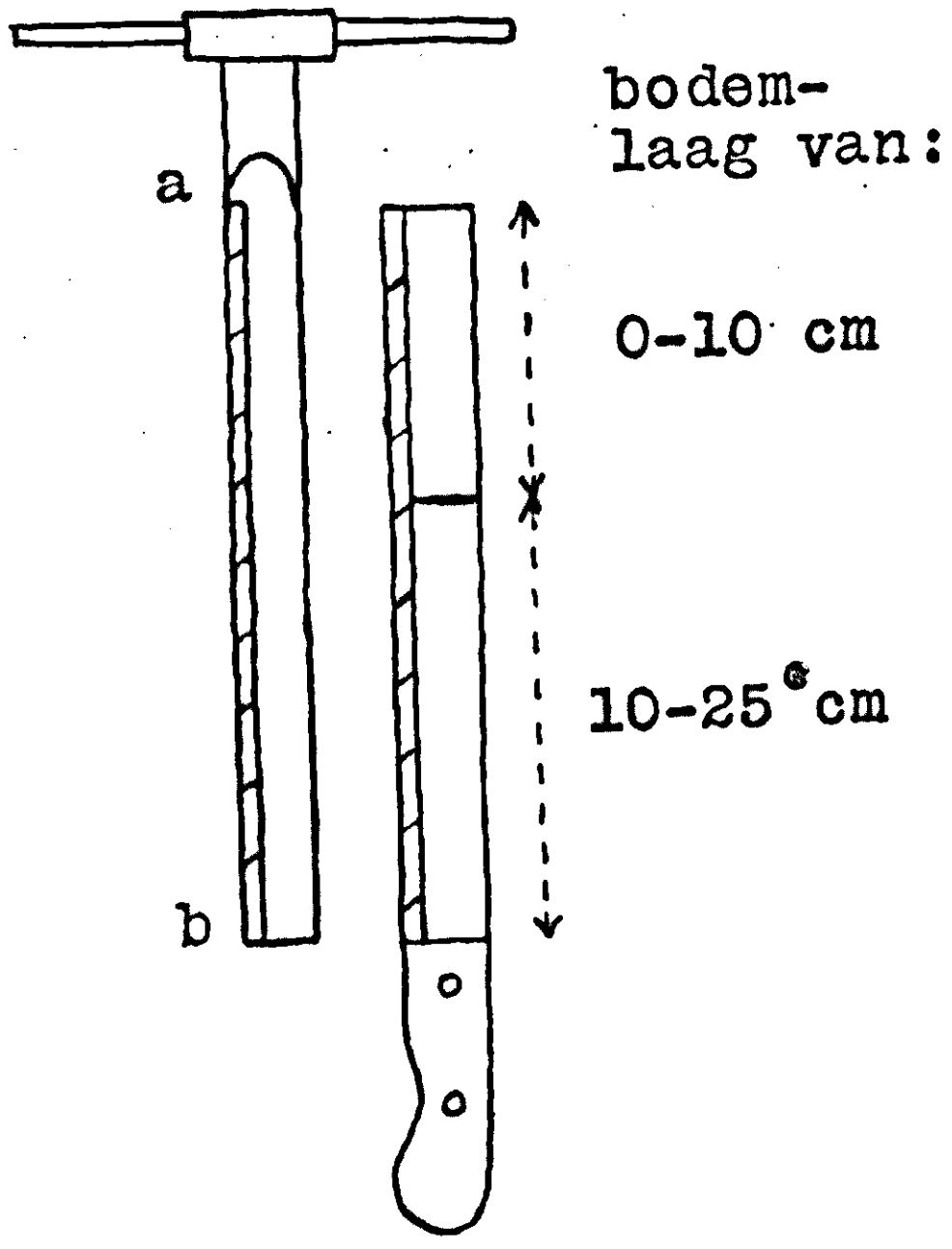
door Spithorst, ook ter toepassing direct in de grond, werd beproefd, doch door optreden van vergiftigingsverschijnselen mislukten deze proefnemingen.

Een tweede, snelle methode is de bij wateronderzoek (Baas Becking) goed bruikbare geleidbaarheids-bepaling; voor den grond werd ze door het microbiologische laboratorium (Harmsen en Verweel) te Medemblik toegepast voor grovere orienteeringen. Zij werd door mij ook in diverse gevallen benut, waarbij twee korte polen van platinadraad, op ½ à 1 cm onderlinge afstand geplaatst, gebruikt werden (natuurlijk te ijken), waardoor het mogelijk is profielen „af te prikken". Deze profielen behoeven niet te worden gegraven, doch kunnen evenals bij de PH steekelectrode van Verweel met een diep-grondboor gestoken worden, waarna de boring op de grond wordt gelegd, om daar gemeten te worden. Voor een orienteering naar het verloop van isohalinen in de bodem, vooral op plaatsen waar groote verschillen optreden, is deze methode zeer bruikbaar, doch ze blijft door vele onbekende foutenbronnen (andere zouten, droogte, enz.) onnauwkeurig.

Het betrouwbaarst blijven titratiemethoden. Van deze werd nu een eenvoudige bemonsterings- en analyse-methode uitgewerkt, die ik hier om haar practische uitvoerbaarheid wil vermelden.

Bemonstering te velde: Hier werden gebruikt koperen boortjes, tot boordiepte half open, met goed scherpe snijranden, bij een diameter van 1 of 2 cm, welke laatste is aan te bevelen. Met een zeer scherp, overal even dik „boonenmes" ter lengte van de boordiepte wordt de boring vervolgens vlak afgesneden, waarna uit de zijkant een smalle sector wordt uitgesneden — het monstertje — zooals de schets te zien geeft. Men krijgt 200 reepjes grond van ongeveer 3 gram. Het boren gaat bij eenige routine uitstekend op alle niet te losse gronden. In den regel werden mengmonsters tot een totaal gewicht van 30 à 45 gram genomen. Deze monstertjes worden gedeponeerd in kleine (100 cc) glazen fleschjes van dun glas (licht gewicht), van welke, bij doelmatige verpakking in kistjes met sponsrubberveering, één man gemakkelijk 60 stuks vervoeren kan en in de auto eenige honderden gedeponeerd kunnen worden. Op één dag kan men met twee man zeker 150 mengmonsters nemen.

De analyse: De fleschjes worden direct na het monsternemen afgesloten met een gewone kurk. Op het laboratorium worden de fleschjes, wier tarra bekend is, gewogen, zoodat men dan het gewicht van het vochtig monster kent; daarna gedurende één dag in een droogstof bij 105 à 110° C. gedroogd, zoodat men



Schets van het door Harmsen ingevoerde grondboortje en het door mij gebruikte vlakke boonenmes waarop een uitgesneden micro-monster grond (geharceerd). De boor is van a tot b half open.

het vochtgehalte weet; vervolgens bij het droge monster in hetzelfde fleschje 60 cc gedistelleerd water toegevoegd, ter bleeking wat noriet, en ter coaguleering der kleideeltjes wat gips, waarna het monster een dag blijft weeken; hierna wordt een halve dag in een schudmachine geschud; het monster wordt afgefiltreerd of men laat bezinken en titreert 10 cc tegen 1/50 n $AgNO_3$, waarna uit vocht en zout de concentratie is te berekenen. Wordt de geheele bepaling serie-gewijs verricht, dus drogen, water toevoegen, weeken, schudden en affiltreeren bij series tegelijk, terwijl verder een snelbalans wordt gebruikt, dan is deze methode goedkoop bij weinig personeel, terwijl de resultaten bij contrôle door Harmsen en mij even goed bleken te zijn als bij gebruik van groote boren.

Men heeft echter een eenvoudiger methode, welke door mij steeds met succes werd toegepast. Dit is namelijk de smaak, op deze niet vervuilde, natuurlijke terreinen nog een ongevaarlijk instrument. Bij eenige routine kan men op drie gram NaCl per liter nauw-

keurig proeven. Men moet echter niet van zout naar zoet, liefst geen te groote verschillen in zoutgehalte, en niet van droog naar nat proeven. Het proeven stelde mij in staat om een indruk van een milieu te krijgen, alvorens tot bemonsteren werd overgegaan.

De smaak kan door het proeven van enkele aanwijs-planten ook nuttige diensten bewijzen. Bij *Salicornia* is bijvoorbeeld het gehalte aan keukenzout op zout milieu hooger dan op zwak brak en zoet; bij de zeeaster is de smaak van de bladeren scherp en bitter op sterk brakke en zoute standplaats, echter pas als de plant eenige weken oud is. Dit ging samen met sterkere succulentie en blauwgroene kleur van het blad.

Kiemproeven.

Om van de belangrijkste soorten der Wieringermeer-plantengroei de eerste ontwikkeling gedurende enkele maanden na te gaan in voedingsoplossingen van diverse concentraties zeewater, deed ik proeven met 16 glykyphyten en 8 halophyten, waarvan het zaad uit de Wieringermeer afkomstig was, uitgezonderd dat van *Tragopogon pratensis*, dat op den dijk van Medemblik naar Aartswoud werd verzameld.

Door verschimmeling mislukte een eerste serie cultuurproeven met 16 van deze soorten. De tijd liet niet toe deze opnieuw als cultuurproef aan te zetten, zoodat de proeven toen beperkt bleven tot het vaststellen van het verloop der kieming bij de 24 soorten onder verschillende zoutconcentratie.

De proeven werden bovendien uitgebreid tot orienteerende proeven over het behoud van de kiemkracht bij het bewaren der zaden onder zeewater over langeren tijd waarvan de resultaten reeds op blz. 61 zijn behandeld. Bij de meeste soorten traden geen moeilijkheden bij de kiemproeven op, met uitzondering van *Phragmites communis*, *Suaeda maritima* en *Rumex maritimus*, die niet tot regelmatige kieming waren te krijgen en *Taraxacum officinale*, die, hoewel zaad van diverse herkomsten beproefd werd, niet tot kieming te brengen was. Daar de outillage der kiemproeven zich niet leende tot bijzondere maatregelen, zijn deze soorten verder buiten beschouwing gelaten. De melden kiemden steeds onregelmatig, waarschijnlijk als gevolg van hardschaligheid. *Atriplex littorale*, *A. hastatum* en *Chenopodium album* hebben twee typen zaad aan eenzelfde plant: groote, dunschalige zaden, die vooral veel aan weelderig groeiende planten voorkomen, echter steeds de minderheid van het zaad vormen, spoedig opzwellen bij bevochtiging en daarna regelmatig en snel kiemen; daarnaast kleinere en dikschalige zaden,

die moeilijker en onregelmatig kiemen.

Van *Salicornia herbacea* betrok ik enkele vertegenwoordigers der reeds eerder behandelde ondersoorten in de proef; eveneens enkele vormen van *Atriplex littorale* en *A. hastatum*. De laatste zijn niet in Tabel XIV opgenomen.

Het bleek dat tusschen de vormen van één soort vrij groote verschillen in het gedrag der kieming t.o.v. de zoutconcentratie bestaat. Met dit feit moet men bij de beoordeeling der overige soorten zeker rekening houden.

De kiemproeven werden gedaan in een kamer op circa constante temperatuur van 23° C. Dit over één kam scheren van diverse soorten wat de kiemingstemperatuur betreft, heeft natuurlijk zijn bezwaren, doch deze zijn moeilijk bij dergelijke orienteeringen over een grooter aantal soorten tegelijk te ontgaan. Er waren aanwijzingen, dat met de temperatuur de maxima en kiemvertragingen door het zout zich niet evenredig met de temperatuursverandering konden wijzigen. Zoo was b.v. de kiemvertraging van *Senecio vulgaris* bij de hoogere zoutconcentraties bij lage temperatuur (gemiddeld 12° C. en varieerend van 4—18° C.) grooter dan bij de constante temperatuur van 23° C. (Fig. 7C).

De proeven waren aanvankelijk opgezet volgens een door Zijlstra gevolgde methode, door hem toegepast bij een onderzoek over de invloed der zoutconcentratie op de groei van eenige landbouwgewassen: erwten, tarwe, Engelsch raaigras en Ruw beemdgras.

Het kiemen geschiedde hier op verbandgaas, dat op kiemringen in de diverse oplossingen dreef. Er werd gewerkt met van der Crone-voedings-oplossingen, die zooveel kunstmatig zeewater (per liter 25.83 g NaCl, 3.10 g $MgCl_2$, 2.11 g $MgSO_4$, 1.27 g Ca SO_4, 0.56 g KCl) bevatten, dat per liter 0, 1, 2½, 5, 10, 15 en 25 g NaCl aanwezig was, terwijl de halophyten bovendien nog te kiemen gelegd werden bij concentraties van 30 en 40 g NaCl per liter.

Toen later de proeven beperkt werden tot enkel kiemproeven, werd deze omslachtige methode gewijzigd en het zaad te kiemen gelegd op een dikke laag filtreerpapier in de betreffende oplossingen en op kwartszand, dat geheel doordrenkt was, in beide gevallen in vrijwel toegedekte Petrischalen. Bij deze opzet ondervond ik geen moeilijkheden. De proeven zijn in den regel over 2 maanden vervolgd; het aantal kiemplanten werd dagelijks geteld.

De resultaten van de kiemproeven zijn een bevestiging van hetgeen Poma (1922), Birger (1907), Montfort (1927), Zijlstra, e.a. vonden. De optimale kieming ligt bij alle soorten in zoet

water; de maxima en de kiemvertragingen bij de hoogere concentraties vertoonen evenwel groote verschillen. Tabel XIV geeft de samengevatte resultaten. Het verloop der kiemvertragingen kan er evenwel niet uit blijken. Als voorbeeld wordt het kiemingsverloop van drie *Salicornia*-ondersoorten en voorts van *Senecio vulgaris* en *Puccinellia distans* gegeven. (grafieken in Fig. 7 a en c).

TABEL XIV.

	Kiemprocenten in kunstmatig zeewater waarvan de NaCl concentraties in grammen per liter zijn aangegeven								
Halophyten:	0	1	2½	5	10	15	25	30	40 gr. NaCl p. liter
Salicornia herbacea									
ssp stricta .... No 1	88	88	88	88	88	88	68	46	28
ssp ramosissima No 11	96	96	96	96	96	96	96	96	96
ssp arborea No 12	96	96	96	96	96	96	96	72	12
	88	88	88	88	88	88	80	26	4
Triglochin maritima	52			36	36	32	30		
Plantago maritima	44	42	42	42	30	28			
Aster Tripolium brakwater-vorm	32	32	32	12	12	8			
Spergularia marginata	30	28	30	20	2	2			
Puccinellia distans	46	46	50	46	52	2			
Atriplex littorale No 14	39	28			34	28			
No 17	52	54	54	48	26	14			
No 4	56				40	16	4		
No 7	32		16						
Atriplex hastatum No 11	30	20	8	5	2				
Glykyphyten:									
Rumex crispus	100	100	100	100	100	100	4		
Chenopodium album	66	56	54	50	38	34			
Cirsium lanceolatum	92	92	88	88	88	68	8		
Cirsium arvense	70	66	58	40	40	18	2		
Senecio vulgaris	92	92	92	88	84	32			
Sonchus asper .... a[1]	92	92	92	92	72	8			
b	100			76	68	12			
Sonchus oleraceus	52		52	16	4				
Sonchus arvensis	36	34	36	10	4				
Poa annua ..... a[1]	100		92	80	4				
b	88			60	4	4			
Ranunculus sceleratus	48	48	50	32	32	12			
Matricaria inodora	94	96	96	82	60	18			
Tragopogon pratensis	58	60	52	48	28	12			
Plantago major	64	52	52	6					
Plantago lanceolata	90	99	84	68	28	8			

[1]) twee herkomsten.

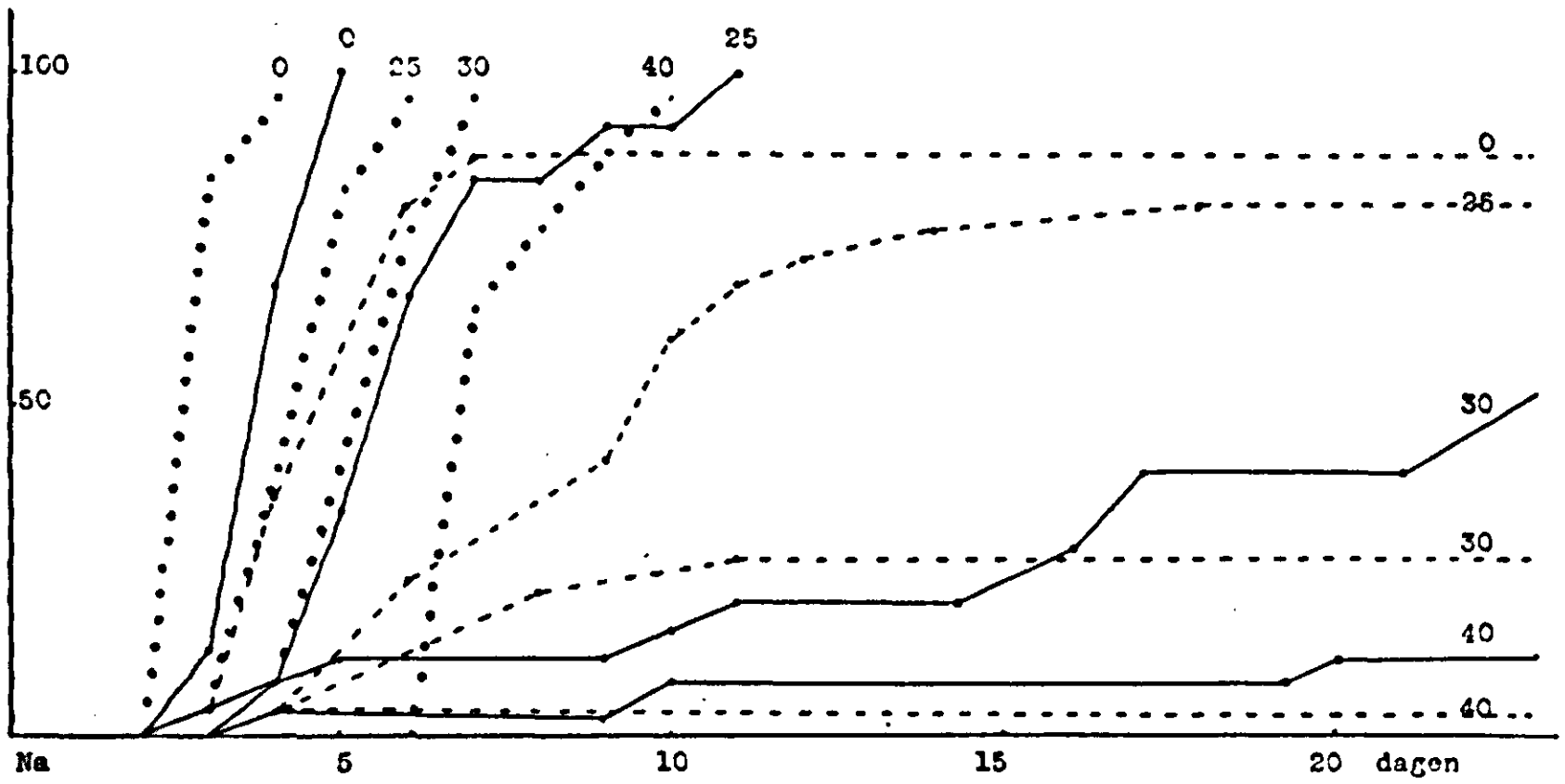


Fig. 7a. Verloop der kieming van *Salicornia herbacea* bij diverse zoutgehalten van kunstmatig zeewater. De cijfers boven de curven geven de concentraties in g NaCl per liter, waarop de curven betrekking hebben.
Abscis: Aantal dagen na het begin der proef.
Ordinaat: Percentage gekiemde zaden.
———— Salicornia herbacea, vorm No. 1.
- - - - - - „ „ „ No. 12.
. . . . . „ „ „ No. 11.

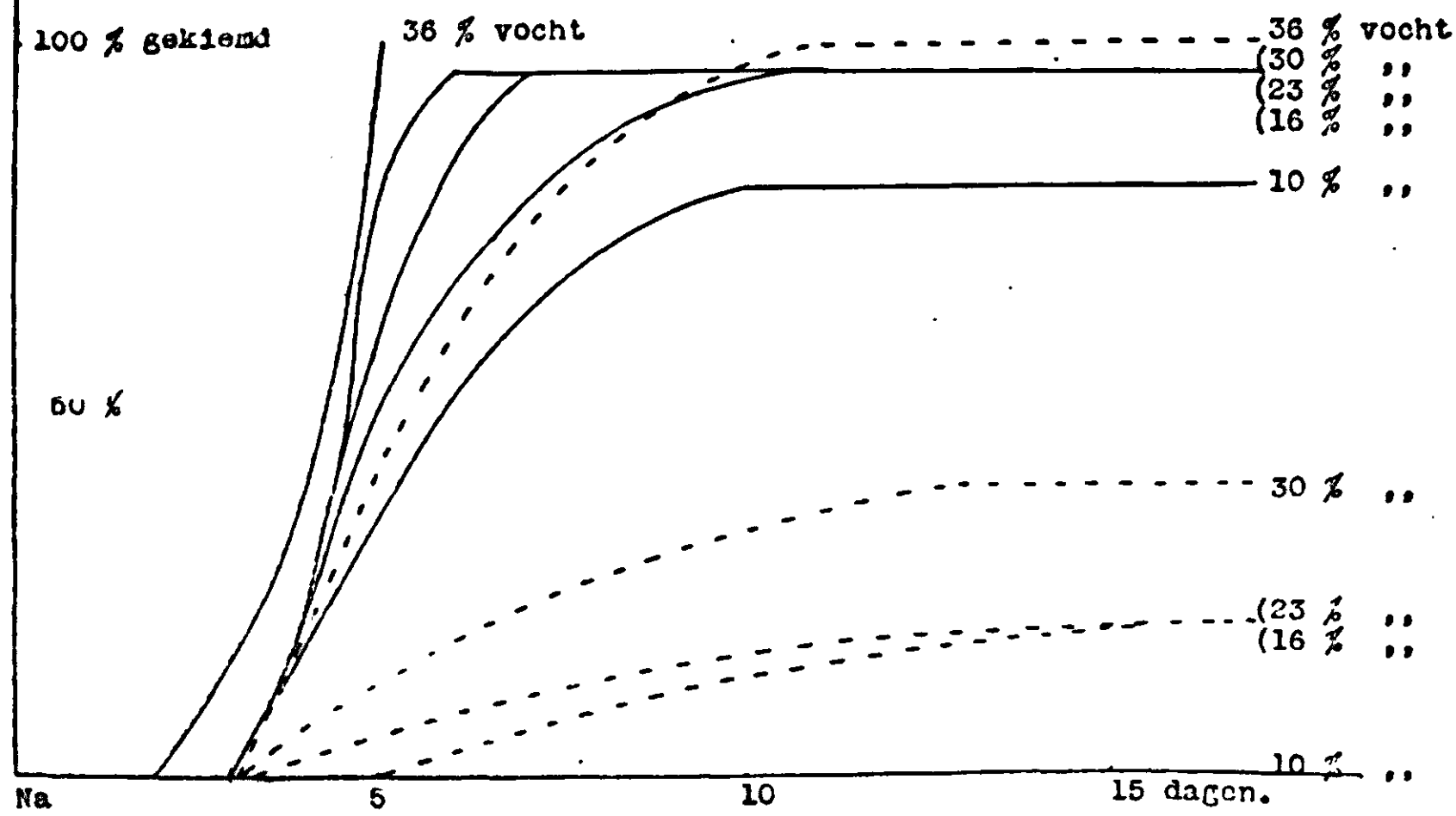


Fig. 7b. Verloop der kieming van *Salicornia herbacea*, No. 1 op zavelgrond bij respectievelijk 36, 30, 23, 16 en 10% vochtgehalte op droge grond.
Abscis: Aantal dagen na het begin der proef.
Ordinaat: Percentage gekiemde zaden.
———— Bodem bevochtigd met zeewater van een concentratie van 10 g NaCl per Liter.
Verloop der curven bij concentraties van 5 en 0 g NaCl per Liter bodemvocht week slechts weinig van deze curven af.
- - - - - Bodem bevochtigd met zeewater van een concentratie van 25 g NaCl per Liter.

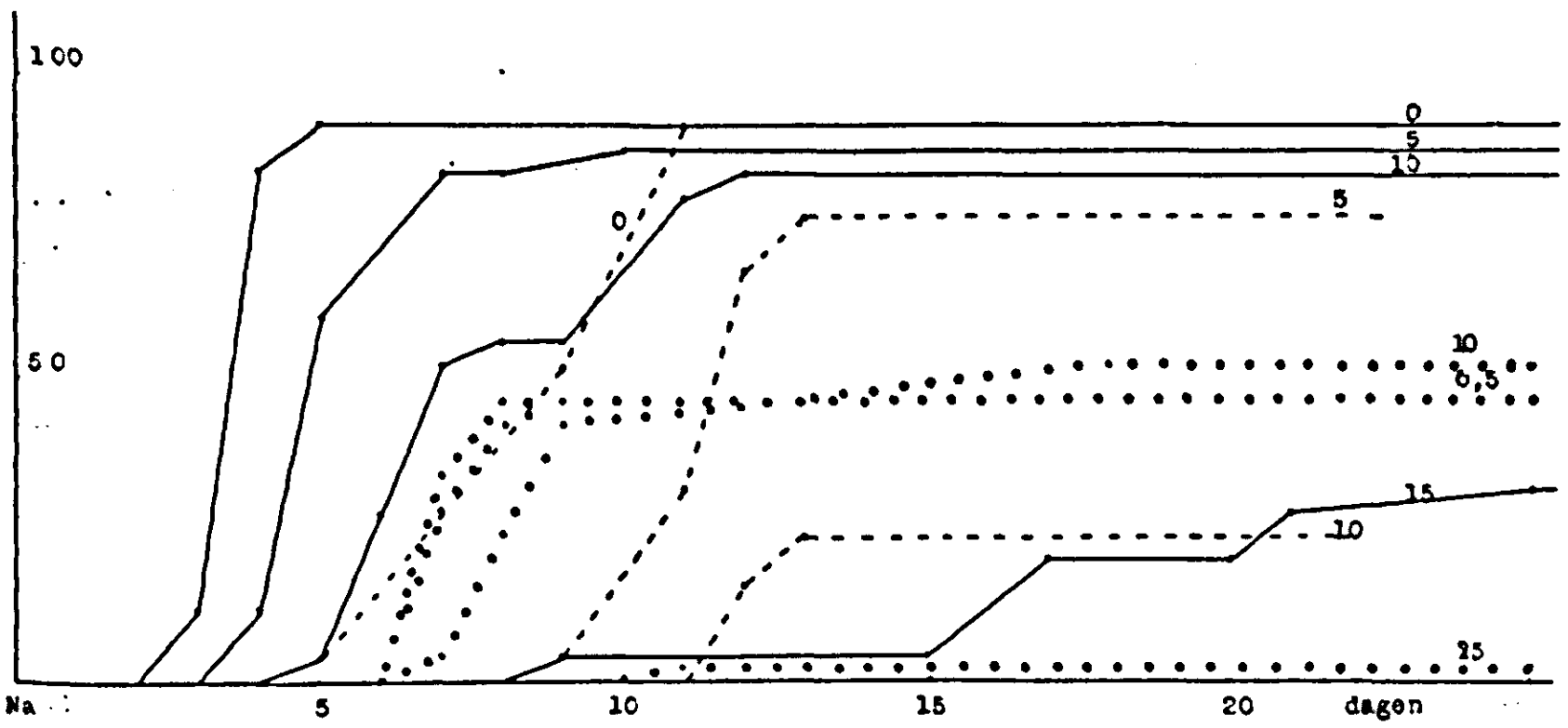


Fig. 7c. Verloop der kieming bij diverse zoutgehalten van kunstmatig zeewater. Bij 25 g NaCl per liter was nog niets gekiemd.
Abscis: Aantal dagen na het begin der proef.
Ordinaat: Percentage gekiemde zaden.
——— *Senecio vulgaris;* kieming bij 23° C.
- - - - - „ „ ; „ „ 12° C., varieerend v. 4-18° C.
. . . . . *Puccinellia distans;* kieming bij 23° C.
De cijfers boven de curven geven aan de concentraties in g NaCl per liter, waarop de curven betrekking hebben.
Erratum: 25 in de laagste curve van *P. distans* moet zijn 15.

De kieming bij *Phragmites communis* en *Rumex maritimus* verliep niet vlot. De eerste kiemde nog bij 15 gram NaCl; de laatste, hoewel niets afwijkends aan de zaden te bespeuren was, niet meer bij 5 gram NaCl.

Wanneer men de extreme halophyten *Salicornia* en *Triglochin maritima* uitschakelt, dan blijkt er weinig verschil te bestaan in het gedrag der onderzochte halophyten en glykyphyten, ook niet wat de kiemvertragingen betreft. Dit wil dus zeggen dat deze zout- en zoetwaterplanten zich bij de kieming in het algemeen op halische standplaatsen min of meer op gelijke wijze zullen gedragen en bij dezelfde concentraties zullen ontkiemen. De zoutplant heeft dan in den regel het vermogen dóór te groeien; de glykyphyt bevindt zich evenwel in een zeer gevaarlijk milieu, dat hem in de meeste gevallen zal wegselecteeren. Opvallende tegenstellingen zijn *Puccinellia distans* en *Senecio vulgaris* met vrijwel overeenkomstig kiemingsverloop (zie Fig. 7 c). De eerste kan nog zeer sociaal zijn bij concentraties van 30 gram NaCl per liter bodemvocht en komt niet sociaal voor bij nog hooger concentraties; het maximum voor de ontwikkeling van *Senecio vulgaris* is ongeveer 20 gram NaCl per liter bodemvocht en sterk sociale groei komt eerst bij lage concentraties voor. (zie blz. 180).

Na het ontkiemen werden de kiemplanten niet verwijderd, doch over de geheele waarnemingsperiode geobserveerd. Sterfte der kiemplanten kwam bij de halophyten alleen veel voor bij *Salicornia* en *Aster Tripolium*, echter bij alle concentraties door verschimmeling; de ontwikkeling werd echter bij de andere halophyten door de hoogere concentraties wel sterk geremd. Bij de glykyphyten was kiemplanten-sterfte bij de hoogere concentraties regel; bij *Tragopogon pratensis* reeds bij 2½ gram NaCl, bij *Sonchus asper*, *S. oleraceus*, en *Senecio vulgaris* bij 10 en 15 gram NaCl per liter bodemvocht.

Deze proeven waren als ontwikkelingsproeven over de eerste twee maanden echter ongeschikt, zoodat een classificatie der glykyphyten naar zouttolerantie gedurende het kiemplantenstadium niet gegeven kon worden.

Bij de kiemproeven hadden de zaden steeds voldoende vocht te hunner beschikking. Het feit, dat op droge, ontzilte, natuurlijke standplaatsen in de Wieringermeer *Salicornia herbacea*, en met haar de andere dominante halophyten veel kiemplanten-sterfte vertoonde, was aanleiding tot de volgende proef.

Van een zavelgrond, die bij 36% vocht op droge stof kletsnat was, werden trappen gemaakt van de volgende vochtgehalten: 36% = zeer nat, 30% = nat, 23% = vochtig, 16% = zichtbaar droog en 10% = in-droog. De bevochtiging geschiedde met kunstmatig zeewater, bevattende 2½, 1 en ½ % NaCl en met leidingwater.

De resultaten worden gegeven in Fig. 7b. De proef werd gedaan met *Salicornia herbacea ssp. stricta*, de associatie-vormer van het zoute slikke-*Salicornietum*, met speciaal uitgezocht, zeer snel en voor 100% kiemend zaad.

Leidingwater, ½ en 1% NaCl wijken onderling in resultaat weinig af. Er is een geringe vertraging bij lagere vochtgehalten; bij 2½% NaCl evenwel wordt de kieming op de droge gronden sterk vertraagd. *Salicornia* schijnt dus op droge, zoute gronden de betere tijden te kunnen afwachten, doch op droge, minder zilte en glykische standplaatsen wel te ontkiemen, waarbij ze het risico loopt in het ongunstige milieu door verdroging te worden weggeselecteerd, welke verschijnsel inderdaad in de Wieringermeer veelvuldig voorkwam, ook bij schorrekruid, de melden en zeeaster.

Waarnemingen over kieming, kiemplanten en concurrentie in de Wieringermeerpolder.

Bij het gedrag der kiemplanten in de Wieringermeer-polder vielen drie dingen op:

1e. de kieming der halophyten in de polder vond veel vroeger plaats dan op Balgzandschor,

2e. het massale optreden van de kiemplanten kwam vaak sprongsgewijs over het geheele terrein voor, als gevolg van de geweldige zaadproducties,

3. de sterfte van kiemplanten en wel:

a. als gevolg van het zout,

b. als gevolg van droogte,

c. als gevolg van concurrentie.

In de Wieringermeerpolder kiemden de dominante halophyten veel vroeger in het voorjaar dan op de nabije schor Balgzand. De kiemplanten stonden hier dientengevolge in hun eerste levensmaanden aan grootere schommelingen in het milieu bloot dan op de schor. In 1932 was het verschil met de inmiddels reeds sterk ontzilte polder 1 à 1½ maand; in 1933 nog grooter. Reeds in de herfst 1932 waren veel kiemplanten van *Aster Tripolium*, *Atriplex littorale* en *A. hastatum*, en zelfs verscheidene kiemplanten van *Suaeda maritima* en *Salicornia herbacea* te vinden. De meeste van deze kwamen echter de winter niet door.

In het voorjaar van 1932 begon het kiemen van *Atriplex littorale* in de polder begin Januari, gevolgd door *Atriplex hastatum;* begin Februari begon *Aster Tripolium*, dan *Suaeda maritima* en ten slotte *Salicornia herbacea*, die eind Februari, begin Maart uitgesproken achteraan kwam en ook later in de ontwikkeling achterbleef. In de verdere ontwikkeling bleven de soorten ook ongeveer deze volgorde behouden, hoewel onder alle soorten vroeg-en laatrijpende vormen gevonden werden. Als voorbeeld zij hier een vorm aangehaald van *Atriplex littorale*, die in het najaar bloeide en in November nog geheel groen was. Eind Maart 1932 vond ik op het Balgzand nog geen *Suaeda* of *Salicornia*-kiemplanten; op wiermolm wèl *Atriplex littorale* kiemplanten van enkele weken oud.

Het late voorjaar op de schor demonstreert zich ook als de grauwe, dorre kleur der schorreweiden ten tijde, dat binnenweiden al frisch groen zien. Na het afsluiten der Zuiderzee waardoor eb en vloed stilgelegd werden, was het gedrag der Zuiderzeeschorren

echter omgekeerd. De oorzaak van de vertraging der vegetatie van de schor zal, afgezien van de zoutwerking, gezocht kunnen worden in de lagere temperatuur van het zeewater (vloed), dat de schorre veel kouder houdt dan het achterland, zooals de Wieringermeer. Hoewel men in de polder over uitgestrekte terreinen den indruk kreeg van sprongsgewijs kiemen, bleek bij nadere beschouwing de invloed van de temperatuur in kleiner verband (broei-luwten bij skeletten van moederplanten, zonzijde van kwelslooten, greppels, kluiten, enz.) en daarnaast de vertragende werking van hoogere zoutconcentraties duidelijk. Verschil in kieming van weken kon hierbij optreden. Opvallend was dit bij kiemplantaggregaten, waar de kieming in de directe omgeving van de moederplantskeletten zelfs eenige weken eerder plaats kon vinden dan aan de periferie van het aggregaat. De ontwikkeling der kiemplanten was vaak op de randen der grondbarsten, doch ook vaak in de barsten zelf voorspoediger dan op de vlakke grond, misschien als gevolg van micro-klimaatsverschillen, doch zeker ook van de losse, goed geaereerde en meer ontzilte bodem.

Vooral in het gebied der zoete wellen waar glykische en zeer zoute standplaatsen naast elkaar voorkwamen, waren kiemvertragingen van enkele weken door *zout* gemakkelijk te constateeren. Hier kon zich echter een verschijnsel voordoen, dat ook bij kiemproeven op het laboratorium waargenomen werd, dat namelijk in zout milieu bewaarde zaden bij overbrengen in glykisch milieu zeer versneld kiemen. Dit gebeurde bijvoorbeeld op de zoute gronden van Reservaat Kavel K 8 na zware regenval, waarbij de kavel blank kwam te staan, en oppervlakkig verzoette. Bij daarop volgende droogte en oploopen der concentratie van de bovenste grondlaagjes plaatselijk tot 120 gram per liter bodemvocht NaCl, werd dan echter het meerendeel der kiemplanten van de glykyphyten *Atriplex littorale, A. hastatum* en *Aster Tripolium* (van 300 op 5 kiemplanten per m^2) weggeselecteerd, terwijl *Suaeda maritima, Salicornia herbacea, Spergularia salina* en *Puccinellia distans* het zout trotseerden, evenals elders op zoute gronden in de polder. Soms bleven veel *Aster*-kiemplanten op deze zoute standplaatsen leven, doch zij ontwikkelden zich niet verder dan kiemplant met zeer succulente kiemlobben.

Op de zoete welbanen ontwikkelden de *zeeaster*-kiemplanten zich zeer goed, zoodat men op korte afstand van elkaar honderden kiemplanten per m^2 op de zoete welbanen telde, tegen slechts enkele overgebleven kiemplanten op de zoute plekken.

Het dient vermeld te worden dat binnen de soort, vooral bij de moddermelde, *groote verschillen in zouttolerantie* der kiemplanten

voorkwamen. Er waren succulente en viltige vormen van de moddermelde, wier morfologisch type erfelijk was, welke op zoute gronden niet werden weggeselecteerd.

Ook in de latere ontwikkelingsstadia was de sterfte van planten, doch vooral ook de vertraging der ontwikkeling van gevestigde planten, een algemeen veel voorkomend verschijnsel op zoute standplaatsen. Bij een zoutgehalte boven 20 gram NaCl per Liter bodemvocht in de laag van 10—25 cm bleef b.v. het meerendeel der zeeasters in het foliosa-stadium en werd meerjarig, evenals zulks het geval was op droge, ontzilte, zoowel als zoute gronden. Op begreppelde en reeds begroeide gronden is de concentratieverhooging in de bovenste grondlaagjes geringer en dientengevolge op overigens vergelijkbare grond ook de kiemplanten-sterfte. Glykyphyten-kiemplanten als van *Senecio vulgaris, Sonchus oleraceus, S. asper* en *Poa annua* werden zelden aangetroffen bij concentraties in de bovenste grondlaagjes van meer dan 10 gram NaCl per liter bodemvocht.

Het is niet altijd gemakkelijk te constateeren of zaden op een bepaalde standplaats wèl gekiemd en daarna de kiemplanten gestorven zijn, of dat de zaden in het geheel niet gekiemd zijn. Waarschijnlijk is op alle standplaatsen, ook op de zoutste, op één of ander gunstig moment na regenval een groot deel der diverse aanwezige zaden gekiemd en, waar ontwikkeling achterwege bleef, direct weggeselecteerd. Vooral op natte gronden was dit buiten de waarnemingskwadraten door het snel vergaan der kiemplanten moeilijk te constateeren; op droge grond was dit gemakkelijker, daar de verdroogde kiemplanten hier eenige tijd bleven bestaan.

Het *verdrogen* was een tweede oorzaak van kiemplanten-sterfte, en in het bijzonder bij de halophyten van belang.

De dominante halophyten, dus de vloedmerkgezelschapplanten uit de Wieringermeer, bleken als kiemplant *uitgesproken hygrophyt* te zijn.

Op droge gronden zag ik bij deze soorten een duidelijke kiemplanten-sterfte, vaak voor 100%. Hierbij is *Salicornia* het gevoeligst, gevolgd door *Aster Tripolium, Atriplex hastatum, Suaeda maritima* en *Atriplex littorale.* Vooral bij *Atriplex hastatum* zijn er weer zeer uiteenloopende oekologische typen binnen de soort. Het zou interessant zijn na te gaan of *stikstofrijkdom* van de bodem deze soorten, vooral *Atriplex littorale* en *Suaeda maritima* niet veel ongevoeliger tegen vocht zou kunnen maken in de jeugdstadia.

Aanwezigheid van detritus in de bodem en ook van ander orga-

nisch materiaal, zooals veen, helpt de beide soorten in overigens vrij droog milieu door het kiemplanten-stadium heen. Een redmiddel tegen droge standplaats hebben deze soorten, en in het bijzonder *Aster Tripolium*, door hun vermogen in korten tijd zeer lange kiemwortels te kunnen maken; bij voorbeeld tot 40 cm lengte aan kiemplanten van *Aster*, die alleen de cotyledonen ontwikkeld hadden. Het viel dan op, dat de plantjes met de langste wortels vaak de eenige waren, die de droogte trotseerden of hadden getrotseerd.

Anders is het evenwel gesteld met de kiemplanten van *Spergularia salina*, *Puccinellia distans* en *P. retroflexa*, die zich zelfs op droge zanden goed handhaafden en hier sociaal werden b.v. op zandbanken in het Noorden van de polder, hetgeen niet verwondert, indien men hun natuurlijke standplaats in gedachte neemt: de achterduinzandstranden, brakke zandstrandjes, paden en ontmantelde plekken op de schor.

Omdat vochtgehalte een vrijwel onbruikbare waarde is om de vochttoestand van het milieu mee aan te geven is, is de graad der hygrophilie der genoemde halophyten het beste door een vergelijking aan te geven. Op standplaatsen, waar kiemplanten van *Senecio vulgaris* en *Poa annua* b.v. nog vrij gemakkelijk standhielden, is het risico voor de halophyten reeds groot. Op zanden, die oppervlakkig gemakkelijker verwarmen en uitdrogen dan kleien, was de sterfte het grootst. Zoo kwamen de éénjarige halophyten op de snel ontzilte, droge zanden en lichte zavels in de polder niet of tot weinig sociale ontwikkeling. De enkele wèl gevestigde planten konden echter, vooral in 1931, nog vrij weelderig uitgroeien, doch haar nakomelingschap verdween vrijwel geheel. Van zeeasters zag men op dergelijke droge zanden bij voorbeeld nog menigmaal twee-, drie- of meerjarige zeer forsche planten, welke zich door een diep wortelstelsel hadden kunnen redden.

De *conclusie*, welke men uit deze waarnemingen trekken kan is deze, dat op normale droge gronden de genoemde éénjarige halophyten door kiemplantenverdroging ten slotte kunnen verdwijnen, ook zonder dat er concurrentie aan te pas is gekomen en wel vooral in warme, droge voorjaren.

Of verdroging hier de eenige verklaring genoemd mag worden, is natuurlijk nog de vraag, doch het lijkt zeer waarschijnlijk de belangrijkste factor. Overigens kan het in gebreke blijven van andere milieu-factoren, b.v. zout, noodig voor de spanning in de weefsels bij *Salicornia*, mede de kiemplanten verzwakken en ongeschikt gemaakt hebben ter verdere ontwikkeling. Zulke vragen zijn echter niet bijzonder toegankelijk voor waarnemingen te velde,

doch wel voor het experiment in het laboratorium.

In de latere ontwikkelings-stadia vermindert de vochteischendheid der genoemde halophyten sterk: de grootste tegenstelling vindt men bij *Salicornia*, welke tegen de rijping op zeer droge gronden kan voorkomen; doch ook bij *Aster Tripolium*. De laatste heeft in droog milieu dan taaie leerachtige bladeren, terwijl de bladeren op zoet en vochtrijk milieu dun, breed en groot zijn, en op vochtrijk zout milieu succulent, bros en vaak blauw-tot roodachtig groen worden.

Bij de *Aster* viel mij op, dat zij, éénmaal op droge zandgrond gevestigd, sterker resistent is tegen verdrogen dan op kleigrond. In 1932 stierven namelijk, vooral op sterk barstende kleigronden en zavels in de sectie B in de zomer de *Asters* in rozetstadium, doorgeschoten en zelfs bloeiend af, soms tot 80% van het bestand op de waarnemingskwadraten. Een wortelrot was hier waarschijnlijk mede de oorzaak van. Op drogere zandgronden, waar de *Asters* steeds in rozet-stadium bleven, was deze sterfte veel geringer. Eén en ander was aanleiding tot oriënteerende proeven, waarbij de *Asters* werden uitgegraven en in potten gezet. Na aanvankelijk begieten tot de planten frisch waren, liet ik de potten uitdrogen. Verwelking en sterfte vond dan op de kleien bij veel geringer vochtverlies plaats, dan op de zanden. Daar bij de potten ook zoute zanden en kleien voorkwamen, bleek, dat op zand de zeeaster nog leefde en rechtop stond bij een vochtgehalte van 1 à 2% op droge grond en bij een concentratie van 120 gram NaCl per liter bodemvocht, concentraties, die in de Wieringermeer in de rhizosfeer als geheel natuurlijk nooit voorkwamen.

Vermeldenswaard is vervolgens de hardnekkigheid in reproductie bij *Suaeda maritima* en *Atriplex littorale* in het bijzonder, doch ook bij *Atriplex hastatum en Salicornia herbacea*. In een voor hen minder geschikt milieu, òf veroorzaakt door zout en vocht, òf door te sterke concurrentie, waar de planten bijna niet groeiden, fructificeerden zij toch bijna altijd. Dit geschiedde nog bij planten met niet meer dan enkele blaadjes bij twee cm hoogte.

Dat andere factoren, dan zout en vocht bij de kiemplanten-sterfte ook een rol moeten hebben gespeeld, leert ons de degeneratie van de wintergroeiers. In de winter en voorzomer van 1934 en 1935 stierven namelijk veel kiemplanten van de dominanten *Poa annua*, *P. trivialis* en vooral *Puccinellia distans*. Misschien hebben wij hier te doen met een of andere voedsel-moeheid van de bodem, mogelijk slechts in de N-voeding gelegen, misschien ook in chemische concurrentie-reacties.

Concurrentie ook tusschen oekologisch en qua levensvorm dicht

bij elkaar staande soorten bleek vooral als kiemplantdoodend verschijnsel te *wedijveren met extreme oekologische factoren.* Zeer duidelijk bleek de werking in goed ontwikkelde *zaailing-aggregaten* van diverse soorten, aangewezen op detailverspreiding, zooals *Atriplex littorale, A. hastatum, Suaeda maritima, Salicornia herbacea, Poa annua, P. trivialis, Puccinellia distans,* enz. gelegen in regelmatig ingezaaide *Aster Tripolium-* en *Senecio vulgaris*-velden. Naar het hart toe van dergelijke forsch ontwikkelde aggregaten werden de zwakkere *zeeaster-* en *kruiskruid*-planten in hare jeugdstadia al bijna *volledig weggeselecteerd,* (zie foto XXX), b.v. bij *zeeaster* van 200 à 500 kiemplanten tot slechts enkele planten per m². Het is misschien om deze reden, dat in de uitgestrekte meldevelden in de sectie D weinig *zeeasters* voorkwamen.

Merkwaardig was voorts de tegenstelling tusschen alle *Chenopodiaceae* eenerzijds en *Senecio vulgaris* anderzijds. Tot iets verder dan de rhizosfeer van de *Chenopodiaceae* werden namelijk alle *Senecio-kiemplanten* weggeselecteerd, zoodat de *Chenopodiaceae*-planten in *kruiskruid*-velden elk een breede onbegroeide ring rondom zich hadden (Foto XVIII).

Het meest extreem was echter de kiemplanten-selectie in de wintergroeiers-aggregaten, zooals *Poa annua, P. trivialis, Puccinellia distans, Holcus lanatus,* enz. De sterkste ontwikkeling van deze soorten valt in het vroege voorjaar, als de éénjarige dominanten: *Suaeda maritima, Aster Tripolium* en de *Atriplex spec.* nog maar kiemplant zijn en tevens door haar aanvankelijk langzame groei weinig concurrentie-kracht kunnen ontwikkelen. In goed ontwikkelde wintergroeiers-aggregaten worden zij dan ook grootendeels weggeselecteerd, of blijven gedurende den zomer als schamele kiemplanten aanwezig, vooral bij de *zeeaster.* Een sterk oppervlakkig verdrogen van de standplaats der wintergroeiers ten tijde van hun sterkste ontwikkeling in het voorjaar, lijkt mij de directe oorzaak te zijn.

Ten slotte dienen als kiemplantbelemmerende factoren nog de *mosgroei* en het *wiervilt* genoemd te worden. Een goed ontwikkeld mosdek, zooals in de *strandmelde*-gezelschappen in den winter van 1932 in de sectie D, houdt de kieming of eerste ontwikkeling van tot 90% der onderliggende melde-zaden tegen. (zie Hoofdstuk IV).

Een dik blauwwieren-kiezelwieren vilt is vooral in droge tijden moeilijk te doordringen door de kiemwortels van de er boven liggende kiemplanten, terwijl, eenmaal doorgedrongen er in droge perioden door loslaten der wierscholletjes wortelbreuk kan optreden.

Het wiervilt levert dus geen goed kiembed.

De *concurrentiekracht* van een plant is een relatief begrip, eenerzijds bepaald door de oekologische optima der soort, anderzijds door de situatie en het moment van de strijd. Zij blijkt tusschen de diverse soorten min of meer „*uitsluitend*" dan wel „*aanvullend*" te kunnen zijn. Het laatste geval demonstreert zich vooral in laagsgewijs opgebouwde vegetaties. De concurrentie is als verschijnsel moeilijk exact na te gaan en naar reëele waarde te schatten. In de Wieringermeer vond men in de zaailing-aggregaten bij vele soorten concurrentie in zijn eenvoudigste vorm, namelijk tusschen de individuen van één soort en voorts tusschen bijna zuivere populaties van verschillende soorten, waaronder éénjarige, twee- en meerjarige hemikryptophyten, al of niet met vegetatieve uitbreiding en geophyten. De voorbeelden in de Wieringermeer, die zoo te kiezen zijn, dat de werking van oekologische factoren in de onderlinge vergelijking geen rol spelen, geven een inzicht in de groote beteekenis, welke de concurrentie als „grondwet" van het plantensociologisch gebeuren inderdaad moet hebben, daar, zooals reeds eerder naar voren werd gebracht, het resultaat van de strijd tusschen qua levensvorm en oekologisch type dicht bij elkaar staande planten *Aster Tripolium* en *Atriplex littorale* de selecteerende werking van een extreme oekologische factor gemakkelijk evenaart.

De concurrentie tusschen de individuen van één soort, dus binnen één zaailing-aggregaat of binnen een grootere populatie bleek nooit zoo scherp te zijn als die tusschen soorten onderling. Hetzelfde geldt voor uitlooperaggregaten van zich vegetatief uitbreidende soorten; concurrentie tusschen rietplanten onderling was bijvoorbeeld niet waarneembaar. Het effect van concurrentie binnen een zaailing aggregaat blijkt uit de in Tabel XV, A en B gegeven voorbeelden van *Salicornia herbacea* en *Suaeda maritima;* beide zeer goed geslaagde aggregaten, waarin waarschijnlijk weinig der uitgestrooide zaden niet tot hun recht zijn gekomen. Het effect der onderlinge concurrentie blijkt groot te zijn doch niet „uitsluitend". Hoewel het zeer lastig na te gaan is, of kiemplantensterfte binnen een aggregaat door concurrentie dan wel door directe oekologische factoren veroorzaakt wordt, heeft zich door de vergelijkende waarneming met het effect van dergelijke factorenwerkingen, vrij van concurrentie, bij mij de overtuiging gevestigd, dat op plaatsen, waar van de tienduizenden kiemplanten uit één aggregaat slechts enkele tot ontwikkeling kwamen, de concurrentie hierin zeker niet de belangrijkste rol zal hebben gespeeld. Zooals op blz. 102 reeds naar

voren werd gebracht, is de achteruitgang in vitaliteit in de pioniergezelschappen gedurende het tweede en derde jaar echter een aanwijzing, dat op dezelfde standplaats het nageslacht sterk beconcurreerd wordt door het voorgeslacht, o.a. door de uitputting der voedselvoorziening. Iets dergelijks vindt men ook in de uitlooperaggregaten van de zich vegetatief uitbreidende soorten.

Hier trad namelijk „atol-vorming" op; d.w.z. achteruitgang in spruitendichtheid in het hart der aggregaten, bij riet in een extreem geval een sprong van 500 op 0 spruiten per m², gepaard

Tabel XV.

A. Concurrentie binnen een zaailing-aggregaat van *Suaeda maritima* van 40 × 30 m; het grootste aantal planten stond in 10 × 10 m; totaal aantal planten geschat op 20000; bijna alle fructificeerend; profiel 5—10 cm zand op lichte zavel; opgenomen 7-9-1932, Kavel C 9.

Afstand van het hart in cm	Aantal planten per 20 × 20 cm	Planthoogte in cm	Plantbreedte in cm	Grootste massa wortels in de laag van:	Lengte der wortels in cm	Bedekkingsgraad in %	% bodemvocht in de laag van: 0—10 cm	% bodemvocht in de laag van: 10—25 cm	g. NaCl per liter bodemvocht in de laag van: 0—10 cm	g. NaCl per liter bodemvocht in de laag van: 10—25 cm
in het hart[1]) (50 x 50 cm)	4000	1—6	1	1—5 cm	> 25	100	41.4	51.9	17.3	25 7
50	450	5—13	1	0—15 cm	„	55	38.9	70.1	31.0	31.6
100	100	10 - 20	5	0—20 cm	„	30	45.7	69.5	32.8	31.7
150	35	25—28	5	0—20 cm	„	30	57.3	71.9	26.9	28.4
200	25	25—35	5	0—25 cm	„	30	54.1	69.0	14.7	24.1
250	6	30—40	10	0—25 cm	„	25	54.1	70.7	23.1	28.4
400	1	45	30	0—30 cm	„	25	42.7	71.0	39.8	30.5
600	4									
goede plek, vrij van concurrentie	1	70	150	> 40 cm	„	15	45.9	71.3	25.1	29.5
idem slechte plek	idem 1	30	40	> 40cm	„	5	36.6	57.8	48.7	25.7

Daar de zoutgehalten niet veel verschillen, behalve op de slechte plek, is het verschil in ontwikkeling aan *concurrentie* toe te schrijven.

[1]) Direct onder de moederplant is de kiemplant bezetting zeer hoog, deze plek is het „hart" van het aggregaat genoemd.

B. Concurrentie binnen een zaailing aggregaat van *Salicornia herbacea;* groot 10 × 10 m; geschat op 10000 individuen; profiel 5—10 cm zand op lichte zavel; opgenomen 7-9-1932, Kavel C 9.

Afstand van het hart in cm	Aantal planten per 20×20 cm	Planthoogte in cm	Plantbreedte in cm	Grootste massa wortels in de laag van	Lengte der wortels in cm	Bedekkingsgraad in %	% bodemvocht in de laag van: 0—10 cm	10—25 cm	g. NaCl per liter bodemvocht in de laag van: 0—10 cm	10—25 cm
in het hart										
40 x 40 cm	700	4(1-8)	1	0—5cm	15	60	36.7		14.4	
							85.9		29.4	
50	150	10—20	1—5	15cm	>25	40	47.0		20.2	
							76 4		30.1	
100	20	35	5	25cm	„	40	40.1		18.1	
							84.1		27.4	
150	12	35—40	10	28cm	„	40	42.0		20.0	
							83.1		29.4	
200	1	45—50	25	35cm	„	30	47 0		18.8	
							86.3		28.4	
250	1 op 1 m²	50	50	>35cm	„	25	37.2		32.5	
							76.1		24.9	

Daar de zoutgehalten niet veel verschillen, is het verschil in ontwikkeling aan concurrentie toe te schrijven.

C. Effect van een concurrentie tusschen een *Puccinellia distans* aggregaat en *Aster Tripolium* op een standplaats van weinig varieerend zout- en vochtgehalte bij ongeveer 18 gram NaCl per liter bodemvocht in de laag van 10—25 cm (Zie ook foto XXX). Het zaailingaggregaat van Puccinellia distans was wat de zaadstrooiing betreft zeer ijl.

Afstand in m van het hart van het aggregaat	Aantal planten per m², uitgaande van het hart naar de periferie, van het zaailing-aggregaat van *Puccinellia* naar het hart van het Aster-aggregaat.	
	Puccinellia distans	*Aster Tripolium*
hart	50)	7)
1	50) bedekkingsgraad	15) zeer geringe
2	30) van 80%	50)
3	40)	50) bedekkingsgraad
4	5	200)
5	5	300) bedekkingsgraad
6	1	300) van 60%

gaande met sterke verdroging der standplaatsen bij geregelde uitbreiding van het aantal spruiten aan de peripherie.

De Wieringermeervegetatie gaf dus de indruk dat de concurrentie tusschen individuen van één soort (in hetzelfde jaar) zelden „uitsluitend" is. De concurrentie tusschen soorten onderling gedraagt zich anders. Getuigen waren de zaailing-aggregaten van soorten met uitgesproken detailverspreiding zooals *Atriplex* spec. *Suaeda, Puccinellia distans* enz. die temidden van dichte *Senecio* of *Aster*-weiden gelegen. weinig planten daarvan bevatten, hoewel de zaadstrooiing dier soorten zeker voldoende was om ter plaatse een gesloten bestand te vormen. Als v.b. wordt de concurrentie tusschen *Puccinellia distans* en *Aster Tripolium* in Tabel XV C gegeven (Foto XXX).

Zooals reeds in hét vorige hoofdstuk naar voren is gebracht vindt de „uitsluitende" concurrentie vooral plaats wanneer een soort in haar gevoeligste stadium, namelijk als kiemplant, getroffen wordt door de andere. Overigens is dit resultaat afhankelijk van de specifieke concurrentiekracht van de soort, voorts van de strooidichtheid van de zaden der soort of van de plant- of spruitdichtheid en het ontwikkelingsstadium, waarin de soorten elkander treffen, het tempo van ontwikkeling (de strandmelde ontwikkelde zich b.v. aanvankelijk veel sneller dan de zeeaster) en vooral in extreem milieu van de oekologische specialisatie. De concurrentiekracht vindt min of meer uitdrukking in de levensvorm.

Eénjarige soorten gedroegen zich minder krachtig dan twee- en meerjarige hemikryptophyten, en daarvan waren die met vegetatieve uitbreiding de sterkste, evenals de geophyten.

Ook binnen deze groepen zijn de verschillen in concurrentiekracht nog groot. Onder de éénjarige soorten is *Senecio vulgaris* de zwakste, in mindere mate *Aster Tripolium*, vervolgens *Atriplex hastatum, Suaeda maritima* en daarna *Atriplex littorale*, welke laatste de sterkste éénjarige soort in de polder was. Dit moet zoo gelezen worden, dat ook op ontzilte grond *Suaeda maritima* sterker was dan *Atriplex hastatum, Aster Tripolium* en *Senecio vulgaris;* strandmelde en schorrekruid waren trouwens sterker dan een groot aantal ephemere glykyphyten, zoodra kiemplanten eenmaal ergens vasten voet hadden gekregen.

Dat bij de concurrentie ook andere dan voedselfactoren een rol kunnen spelen, blijkt uit de reeds genoemde onbegroeide ringen rondom *Chenopodiaceae* in *Senecio*-velden, welke niet bij *Aster Tripolium* optraden en die misschien op vochtonttrekking in de bovenste grondlagen berusten, hetgeen ik echter niet door

Schema III. ONDERLINGE VERMENGING EN UITSLUITING VAN ENKELE SOORTEN IN DE WIERINGERMEER.

		Enkelvoudige gezelschappen van de soorten: (1)	(2)	(3)	(4)	(5)	(6)	(7)	(8)	(9)	(10)	(11)	Beworteling:	Rijping:
Salicornia herbacea	(1)		g	m-s	m	t-g	m	s	s	s	s	s	ijl, kegelvormig	Sept.-Nov.
Suaeda maritima	(2)	g		t-g	m	t-g	t	s	s	s	s	s	meestal > 40 cm diep	Aug.-Oct.
Atriplex littorale	(3)	t	t-g		m	t-g	t	s	s	s	s	s		1 Aug.-Sept.
Atriplex hastatum	(4)	m	m	m		t-g	t	s	s	s	m	m	meerendeels vlak en ondiep ± 10 cm, enkele diep, > 40 cm, ijl	Aug.-Oct.
Aster Tripolium	(5)	m-s	m-s	s	m		t	s	s	s	m-s	m-s	klokvormig, rijk, diep tot zeer diep, > 90 cm	Sept.-Nov.
Senecio vulgaris	(6)	s	s	s	s	t-g		s	s	s	m-s	s	grillig, ijl, ondiep tot diep, 40 cm	1e generatie April-Mei, 2e eind Juni-Juli, 3e Aug., 4e tot 1e Sept.-Mei
Sonchus oleraceus		s	s	t	t	t	g	s	m	m	m-s	s	ijl, kegelvormig,	1e generatie April-Mei,
Sonchus asper		s	s	m-s	m-s	t	g	s	m	m	m	s	vrij diep, 30—40 cm	2e generatie Sept.
Puccinellia distans	(7)	g	g	g	g	g	g		t	t	m-s	m-s	matig dichte, ondiepe wortelmatten, vrij diep, tot 40 cm	1e generatie Juni, 2e in Sept.
Poa annua	(8)	m	m	m-t	m	t-g	g	m-s		m-s	s	s	zeer dichte wortelmatten, ondiep, verdere beworteling vrij ondiep, 20 cm	1e generatie Mei, 2e in Sept.
Poa trivialis	(9)	m	m	m-t	m	t-g	g	t-g	g		m-s	s	dichte wortelmatten, ondiep, verdere beworteling vrij diep, 40 cm	1e generatie Mei-Juni, 2e in Sept.
Phragmites communis	(10)	g	g	g	g	g	g	g	g	g		s	boven- en ondergrondsche uitloopers diep, meer dan 90 cm	September
Scirpus maritimus [1]	(11)			—	g	g	—	g			s		ondergrondsche uitloopers en wortels vrij diep, > 40 cm	September

[1]) Speelde alleen een rol op de wellen, waar een aantal der enkelvoudige gezelschappen niet voorkwam.

Verklaring bij schema III

g = de soort mengt zich gemakkelijk onder de andere soorten.
t = de soort mengt zich tamelijk goed onder de andere soorten.
m = de soort wordt matig sterk door de andere uitgesloten.
s = de soort wordt sterk door de andere uitgesloten.

Dit schema geeft een inzicht in de vitaliteit van soorten in enkelvoudige gezelschappen van andere soorten, en heeft betrekking op standplaatsen, waar beide zich zonder concurrentie goed kunnen ontwikkelen en waar dus zooveel mogelijk de directe oekologische werking uitgeschakeld is.

---

analyse kon aantoonen. Na het afsterven der *Chenopodiaceae* geraakten de ringen direct weer met *kruiskruid* begroeid. Iets dergelijks had men, echter minder uitgesproken, bij *Aster Tripolium* in ijle *Typha latifolia- en T. angustifolia*-aggregaten, waar de *Aster* zich spaarzaam vestigde en klein bleef. Ook bij de grassen kon de onderlinge concurrentie sterk „uitsluitend" zijn. *Puccinellia distans*-aggregaten bleven op de wat zoutere gronden aanvankelijk vrij zuiver bestaan in de noodmengselweiden *(Lolium perenne)*, oost van de Terp gelegen.

Verder bleek, dat er soorten zijn, die meer of minder gemakkelijk tezamen groeien, „vermengen", terwijl andere moeilijk tezamen kunnen groeien. In het Schema III is dit bij een aantal belangrijke soorten in de Wieringermeer gedemonstreerd.

Dat het succes in de concurrentiestrijd ook een functie is van de oekologische optima, blijkt uit het gedrag van enkele soorten op voor hen bij uitzondering geëigend milieu en voorts uit het sociale gedrag in zonaties bij soortenmengsels op terreinen, waar oekologische factoren, in ons geval zout en vocht, geleidelijk verloopen. Deze toestanden kwamen vrij veel voor op onbegreppelde kavels, vooral rondom schelpenbanken of zandbanken, verder op kavelslooten en kanaaltaluds. In laatstelijk besproken gevallen is het aandeel van concurrentie echter weer moeilijk tegen de directe, oekologische factorenwerking af te wegen. Zoo bleek het, dat *Salicornia* en *Suaeda* zich op zoute gronden gemakkelijker sociaal konden handhaven dan op minder zilte; *Aster Tripolium* heeft haar maximale concurrentiekracht op zwak brakke, slikkige, zeer vochtrijke tot moerassige plaatsen, *Atriplex hastatum* op echte slikgronden, vooral wanneer deze nog rijk aan vocht zijn. De zonaties formeerden zich van af zout en vochtig naar droog en ontzilt in den regel als volgt: *Salicornia herbacea, Aster Tripolium foliosae, Suaeda maritima, Atriplex hastatum, Aster Tripolium fructicosae, Atriplex littorale, Senecio vulgaris;* dit geldt alleen voor die gevallen, waar de grassen geen rol spelen.

Een en ander geeft geen aanleiding tot algemeene beschouwingen t.a.v. halophyten met betrekking tot hun ontbreken op glykische standplaatsen. De halophytengroep in de Wieringermeer is hiertoe te specifiek. Deze groep éénjarige soorten zal zich in elk geval op begroeide, niet halische en droge gronden moeilijk kunnen handhaven, zoowel door de gevoeligheid der kiemplanten als door de trage ontwikkeling in de voorzomer en de concurrentie van glykyphyten.

Over de reactie van de belangrijkste halophyten en glykyphyten bij diverse zoutgehalten van den bodem.

In de voorgaande bladzijden is reeds een overzicht gegeven van het gedrag der kiemplanten t.o.v. het zoutgehalte der standplaats. Van diverse standplaatsen van vele soorten, die ter plaatse haar volle ontwikkelings-stadium bereikt hadden, zijn ongeveer 2000 grondmonsters op zout- en vochtgehalte onderzocht. Zooals reeds vermeld is, waren dit in den regel mengmonsters van een oppervlakte van 1 m^2, of, bij geringe bedekkingsgraden der enkelvoudige gezelschappen, ook van de rhizosfeer der aanwezige planten.

Het resultaat van dit onderzoek geeft ons een oriënteering in de *zouttolerantie* of *halophilie* der diverse soorten, onder alle voorbehoud op blz. 158 aangegeven.

De gegevens hebben alle betrekking op standplaatsen, waarvan geacht kon worden, dat door de betreffende soorten steeds zooveel zaad was gedeponeerd, dat een bedekkingsgraad van 100% mogelijk was, terwijl soorts-concurrentie op de monsterplekken steeds van ondergeschikte beteekenis was.

De gegevens zijn verwerkt tot *variatie-curven*, welke voor een aantal der belangrijkste soorten, waarvan de meeste analyses ter beschikking stonden, in de Fig. 8 worden gegeven.

De variatie-curven zijn drieledig en geven:

1e. het voorkomen der soort, curven I,
2e. de gemiddelde bedekkingsgraad, curven II,
3e. de maximale bedekkingsgraad, curven III,

in samenhang met het zoutgehalte van het bodemvocht en wel apart voor de bodemlagen 0-10 en 10-25 cm.

Deze zes curven per object geven dus een orienteerend inzicht in:

a. De *curve I* in het wegselecteeren der kiemplanten. Daar het zoutgehalte in de laag van 10-25 cm in de loop van het jaar vrij stabiel is, geeft de curve I 10-25 [1]) nog het best de reëele

[1]) = curve I betrekking hebbende op de zoutconcentratie in de bodemlaag van 10—25 cm.

Figuur 8.

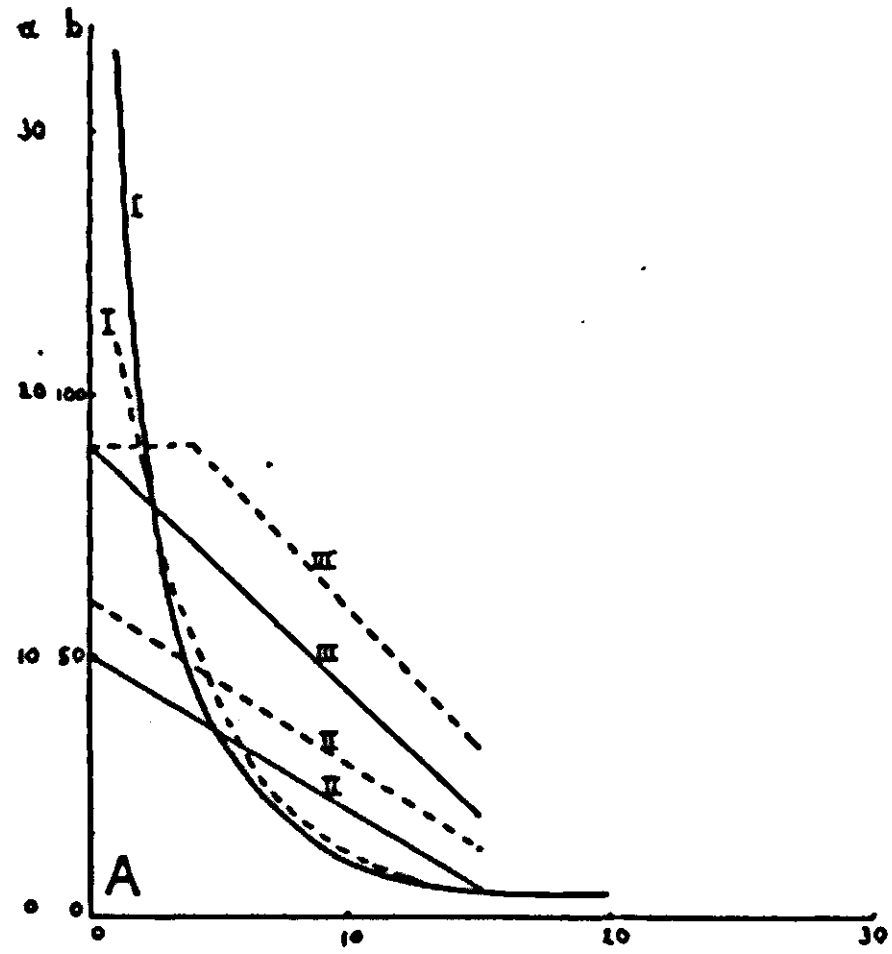


Fig. 8A. *Senecio vulgaris.*

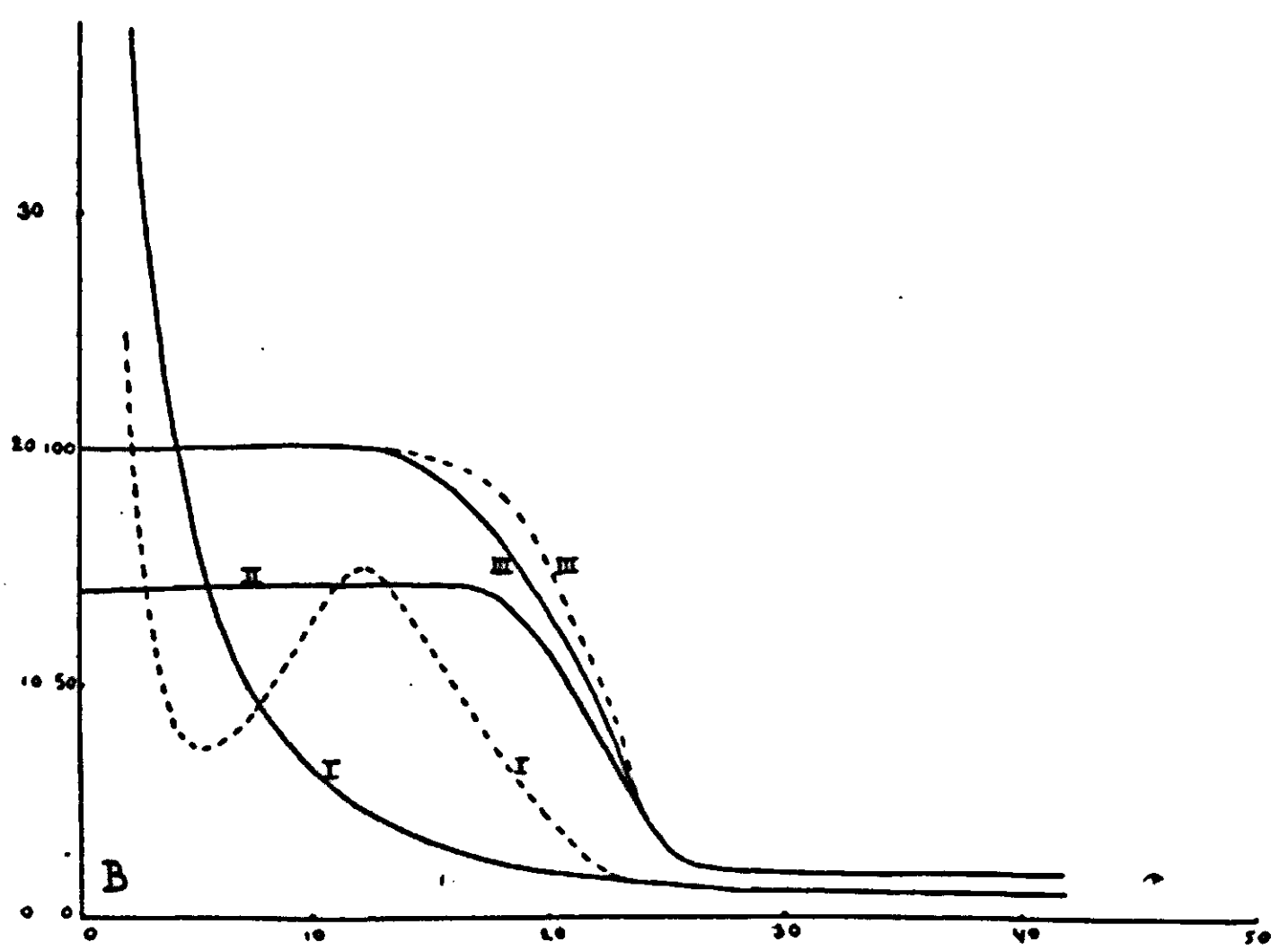


Fig. 8B. *Atriplex littorale.*

Figuur 8.

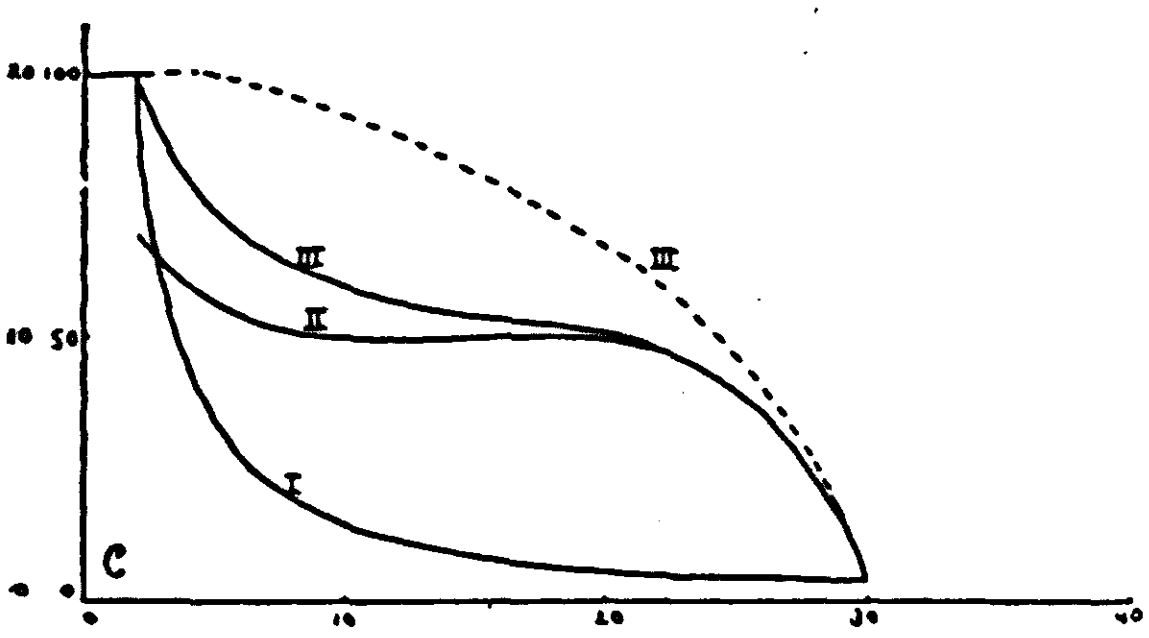


Fig. 8C. *Atriplex hastatum.*

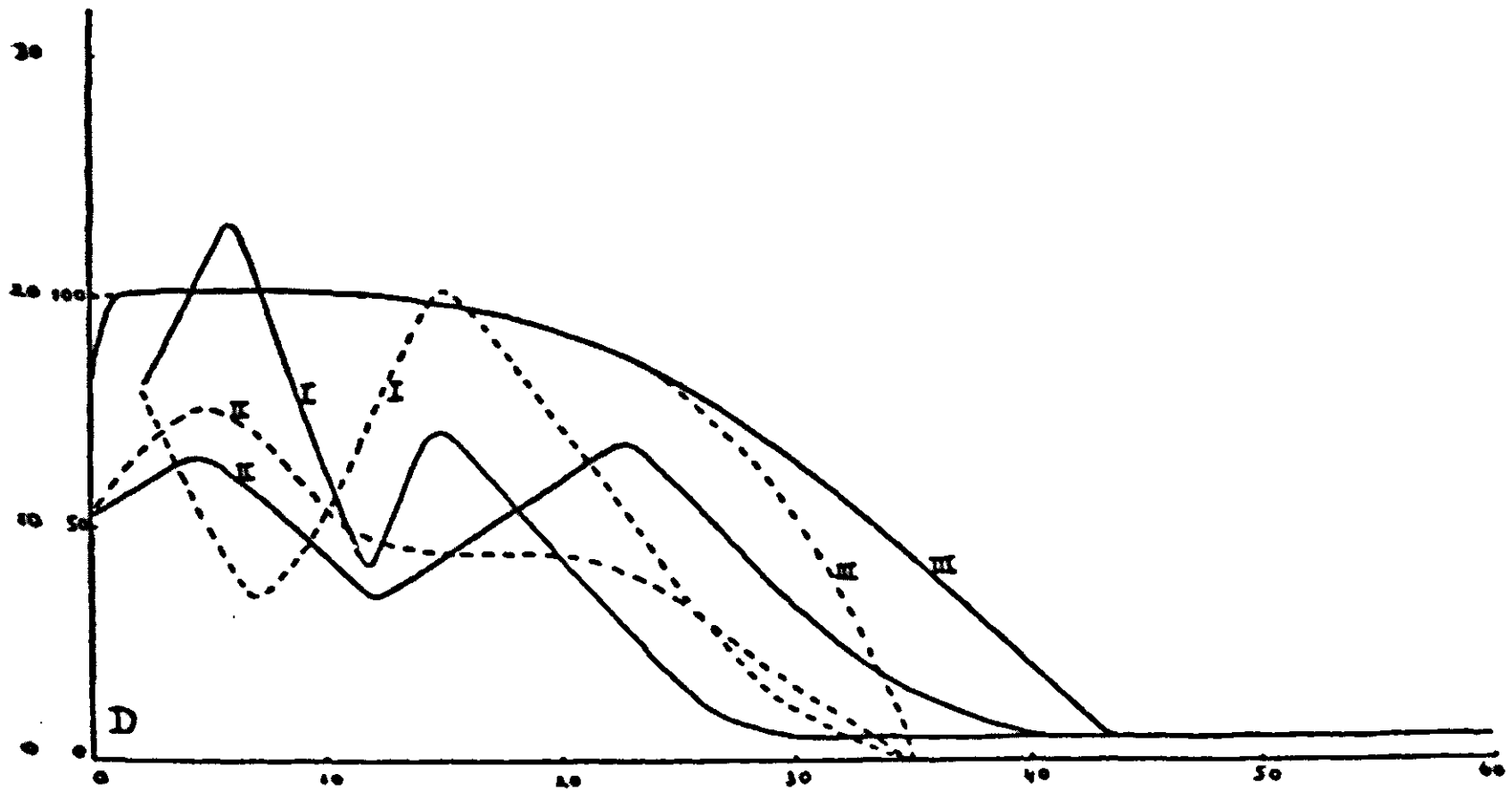


Fig. 8D. *Aster Tripolium.*

Figuur 8.

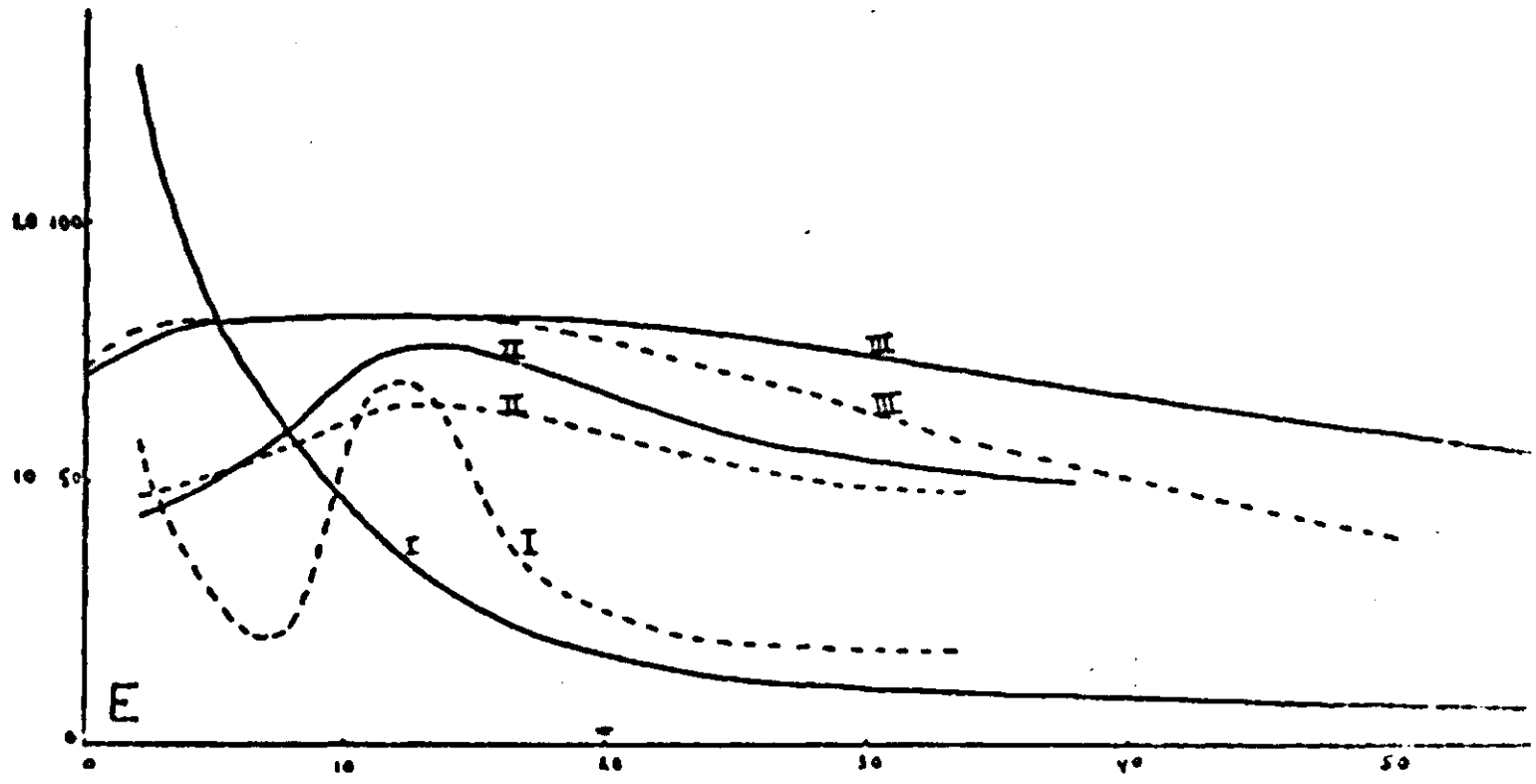


Fig. 8E. *Suaeda maritima.*

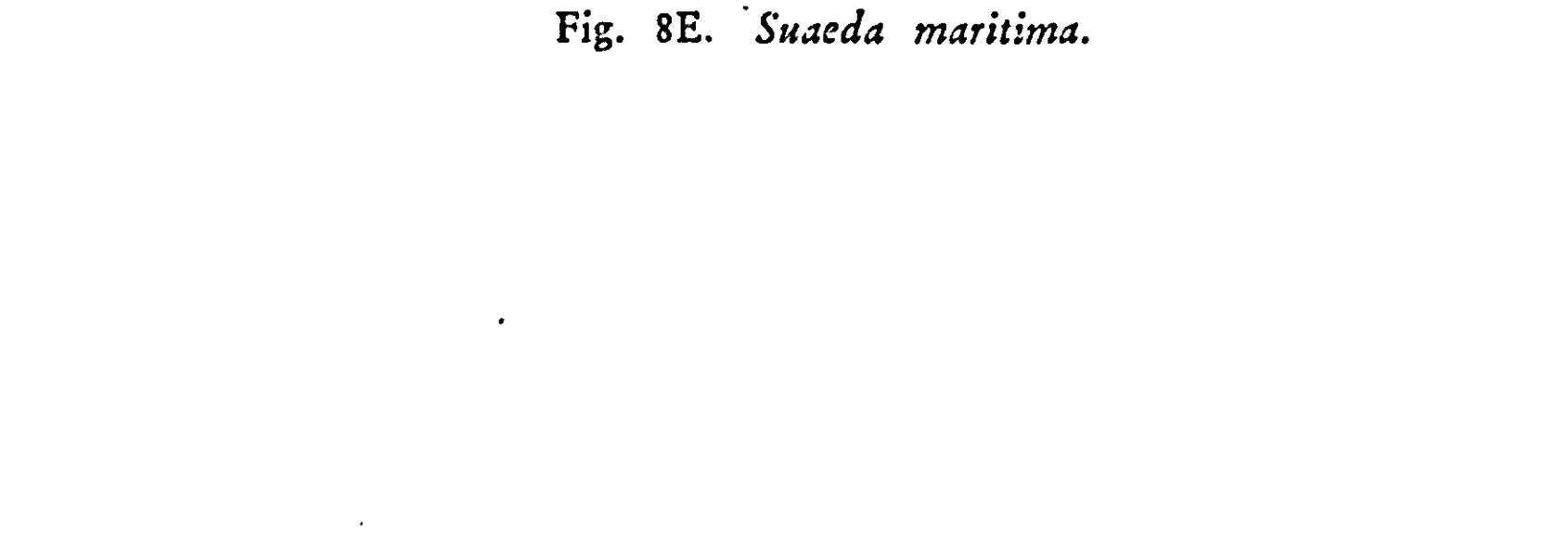


Fig. 8F. *Salicornia herbacea.*

Fig. 8 (A—F). Samenhang tusschen het zoutgehalte van de bodem en het gedrag der belangrijkste dominanten.
A. *Senecio vulgaris* 125 opnamen
B. *Atriplex littorale* 112 „
C. *Atriplex hastatum* 42 „
D. *Aster Tripolium* 171 „
E. *Suaeda maritima* 65 „
F. *Salicornia herbacea* 46 „
Abscis: gram NaCl per liter bodemvocht.
Ordinaat: schaal a = aantal opnamen (curve I).
schaal b = bedekkingsgraad der vegetatie in procenten (curve II en III).
Curve I = verdeeling van het aantal opnamen over zoutconcentratieklassen, dus het voorkomen van de soort bij diverse zoutgehalten.
Curve II = de gemiddelde bedekkingsgraad van de opnamen uitgezet tegen de zoutconcentratie.
Curve III = de maximale bedekkingsgraad, uitgezet tegen de zoutconcentratie.
——— = zoutgehalte in de bodemlaag van 0—10 cm.
- - - - - = zoutgehalte in de bodemlaag van 10—25 cm.
In Fig. B vallen de beide curven II samen; in Fig. C de beide curven I en II.

---

samenhang ten tijde van het kiemplantenstadium weer. Hierbij moet er rekening mee gehouden worden, dat de concentratie van het zoutgehalte in de bovenste grondlaagjes in het voorjaar op zoute grond, afhankelijk van regen zoowel als van droge, warme perioden, evengoed sporen als eenige tientallen grammen NaCl per liter bodemvocht kon bedragen. De curven I 0-10 en I 10-25 (zie vooral de curven van *Atriplex hastatum)* wijken echter onderling zoo weinig af, dat men met eenige zekerheid kan zeggen, dat de curve I 0-10 ook een reëele indruk van het wegselecteeren der kiemplanten geeft, hoewel de monsters in de zomer genomen werden. Bij het wegselecteeren dient men er rekening mee te houden, dat er zeker een wegselecteeren op oekologische typen binnen de soort moet plaats hebben, dat de oekologische variatiebreedte der soort dus over diverse typen loopt. Dit laatste openbaart zich vooral bij de *zeeaster,* met zijn tweetoppige curven.

b. De *curven II* geven de gemiddelde ontwikkelings-reactie op de directe oekologische factorenwerkingen van die planten, welke aan de kiemplant-selectie zijn ontsnapt. Daar het resultaat van de concurrentie echter ook afhankelijk is van het aantal individuen per oppervlakte-eenheid, geven zij dus het gemiddelde resultaat van concurrentie en directe oekologische zoutwerking, hetgeen in dit geval qua uitwerking tegengestelde processen zijn.

c. De *curven III* geven ten slotte, wat er in het gunstigste

geval, dus ook met betrekking tot de geschiedenis en andere oekologische factoren (b.v. N) bij een bepaald zoutgehalte, uit de populaties had kunnen groeien.

De curven zijn natuurlijk een compromis, daar zij betrekking hebben op een vegetatiestadium, dat reeds een betrekkelijk lange ontwikkelingsgeschiedenis, zoowel als een oekologische geschiedenis achter zich heeft. Alleen bij *Senecio vulgaris*, met zijn zomergeneraties van slechts één à twee maanden, benaderen de curven nog het meest het resultaat van potproeven.

Nadere oekologische gegevens, bij voorbeeld verloop van de zouttolerantie met de ontwikkeling, het meer of minder labiel zijn van optima, maxima en minima, directe modificeerende invloed op de oekologische specialisatie door „het voorleven" (M o n t f o r t 1927, S t o c k e r 1928) durf ik voorloopig niet uit het materiaal te trekken.

Hoewel de curven voor zichzelf spreken is hier een korte behandeling wel op haar plaats.

Senecio vulgaris is het type van een glykyphyt met hooge zouttolerantie. Het maximum ligt ongeveer bij 20 g NaCl per liter bodemvocht, doch het is duidelijk, dat bij 10 g het wegselecteeren der kiemplanten al groot effect heeft. De beworteling van *kruiskruid* is grillig en vrij zwak. Het meerendeel der wortels komt voor in de laag van 0-10 cm, doch er zijn vaak verscheidene wortels, die veel dieper gaan. De gemiddelde bedekkingsgraad neemt recht evenredig met het zoutgehalte af, evenals de maximale bedekkingsgraad. Hetzelfde geldt ook voor *Poa annua*. Van andere glykyphyten zijn er niet voldoende analyses ter beschikking om een behoorlijk gemiddeld verband te verkrijgen. De bedekkingsgraad wordt bepaald door het aantal en de grootte der planten, door het resultaat van concurrentie en directe reactie van de planten op het oekologisch milieu. Deze tezamen bewerken dus een recht evenredig verloop van de bedekkingsgraad met de zoutconcentratie. Of deze evenredigheid evenwel iets specifieks inhoudt, dan wel aan zuiver toeval te wijten is, is moeilijk te zeggen. Voor een hypothese, b.v. dat er een voedingsfactor zou zijn, die, samenhangend met het zoutgehalte van de bodem, een rechte evenredigheid mede bewerkstelligt, kan ik geen aanknoopingspunten vinden. De lijn der maximale bedekkingsgraad is oekologisch interessant, doordat ze zoo hoog boven het gemiddelde loopt; zij geeft dus aan, wat *Senecio* soms vermag te bereiken bij hooge zoutconcentraties.

Hoewel in den regel de samenhang tusschen de plantengroei

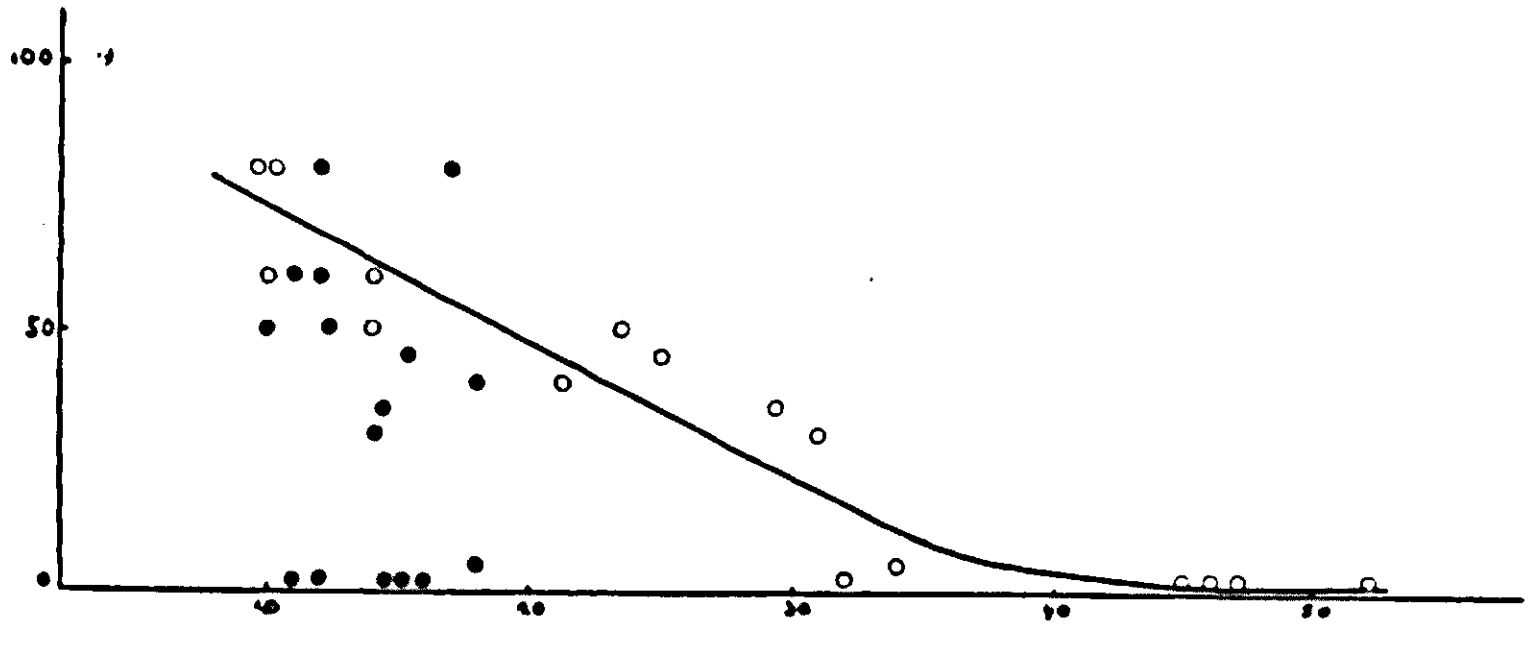


Fig. 8G. Samenhang van de bedekkingsgraad van *Aster Tripolium* met het zoutgehalte in de laag van 0—10 cm op zoute, slempige grond, waarin op geringe diepte een zuur veenlaagje voorkomt.
o = bedekkingsgraad van de opnamen.
• = zoutgehalte in de laag van 10—25 cm; de zwarte stippen behooren bij de open stippen op dezelfde horizontale lijn gelegen.
Abscis: g NaCl per liter bodemvocht.
Ordinaat: bedekkingsgraad in procenten.

en het zoutgehalte van den bodem gemakkelijk viel vast te stellen, was dit op enkele terreinen en direct na zware regenval niet mogelijk. Zoo kon b.v. na zware regenval op zandige terreinen soms alleen een samenhang worden vastgesteld met zoutgehalten van bodemlagen dieper dan 25 cm. Verder kwam het voor, dat er geen samenhang met het zoutgehalte van de diepere lagen te constateeren was, doch wel met die van de laag 0-10 cm, zooals bij voorbeeld het in Fig. 8 G gegeven geval bij ondiep wortelende *zeeaster* op een bodem, waar zure klei en veen op 10—15 cm diepte voorkwamen.

De *zeeaster* levert zoowel in de curven I als II, tweetoppige curven op. Ik veronderstel, dat de oorzaak hiervan gezocht moet worden in de aanwezigheid van *twee oekologische groepen* binnen de zeeaster-populatie, misschien aan te duiden als het zoute-schor-type en het brakke-schor-type. De tegenstelling discodiale- en grootbloemige vormen is ter karakteriseering van deze groepen onvoldoende.

De maxima voor volgroeide *zeeaster* liggen zeer hoog en wel boven 60 gram zout per liter bodemvocht; op het laboratorium bleek een *zeeaster* plant op zandgrond nog concentratie van 120 gram NaCl per liter bodemvocht te verdragen. Een *zeeaster*-gezelschap trad echter in den regel bij een concentratie boven 30 gram NaCl niet meer op. De *zeeaster* is een bijzonder soepele en taaie plant. Karakteristiek voor haar is het gemakkelijk overgaan van annuel

naar perenneerend, hoewel daarnaast erfelijk twee- en waarschijnlijk ook erfelijk méérjarige vormen voorkomen. Op plaatsen, waar de *zeeaster* als éénjarige plant in de vrije natuur haar generatie afsluit, zal in de standplaats waarschijnlijk het oekologisch optium verwerkelijkt zijn. Dit is op moerassige, zwak brakke tot vrijwel zoutvrije, weinig geaereerde standplaatsen, zooals de wellen, de kwelstrook in de Wieringermeer, waar vegetaties van 2 meter hoog aan te treffen waren en enkele planten een hoogte van 2½ meter bereikten.

Op onze schorren is een dergelijk milieu verwerkelijkt op de Dollard met zijn prachtige, soms manshooge *Aster Tripolium*-sociaties. (Zijlstra en De Vries).

De vaak geuite meening, dat de *zeeaster* een plant zou zijn, welke een speciale affiniteit tot klei heeft is, naar ik meen, grootendeels terug te brengen op een vochtkwestie; op natte zanden en lichte zavels kwam de zeeaster in de Wieringermeerpolder namelijk zeer goed tot ontwikkeling. De *zeeaster* is in het kiemplant-stadium een uitgesproken hygrophyt, daarnaast kregen wij echter den indruk, dat haar vocht-gevoeligheid in zout, droog milieu geringer was, bij veel succulenter uitgroeien der kiemplanten dan in glykisch milieu.

Op kleigronden stierf de *zeeaster* in elk ontwikkelingsstadium grootendeels af, zoodra deze sterk gingen scheuren. Zoodra het milieu voor de *zeeaster* in welk opzicht dan ook ongunstig gaat worden, bij voorbeeld door te hoog zoutgehalte of door het droger worden der standplaats, door voedselarmoede of door concurrentie, dan reageert de *zeeaster* hierop door óf tweejarig te worden — dus één jaar in het foliosae-stadium te verblijven — of meerjarig te worden en niet of zeer spaarzaam te bloeien. De variatiebreedte van de bloeiende planten is dus veel geringer dan die van de foliosae, perenneerende planten. Dergelijk gedrag kan men op de schorren ook waarnemen; bij voorbeeld op de Dollard, waar men van zee af rekenend begint met: meerjarige *Asters*, daarna in het zwaartepunt der sociatie grootendeels éénjarige vindt, terwijl de *zeeaster* in de naar de richting van het land toe volgende zonaties van grasgezelschappen, wederom meerjarig wordt en zelden of nooit bloeit.

In de polder kwam de *zeeaster* bij zoutgehalten boven 25 gram NaCl in de laag 10-25 cm zelden tot bloei. Men kreeg soms den indruk dat deze foliosae-vorm van de *zeeaster* op slempige, zoute grond zouttoleranter (soepeler op schommelingen reageerende) kon zijn dan de zeekraal.

De beworteling van de *zeeaster* is zeer rijk, klokvormig en in

den regel zeer diep, terwijl de kiemplanten het vermogen hebben zeer snel lange kiemwortels te vormen.

Op de zwavelzuurrijke plekken in de polder bleek de *Aster* nog een pH van 4 à 5 te kunnen verdragen; bij lagere pH werden de kiemplanten geheel weggeselecteerd, bij voorbeeld:

Gram NaCl per liter bodemvocht in de laag:		pH	Aantal zeeaster-planten per m²	Bedekkings-graad in % van het oppervlak
0—10 cm	10—25 cm			
12.8	22.4	2.9	1	sporen
21.8	23.3	4.1	2	„
10.5	18.0	2.9	3	„
enkele meters verder:				
13.3	13.4	7	1000	60
13.3	14.9	7	300	90
24.6	21.3	7	160	60

De *strandmelde (Atriplex littorale)* met haar ijle, stevige, zich naar alle zijden en ook vrij diep (meer dan 40 cm), uitstrekkende beworteling, blijkt nog bij hooge zoutgehalten voor te kunnen komen. Merkwaardig is de tweetoppige curve I 10-25, welke ook bij *Suaeda maritima* optreedt, waarvoor ik geen verklaring kan vinden. De soort is aanmerkelijk minder zouttolerant dan de *zeeaster*, daar het maximum practisch bij 20 gram NaCl per liter bodemvocht ligt. De mogelijkheid tot sociale ontplooiïng heeft echter ook hetzelfde maximum. Opvallend is de plotselinge val zoowel bij de maximale, als bij de gemiddelde bedekkingsgraad. Ik schrijf deze toe aan een andere factor dan het zout, namelijk aan de aeratie-toestand van de bodem. Bij zoutgehalten boven 20 gram NaCl per liter bodemvocht was de aeratie van de bodem in de Wieringermeer in den regel nog gering. Nu kreeg ik den indruk, dat *Atriplex littorale*, vooral in de laatste levensmaanden een goed geaereerde bodem noodig heeft. Misschien komt zij hierin overeen met de echte *bidentatum*-planten.

De curve I van *Atriplex hastatum* wijst op iets grootere zoutgevoeligheid in de jongste ontwikkelingsstadia dan de *A. littorale*. De zouttolerantie van de eens gevestigde planten blijkt echter grooter te zijn. Vooral bij *Atriplex hastatum* dient men hierbij rekening te houden met de vele vormen. Op het oog zijn gemakkelijk meer dan 40 vormen te herkennen en misschien ook even zooveel oekotypen, waaronder er zeker zijn, die groote verschil-

SCHEMA II.

I

Salicornia herbacea
Suaeda maritima
Spergularia salina

II

Puccinellia distans
P. retroflexa
Spergularia marginata
Aster Tripolium

III

Atriplex littorale
A. hastatum
Juncus Gerardi
Scirpus maritimus
Phragmites communis
Agrostis alba salina

IV

Juncus bufonius
Rumex crispus
Atriplex patulum
Chenopodium rubrum
C. glaucum
Ranunculus sceleratus
Coronopus procumbens

V

Alopecurus geniculatus
Festuca arundinacea
Lolium perenne
Poa annua
Polygonum aviculare
Senecio paluster
Sinapis arvensis
Leontodon nudicaulis
Leontodon autumnalis
Plantago major
Matricaria Chamomilla
M. inodora
Calamagrostis Epigeios
Sonchus asper
Senecio vulgaris
Typha latifolia
Schoenoplectus Tabernaemontani

VI

Lolium multiflorum
Cirsium lanceolatum
Poa trivialis
Chenopodium album
C. serotinum
Cerastium caespitosum
Sonchus oleraceus
Tussilago Farfara
Rumex maritimus
Festuca pratensis
Typha angustifolia
Heleocharis palustris
Agrostis stolonifera

VII

Epilobium hirsutum
Cirsium arvense
Poa pratensis
Stellaria media
Sonchus arvensis
Rorippa islandica
Holcus lanatus
Taraxacum officinale

VIII

Agrostis tenuis
Bromus mollis
Epilobium angustifolium
E. parviflorum
Solanum nigrum
Trifolium repens
Plantago lanceolata
Bellis perennis
Capsella Bursa-pastoris
Polygonum lapathifolium
P. Persicaria

XI

Alopecurus myosuroides
Apera Spica-venti
Rumex acetosa
R. acetosella
Erigeron canadensis
Polygonum convolvulus

Verklaring van Schema II.

De verschillende soorten zijn in Schema II ingedeeld in 9 zouttolerantie-groepen. De zouttolerantie neemt van I (zeer zouttolerant) tot IX (zoutmijnend) af; groep V komt nog voor bij tot ± 20 gram NaCl per liter bodemvocht in de laag van 10—25 cm. De groepen geven dus aan op welke wijze de soorten progressief optreden met het voortschrijden der ontzilting.

---

len in zouttolerantie vertoonen. Er waren er bij, die op zwak brakke grond zelden voorkwamen en meer op sterk zilte.

Suaeda maritima, doch vooral *Salicornia herbacea* zijn ten slotte voorbeelden van echte halophyten. Zij vertoonen beide in de curven II en III, doch *Salicornia* ook in de curve I, optima, weliswaar zeer vlakke, bij sterk brak tot zout milieu, terwijl het maximum voor de ontwikkeling der na-kiemplantstadia in de polder niet bereikt werd.

Van *Suaeda maritima* kwamen op ontzilte grond nog bedekkingsgraden van 70% voor, van *Salicornia* nog tot 40%. Dit laatste komt echter in de grafiek niet tot uitdrukking, daar hier de groepen ter samenstelling van de grafiek, over 4 gram zout genomen zijn. Het opschuiven der curve, zoowel als de sterke val van de maximale bedekkingsgraad bij de *Salicornia* worden veroorzaakt door de kiemplantensterfte op droge standplaatsen, welke bij *zeekraal* het sterkst was van alle halophyten. Optimaal ontwikkelt *zeekraal* zich op niet geaëreerde, moerassige, matig brakke slik, waar wel eens 400 planten van 60 cm hoogte per m^2 werden geteld.

Aan de hand van de analyses en verder door middel van onderlinge vergelijking op standplaatsen van bekend zoutgehalte, is in het schema II een poging gewaagd een aantal der in de Wieringermeer belangrijke soorten naar zouttolerantie te classificeeren. Hieruit kan men aflezen, in welke volgorde de soorten bij het ontzilten der standplaatsen optraden. Het zal hierbij opvallen, dat de grenzen van voorkomen van de diverse glykyphyten bij vrij hoog zoutgehalte liggen, zooals ook reeds bij het *kruiskruid* werd betoogd.

De reden hiervan kan drieërlei zijn:

1. Zij ligt werkelijk in de organisatie dezer soorten, bij voorbeeld door het hand in hand gaan van nitrophilie en zouttolerantie.

2. De vormen in de Wieringermeer zijn sterker zouttolerant dan die der soort op het oude land, doordat er een selectie op

oekologisch type uit de naar de polder gemigreerde populatie der soort heeft plaats gehad.

3. De specifieke geaardheid van het milieu brengt mee, dat deze concentraties door de betreffende soorten verdragen kunnen worden, b.v. door diverse antagonistische reacties.

Tabel XVI geeft voorts nog eenig inzicht in het gezamenlijke gedrag der Wieringermeersoorten t.o.v. het zoutgehalte van de bodem, waarbij hun gedrag op de schorren in rekening is gebracht, terwijl behalve mijn eigen waarneming ook die benut zijn, welke door Kolumbe, Christiansen, Hocquette en diverse anderen zijn gepubliceerd.

TABEL XVI.

Aantal soorten:	Echte zoutplanten	Brakwaterplanten	Van zilte terreinen buiten schor en slik	Van het hooge schor (Vrijwel zoutvrij)	Van de zeedijk	Van niet zilte terreinen	Totaal aantal
Sporadische soorten.							
A.	6		1				7
B.	4	5	1	4		1	15
C.		3		6		11	20
D.	1	1	3	23	1	111	140
Totaal	11	9	5	33	1	125	182
Frequente soorten.							
A.	2						2
B.		2		6		2	10
C.				7		2	9
D.				1		5	6
Totaal	2	2		14		9	27
Sociale soorten.							
A.	10						10
B.	1	8		10		2	21
C.		3		8	1	3	15
D.						4	4
Totaal	11	11		18	1	9	50

Verklaring: A = zoutgehalte van de standplaats gemiddeld meer dan 20, B = van 10—20, C = van 5—10 en D = beneden 5 gram NaCl per liter bodemvocht. De cijfers in de kolommen geven aan hoeveel soorten in de polder bij deze concentraties werden aangetroffen.

Dit wil dus zeggen, dat bij benadering, van de 182 sporadische

soorten in de polder er 111 zoutmijdend waren; van de 27 frequente soorten waren er 5 zoutmijdend en van de 50 sociale soorten 4.

Na het voorgaande kan evenwel slechts weinig ter beantwoording gegeven worden van de twee centrale vragen van het halophytenprobleem:

1. Waarom komen glykyphyten niet op zilte standplaatsen voor?

2. Waarom komen halophyten niet op glykische standplaatsen voor?

Uit het bovenstaande blijkt, dat, afgezien van zeer zilte standplaatsen, diverse glykyphyten nog bij vrij hoog zoutgehalte kunnen voorkomen. Hun sociale gedrag kunnen zij echter eerst volledig ontplooien op glykische standplaatsen, waardoor de eigenlijke schorrevegetatie in de concurrentie over deze soorten gemakkelijk zegeviert. De concurrentie is voorts een verschijnsel, dat zelfs bij elkander qua levensvorm en oekologisch type dicht naderende planten, gemakkelijk een extreme oekologische factor evenaart.

Hierdoor is het bestaan van halophyten op glykisch milieu riskant. Het meerendeel der halophyten kan op glykisch milieu weliswaar nog goed groeien, doch het is waarschijnlijk, dat hun risico vooral ligt in een gevoelig kiemplantenstadium. Getuige de kiemplanten van de éénjarige halophyten in de Wieringermeer. Voorts kenmerken de halophyten zich door late ontwikkeling; deze specifiek late ontwikkeling van schorreplanten maakt in het algemeen voor hen de strijd tegen de overige planten op niet zilte standplaatsen moeilijk.

In de Wieringermeer ontbraken tal van halophyten of kwamen slechts sporadisch voor, niet in evenredigheid met hun voorkomen in het omland. Dit mag m.i. toegeschreven worden aan een gevoelige specialisatie hunner kiemplanten. De enkele exemplaren, die er nog van deze halophyten voorkwamen hadden in den regel ook bij vrij goede zaadproductie, weinig nakomelingschap.

Eén en ander wijst er op, dat kiemplantgevoeligheid en directe oekologische factorenwerkingen in den regel al voldoende zullen zijn om ontbreken van deze soorten op vele standplaatsen te verklaren, zonder dat daarbij de concurrentie te pas behoeft te komen.

Stikstof en plantengroei in de Wieringermeer.

Het ligt voor de hand om een samenhang te zoeken tusschen de achteruitgang in vitaliteit van de eerst weelderige pionier-

gezelschappen over de geheele polder en de directe voedingsfactoren. (Zie Foto VI en Foto VII). De stikstof als meest reactieve factor treedt hierbij op de voorgrond. In het Noorden van de polder nam ik op enkele bemestingsproefvelden een reactie van *Senecio vulgaris* en mossen op Kali-bemesting waar. Deze factoren zullen waarschijnlijk elders in de polder van veel geringere beteekenis zijn geweest dan de stikstof. Op de bemestingsproefvelden bleek steeds een groote behoefte aan stikstof te bestaan.

De achteruitgang in vitaliteit van de pioniergezelschappen kan, zooals reeds eerder is betoogd, sterk beinvloed worden door concurrentie (zie Tabel XV) en door de droogte der standplaats. Gevallen, waar deze factoren zeker geen rol gespeeld hebben bij de achteruitgang in de vitaliteit van de vegetatie, dus gevallen van ongeveer gelijke plantdichtheid en zout- en vochttoestand van het milieu, waren er veel te vinden. Op zoete wellen, dus bij voldoende vochtvoorziening, trad het degeneratieverschijnsel op. In het algemeen was het min of meer onafhankelijk van het zoutgehalte van de grond. De pioniers waren dus op zilte, zoowel als op ontzilte grond weelderig. Alleen op laat ontzilte en inmiddels sterk geaereerde grond trad deze weelderigheid niet op. Bij het kruiskruidgezelschap kon men de degeneratie, vooral in 1931 en 1932, waarnemen binnen één jaar in de drie opeenvolgende generaties in het voorjaar, de voorzomer en nazomer. (zie Foto XX).

Bij de verklaring van dit verschijnsel komt in de eerste plaats de stikstofvoeding ter sprake. De stikstofhuishouding van de Wieringermeergronden werd door H a r m s e n grondig bestudeerd. Op dit onderzoek is het hier volgende grootendeels gebaseerd.

De weelderigheid der pioniers, welke niet alleen voorkwam bij ijle vestiging, doch ook bij groote plantdichtheid (zie Tabel XVI) is eenvoudig te verklaren door middel van de *braak-theorie*.

In de landbouw wordt met het doel de grond te verrijken aan N de „zwarte braak" toegepast, vooral in gebieden met betrekkelijk geringe regenval en uitspoeling van de bodem. Deze braak komt neer op een ophoopen van gemineraliseerde stikstof in de tijd, dat de N niet door hoogere plantenbegroeiing wordt weggenomen. Dit vond dus in de Wieringermeer plaats in de periode vóór de pioniers zich vestigden. Weliswaar was de bacterievegetatie in de Wieringermeerpolder aanvankelijk niet getalsterk, doch het proces der mineralisatie ging wel gestaag zijn gang, zoodat er een zekere ophooping van voor hoogere planten gemakkelijk opneembare stikstof plaats vond, waarop de eerste begroeiing luxurieus reageerde. Hoewel hierbij groote hoeveelheden organische

stof gevormd werden (Tabel XVI), waarvan echter een groot gedeelte als plantenskeletten geruimen tijd te velde bleef staan, bleek de stikstof in deze organische stof voorloopig te zijn vastgelegd voor het nageslacht. Dit nageslacht kwam op een uitgeputte grond te staan, zonder voorraad gemakkelijk op te nemen stikstof.

De Wieringermeergronden waren zéér tot betrekkelijk arm aan organische stof; de zanden bevatten vaak slechts sporen en de kleigronden zelden meer dan 3%. Dit zal er het hare toe bijgedragen hebben, dat het tweedejaarsgezelschap hier zoo *sterk* in vitaliteit verschilde van de pioniers. Voorts werkte ook het aanvankelijk ontbreken van de stikstofbindende bacterieën en vlinderbloemigen tegen. Zooals reeds is gezegd, vertoonden de bemestingsproefvelden ook stikstof-honger.

Het is de opvatting van Harmsen, dat in een in zee nieuw afgezette zeebodem, de N-gesteldheid veel gunstiger is dan in de Wieringermeerpolder (b.v. ingedijkte zeeslikken, zooals de Dollardpolders en de Proefpolder Andijk en waarschijnlijk ook de toekomstige N.O.-polder). De Wieringermeer had geen eigenlijke zeebodem, maar was een verdronken land, waarvan de bodem nu weinig, oude en moeilijk toegankelijke humus bevat.

De stikstof-mineralisatie kon op proefvelden in de Wieringermeer en de Proefpolder Andijk worden gevolgd. Sterke aeratie en bemesting met organische stof bevorderde haar. Aanwezigheid van veel celstofhoudend materiaal in de bodem veroorzaakt een tijdelijk onttrekken van stikstof aan de omgeving door de bacterieën, welke op deze wijze aanvankelijk zelfs hoogere planten ernstig kunnen beconcurreeren.

Zelf bemonsterde ik verscheidene gevallen van wèl, zoowel als niet weelderige begroeiingen van eerste- en tweedejaarsgezelschappen van *Atriplex littorale* en *Aster Tripolium*. Hoewel het onderzoek vrij uitvoerig was, had het weinig resultaat. De eenige methode, die met betrekking op de N duidelijke resultaten gaf, was een orienteerende. Door aan plantenperssap diphenylaminzwavelzuur toe te voegen, verkrijgt men blauwkleuringen. Sterker blauwkleuringen zouden er op wijzen, dat het nitraatgehalte van het perssap hooger is [1]), en daarmede de N-voorziening door de bodem ook, indien de proefplanten althans vergelijkbaar zijn. Bij even oude planten van dicht bij elkaar gelegen eerste- en tweedejaarsgezelschappen gaf deze reactie vaak duidelijke verschillen, ten gunste van de N-voorziening in het eerstejaarsgezelschap.

Tabel XVII geeft een voorbeeld van eenige onzer analyses, die

[1]) Braun. Pflanzensoziologie, 1928, pag. 200.

niets ter verklaring opleverden. Het valt op, dat de grond uit het tweedejaarsgezelschap sterker kleeft en als emulsie moeilijker is af te filtreeren, dan die uit het eerstejaarsgezelschap. Dit wijst op een verschil in structuur.

TABEL XVII.

Bemonstering van zeer vitale eerstejaars- en weinig vitale tweedejaars-vegetatievlekken in een *Atriplex littorale* gezelschap, Kavel D 79, Juli 1932. Gemiddelde waarden van 8 plekken van 1 m². Het profiel op deze plekken liep slechts weinig uiteen, namelijk 5 à 10 cm schelpzand op zware zavel tot lichte klei.

	Eerstejaarsgezelsch.	Tweedejaarsgezelsch.
gram groene plant per m²	614 (357 à 997)	152 (129 à 276)
Aantal planten per m²	490 (100 à 1000)	810 (500 à 1200)
Hoogte planten in cm	110	25
Bedekkingsgraad in %	70	45
gram NaCl per liter bodemvocht in		
de laag 0—10 cm	10.6	7.1
10—25 cm	15.5	9.7
% vocht op droge grond in de laag:		
0—10 cm	37.8	43.7
10—25 cm	62.2	70.4
% totaal N op droge grond	0.133	0 111
mg minerale N per kg droge grond	1.7	3.9
% P_2O_5 in 2% citr.z. opl. op		
droge grond	0.078	0.077
Watercapaciteit in volume %	54.1	55.8
Luchtcapaciteit in volume %	13.3	16.3
Grond	weinig klevend	sterk klevend
Affiltreeren van grondemulsie	goed	slecht

(Totaal N: methode Kjeldahl; minerale N: methode Devarda).

Een tweede punt, dat met betrekking tot de stikstof in de Wieringermeerpolder de aandacht trekt, is de nitrophiele geaardheid van de geheele flora en vooral van de dominanten: éénjarige nitrophiele halophyten en veel onkruiden. Dit is een verschijnsel van alle typen nieuwland: duinstranden, boschkaalslag, enz. In de Wieringermeer valt het echter op, dat juist veel van deze soorten een betrekkelijk hooge zouttolerantie bezitten.

Dit verschijnsel heeft vanzelfsprekend ook buiten de polder de aandacht getrokken. Kolkwitz (1917) schrijft: „Beziehungen der Salzpflanzen, (z.T. auch Kalkpflanzen) zu den Ruderalpflanzen, welche Nitrate und Ammoniaksalze bevorzugen.... sind

allein schon sicher durch manche Chenopodiaceae, besonders Arten der Gattung Atriplex".

Het verschijnsel is interessant genoeg om nader physiologisch onderzocht te worden en na te gaan in hoeverre de N-voeding in staat is het gedrag van deze oekologische typen bij hooge zoutgehalten van het milieu te beinvloeden, waarbij niet alleen de nitrophiele-, doch ook de andere halophyten moeten worden betrokken.

Het lijkt mij namelijk van belang de rol van de stikstof in de oekologie van de schorren te onderzoeken. Tabel XIII laat zien, dat het totaal N-gehalte in een zonatie van de schor over korte afstand gevoelig kan verschuiven.

De aanvoer van N-houdend materiaal door het water is in de diverse zones van de schor zeer verschillend. Het slik en de lage schor ontvangt veel meer detritus en versche organische stof dan de hoogere zônes. Op het niveau van de *Plantago maritima-Juncus Gerardi* associatie, dus van de *Agrostis stolonifera* en *Festuca rubra* sociaties, deponeert de vloed al zelden detritus, terwijl de *Arrhenatherion*vegetaties van de hooge schor nog minder door de vloeden bereikt worden. In het onderzoek naar de N-huishouding van de schor en slik komen behalve de kwestie van de aanvoer van stikstofhoudend materiaal de beide volgende vragen naar voren:

1. Hoe verloopt de mineralisatie van de organische stof in de diverse vegetatiezones van de schorre, dus gaande van het niet geaereerde anaerobe, zoute slik naar een geaereerde aerobe ontzilte standplaats?

2. Zijn er onder de halophyten met betrekking op de N-voeding verschillende oekologische typen; zijn er onder de halophyten soorten, die in staat zijn andere N-verbindingen op te nemen dan NH_4 en NO_3?

Hoewel de gronden slechts zwak zijn, breng ik hier het ontbreken en sporadisch voorkomen van diverse halophyten in de Wieringermeer met de N-voeding in verband. Dit waren namelijk soorten van het lage, doch vooral van het middelhooge schor; de soorten van het hooge schor kwamen wel frequent voor, terwijl de min of meer nitrophiele halophyten dominant werden.

Bij mijn schorren-studies bleek het mij, dat betrekkelijk dunne vloedmerken van *Zostera* en *Ulva* in staat waren, zoowel in het *Glycerietum maritimae* als in de *Festuca rubra-*, *Agrostis stolonifera-* en *Triticum repens*-sociatie de grasmat volledig te dooden, niet slechts onder het vloedmerk doch ook er naast. Hierdoor kunnen de éénjarige vloedmerkplanten zich weelderig ontwikkelen op het N-rijke substraat, ongestoord door hemikryptophyten-concurrentie. Eerst na 2 à 3 jaar nemen de grassen de verloren plaats

weer in. De vloedmerken, die in de winter als bandjes of pakketten op de schor afgezet worden, bestaan uit verschillend materiaal. Op het Balgzand veel *Zostera* en *Ulva lactuca;* langs de Zuiderzee ook, doch plaatselijk veel *Lemna*, vooral bezuiden Hoorn. Het vloedmerk-materiaal is betrekkelijk N-rijk; althans bij ontleding zal er veel N ter beschikking van de planten komen. Een versche *Lemna*-drift bij Hoorn bevatte 2% N; een veel heen en weer gedreven *Zostera*-drift met *Lemna* en *Fucus* bij Medemblik 1.3% N; en dergelijke drift met veel *Ulva lactuca* bij Andijk 1.4% N; een vloedmerk van dergelijk materiaal, reeds 8 maanden begroeid met *Atriplex littorale* en *Suaeda maritima* bij Onderdijk 1.4% N; een vloedmerkpakket, reeds vele jaren begroeid met *Triticum repens* bij Onderdijk nog 0.4% N; detritusrijk slik met *Ulva-* en *Enteromorpha* resten op het Balgzand 0.5% N.

Bij het beschouwen van de reactie van de grasmat op de vloedmerken krijgt men de indruk, dat er behalve verstikking ook andere factoren een rol spelen.

Ik wil aan de hand van deze enkele aanwijzingen, namelijk het ontbreken van de halophyten van het middelhooge schor en hun gevoeligheid voor de voedselrijke vloedmerk-bedekking, de volgende *hypothese* opstellen, welke verwant is aan die van Van Dieren (1934) voor de duinen.

Op dat gedeelte van de schorre (het middelhooge schor), waar de detritus-aanvoer gering is en het milieu overgaat van zout, niet geaereerd naar glykisch, geaereerd, is in de levering van N zóó slecht voorzien, dat diverse soorten t.o.v. deze factor gespecialiseerd zijn.

VIERDE HOOFDSTUK.

Musci en Hepaticae in de Wieringermeer

De ontwikkeling van de mosgroei; het sociale gedrag der soorten en de successie der gezelschappen.

Mossen zijn extreme anemochoren. Hun sporen worden theoretisch makkelijk over groote afstanden van honderden kilometers vervoerd. Echter zijn de micro-climatische omstandigheden van hun standplaatsen in den regel van dien aard, dat hun verspreiding vaak slechts trapsgewijs is. Toch kon men, vooral door het veel voorkomen van mossen op de schapen- en wierdijkjes

op Wieringen in de Wieringermeerpolder, zelfs vóór de hoogere planten, wel een groot aantal mossen als pionier verwachten. Doch deze verwachting werd niet bewaarheid, hetgeen verklaard wordt door de groote zoutgevoeligheid der meeste mossen. Op de spoedig ontzilte gronden was de mosontwikkeling aanvankelijk ook nog gering.

In 1930 werd op de ontzilte schelpen- en zandbanken *Funaria hygrometrica* gevonden.

In het voorjaar 1931 had het mos zich op deze plaatsen tot kleine gezelschappen uitgebreid, vooral op de zonzijde van zandige taluds van kavelslooten en greppels, terwijl elders in de polder het mos wel steeds op ontzilte plekken gevonden werd, zonder echter sociaal op te treden. Wel trad het vaak als pionier op vóór hoogere planten en dan dikwijls vrijwel alleen onder *Mya arenaria-schelpen.* Het was interessant, dat deze schelp-helften vaak de onder haar ontwikkelde mossen van de lucht afscheidden; dit behoeft niet te wijzen op de oorspronkelijke aanwezigheid van mossporen op de zeebodem. Het is bijvoorbeeld mogelijk, dat mosprotonemata naar oekologisch gunstiger standplaatsen onder de schelpen gegroeid zijn. In het winteraspect 1931-32 speelden de mossen nog geen groote rol. Op enkele plaatsen in het Senecio-gezelschap, op schelpen- en zandbanken zien wij krachtige, gezellige groei, plaatselijk zelfs gezelschappen van meer dan 1 ha, doch over de geheele polder genomen gezamenlijk slechts een kleine oppervlakte, voornamelijk op de vrijwel ontzilte zand- en lichte zavelgronden. Naast de dominant *Funaria hygrometrica* treedt hier en daar *Bryum argenteum* sociaal op, vaak onder afgestorven kruiskruidplanten. Verder werden meer sporadisch aangetroffen: *Barbula unguiculata, Didymodon tophaceus* v. *humilis* en de bijna altijd in gezelschap van *Funaria hygrometrica* voorkomende Discomyceet *Lamprospora dictidiola.*

De mossen stonden er zeer schraal voor en de sporogoonvorming was gering. In het vroege voorjaar van 1932 verbrandde het mos door sterke zonnebestraling; doch in de regenperioden was op de ontzilte plekken weer opleving van de mosvegetatie waar te nemen. Nieuwe soorten werden tot herfst 1932 niet gevonden.

Vermeldenswaard is het sociaal optreden van mossen onder skeletten van *Suaeda-* en *Atriplex-* (vooral *A. littorale)* planten. De reden is, dat de bodem in de wortelsfeer van deze planten vaak veel sterker ontzilt is dan de omgeving, terwijl de plant ook als diasporenvanger gefungeerd kan hebben.

Van de herfst 1932 tot voorjaar 1933 was de mosgroei een

verrassing. Als het ware sprongsgewijs bedekten de mossen *Funaria hygrometrica* en *Bryum argenteum* in korten tijd en bij hooge bedekkingsgraden honderden hectare; vooral in de secties C en D; verder ook in de oudste kunstweiden in het Noorden tusschen het gras, en in veel mindere mate in de secties B en H. In de rest van de polder was de mosgroei veel geringer; in het Oosten in de secties J, L, M en K vrijwel beperkt tot enkele zandbanken en kanaalranden.

Ik heb getracht dit verschijnsel in kaart te brengen doch kon dit werk slechts gedeeltelijk volbrengen. Bij deze karteering bleek het, dat het mosdek zich het vroegst en weligst ontwikkelde in het *Atriplex littorale* gezelschap in de secties C en D en meestal ter plaatse, waar in 1931 reeds hoogere-plantengroei was geweest en de bodem reeds ver ontzilt was. In de loop van de winter en het voorjaar breidde het mosdek zich steeds meer uit. De ontwikkeling verliep echter in de diverse hoogere-plantengezelschappen nog eenigszins verschillend.

In het *Atriplex littorale* gezelschap ontwikkelt het winteraspect der vegetatie zich verreweg het fraaist en het meest vitaal; niet slechts van de mosgroei doch ook van dat der Phanerogamen (*Senecio vulgaris*, *Poa annua*, *Sonchus oleraceus*, *S. asper*, enz.).

In de meer schaduw gevende *Suaeda maritima-*, *Salicornia herbacea-* en *Atriplex hastatum*-gezelschappen, welke alle ook later in het jaar rijpen dan de strandmelde, ontwikkelt de mosgroei zich beter dan die der Phanerogamen. In het *Aster Tripolium-* en *Senecio vulgaris*-gezelschap, welk laatste gezelschap in 1932 in het zomer-aspect in de polder geen groote rol meer speelde, is het net omgekeerd, evenals op het open veld. De reden hiervoor zou kunnen zijn, dat de ontziltende werking van *Aster*-wortelkanalen veel geringer is dan die van de melden. In het goed ontwikkelde *Aster*-gezelschap kon het dichte zaadkleed, dat de bodem bedekte, een belemmering zijn voor de mosontwikkeling.

Ook de in den winter groeiende Phanerogamen en het mostapijt hebben wederkeerig invloed op elkaar. Dichte wintergroeiersaggregaten, vooral van grassen, als *Poa annua*, *P. trivialis*, *Puccinellia distans*, belemmeren de mosgroei zeer. Het gesloten mosdek, vooral bij dominantie van *Bryum argenteum* belet omgekeerd het kiemen van onderliggende zaden, niet slechts van de wintergroeiers doch ook van de voorjaarkiemers als de melden en schorrekruid. Teekenend is de volgende telling in April 1933 in het *Atriplex-littorale*-gezelschap 1932 op de kavel D 95. In beide

gevallen was de zaadstrooiïng zeer sterk geweest; echter varieerde het aantal melde-kiemplanten op de weinig met mossen begroeide grond tusschen 500 tot 1800 per dm² en in het dichte mostapijt (dominant *Bryum argenteum*, dikte 2-3 cm, bedekkingsgraad 100%) van 10 tot 60 per dm². Vele zaden onder en in het mostapijt waren niet gekiemd (kiemden wel op het laboratorium) of konden het mostapijt niet doordringen en verstikten. Of dit feit in de latere ontwikkeling der vegetatie een vóór- dan wel een nadeel zou blijken te zijn, kon niet worden nagegaan daar de mosvelden alle geploegd werden.

Op schelpenbanken is wèl waargenomen, dat het verdroogde mosdek hardnekkig standhield en de vestiging van hoogere planten bleef tegenwerken.

Vermeldenswaard is nog, dat de gesloten mosvegetatie een goede overwinteringsmogelijkheid bood voor insecten; ze herbergde namelijk veel insectenpoppen.

In 1932-33 was de vitaliteit van de mossen over het algemeen goed; de sporogoonvorming echter middelmatig, met enkele uitzonderingen, b.v. *Funaria hygrometrica* op open zandgrond. Over het behoud of de achteruitgang van vitaliteit van de mosgezelschappen in 1933 heb ik weinig waarnemingen, daar, zooals reeds werd gezegd, het grootste areaal geploegd werd, terwijl verder in het voorjaar 1933 het mosdek weer sterk verdroogde en door de zon verbrandde. Het gedrag van de mosgroei in de zomer 1933 kwam overeen met het gedrag in de zomer van het vorige jaar. Tot October 1933 werden geen nieuwe soorten gevonden. De ontwikkeling van het winteraspect 1933-34, dat door de matige en regelmatige regenval een geleidelijker verloop had dan het vorige jaar kon ik door vertrek uit Medemblik niet meer analyseeren.

Wel werd het vee frequenter worden van *Brachythecium rutabu'um* en plaatselijk domineeren van *Pottia Heimii* geconstateerd.

Op de wellen is in 1932 en 1933 speciaal gezocht naar eventueel door vogels aangebrachte mossen, echter zonder resultaat. Wij vonden alleen *Funaria hygrometrica* en enkele malen op reeds vroeg verdroogde wellen *Ceratodon purpureus*. *Funaria*, dat vaak in vrij nat milieu voorkomt, dit misschien zelfs verlangt, was vooral sociaal langs de randen der wellen onder afgestorven asters. Hoewel de groei zeer vitaal was, kan de sporogoonvorming slechts zeer gering worden genoemd.

Ook op de diluviale, zure zanden met de heideprofielen in het N.O. van de polder kon vestiging van elders in de polder ontbrekende mossen verwacht worden, bijv. *Polytrichum* en *Ra-*

comitrium spec., welke op Wieringen voorkomen. Voor zoover kon worden nagegaan — een groot deel van dit gebied is spoedig in cultuur gebracht of heeft cultuurwerkzaamheden ondergaan — is van dit voorkomen niets gebleken.

Verspreidingsbiologisch is de sociale ontplooiïng der mossen in October 1932 interessant. Weliswaar is een dergelijke uitbreiding in het winteraspect op het oude land niet ongewoon; hier hadden wij te doen met een bodem, waar nog slechts weinig mossen aanwezig waren. Ik geloof, dat deze sterke vestiging niet zoozeer het gevolg was van ophooping van van buitenaf aangevoerde diasporen gedurende de 2½ jaar dat de polder drooglag, doch voornamelijk het gevolg van zeer snelle detailverspreiding van de reeds gevestigde mosvegetatie, vooral tengevolge de verspreiding door het regenwater. Als diasporen kunnen bij mossen vaak behalve de sporen en broedknoppen stukjes van allerlei organen van de plant optreden.

Alleen *Bryum argenteum* en *Funaria hygrometrica* vormden aaneengesloten tapijten, terwijl zij bij geringere bedekkingsgraden aanvankelijk in pollen voorkwamen. De rest der mossen groeide steeds in pollen. Interessant is, dat het verschijnsel der aggregatie zeer duidelijk optrad bij *Barbula unguiculata* en *Brachythecium rutabulum*. In den regel waren deze aggregaten niet grooter dan 2 m².

Tot October 1933 zijn in de polder — de onzekere determinaties meegerekend — 19 mossen en één levermos gevonden. Het levermos *Marchantia polymorpha* werd slechts op twee plekken gevonden, namelijk vele exemplaren bijeen op een zandbank op kavel F 3, en enkele exemplaren bijeen op kavel D 105.

De determinaties waren moeilijk, vooral van de *Bryum spec.*, doordat de mossen vaak weinig vitaal en daarbij steriel waren.

Slechts enkele soorten geraakten dus tot dominantie: *Funaria hygrometrica, Bryum argenteum, Barbula unguiculata*. Het meerendeel kwam slechts sporadisch voor, of juister gezegd alleen op reeds sedert langen tijd en diep ontzilte plekken, dus in de „oudste" mosvegetaties. Floristisch zeer interessant is de vondst van de mediterrane *Pterygoneurum cavifolium*.

De mosvegetatie kon niet exact sociologisch en in getallen uitgedrukt worden. Daartoe ontbrak de tijd bij dit in de loop van één winter reeds sterk veranderde vegetatiecomplex. Door middel van kwadraten van in den regel 50 × 50 cm grootte werden door diverse vergelijkende opnamen de voornaamste gezelschappen onderscheiden en de successies der soorten en gezelschappen vastgelegd. Het resultaat is in het hierondervolgende schema weergegeven; waarin ook de Discomyceet *Lamprospora dictidiola* is opgenomen:

	Gedeter-mineerd door:	voorkomen in de polder in 1930	1931-32	1932-33	Voorkomen op Wieringen:
MUSCI					
Barbula convoluta Hedw.	K.W.			sp	veel
B. unguiculata Hedw.	K.W.		sp	v	walletjes, beton-,
Brachythecium albicans Neck	W.?			sp	wierdijk
Br. Mildeanum Schimp.	K.			sp	
Br. rutabulum L.	K.W.			m	zeer algemeen
Bryum argenteum L.	K.W.		m	ss	zeer veel
B. caespiticium L.	W.?			sp	algemeen op wierdijken
B. erythrocarpum Schwaeg.	L.?			sp	
B. serratum H. et H.	L.?			sp	
Ceratodon purpureus L. Brid.	K.			m	zeer algemeen
Didymodon rubellus B. & S.	W.?			sp	
D. tophaceus Jur.					
v. humilis Schimp.	K.		sp	m	
Funaria hygrometrica Sibth.	K.W.	sp	s	ss	veel
Leptodictium riparium (L) Warnst.	W.			sp	sp
Pottia Heimii Hedw.	W.			m	sp
P. rufescens (Schulz) Warnst.	K.			m	
P. truncatula Linb. [1])	W.K.L.			m	
Pterygoneurum cavifolium Jur.	L.			sp	
Tortula ruralis L. Ehrh.	W.?			sp	sp
HEPATICAE.					
Marchantia polymorfa L.	K.			sp	sp

Verklaring der afkortingen:

K. = de Heer en Mevrouw Koopmans—Forstmann.
W. = de Heer W. H. Wachter.
L. = Controle L. Loeske, Berlijn.
sp = sporadisch.
m = matig veel voorkomend.
v = vrij veel voorkomend.
s = sociaal.
ss = sterk sociaal.
ms = matig sociaal.
? = determinatie onzeker.

---

[1]) „ein Teil als truncatula, ein Teil als intermedia bestimmbar, je nach Länge der Kapsel. Nach Warnstorf gehen beide in einander über. Ich glaube eher an Hybride." L. Loeske.

Soorten:	Bedekkingsgraad:						
Successie:	I			II	III	IV	V
	a	b	c				
Funaria hygrometrica	+	3	3-4	1-2	3-5	1-4	1-2
Lamprospora dictidiola		+	+	+	+	+	
Barbula unguiculata			+	3-5	+-2	+-2	+-2
B. convoluta				+	+	+	+
Bryum argenteum			+	1-2	2-3	3-4	5
Brachythecium rutabulum						+	+-1
Ceratodon purpureus						+	+-1 (*Didymodon topha-*
Marchantia polymorfa						+	+ *ceus* en *Pottia trun-*
Andere mossoorten uit							+ *catula* plaatselijk 2)
de inventarisatielijst							

De cijfers hebben niet betrekking op kwadraten van ¼ m², doch op het voorkomen in de successieschrede. De successie verloopt dus in het algemeen van I tot V. Alleen schakelt II zich slechts plaatselijk in en wel op meer zandige open grond, terwijl ook *Barbula* en *Bryum* direct als sociale pionier kunnen optreden. De cijfers gelden voornamelijk in het afgestorven *Atriplex littorale*-gezelschap en ondergaan eenige wijziging, hoewel geen fundamenteele, in de andere Phanerogamae-gezelschappen.

De invloed van het zoutgehalte van de bodem op de mosgroei.

De vestiging der mossen en de successie der mosgezelschappen wordt in hooge mate bepaald door het zoutgehalte van de bodem, en de progressie der soorten bleek bij onderzoek der standplaatsen op zoutgehalte ook min of meer overeen te komen met hun zouttolerantie. Naar zouttolerantie zijn de soorten als volgt te groepeeren van matig zouttolerant naar zout mijdend: *Funaria hygrometrica* en *Pottia Heimii* > *Lamprospora dictidiola* > *Barbula unguiculata* en *B. convoluta* > *Bryum argenteum*, *Brachythecium rutabulum*, *Ceratodon purpureus*, *Marchantia polymorfa* > de andere soorten in de inventarisatielijst.

Deze indeeling is door veelvuldig onderling vergelijken opgemaakt, afgaand op het zoutgehalte en min of meer op het ontziltingsverloop van de standplaatsen der mossen. Daartoe zijn in de droge periode, voorafgaand aan de sterke Octoberregens in 1932, 26 standplaatsen en na de Octoberregens 77 standplaatsen bemonsterd en van deze de bodemlagen van 0—10 en 10—25 cm. op zout- en vochtgehalte onderzocht. Van speciale gevallen, o.a. een mooie zonatie, welke min of meer verliep als de bovengeschetste successie, werd het profiel tot 90 cm. onderzocht, terwijl ter aanvulling nog diverse monsters van het bodemoppervlak en van bijzondere gevallen, zooals greppel-kluitgrond, bodem direct onder

de kluiten, aan de rand der kluiten enz. werden genomen en hier en daar zeer gedetailleerde karteeringen van kleine oppervlakten (100 m²) werden verricht.

De bovengeschetste zouttolerantie geldt wat betreft *Funaria hygrometrica, Pottia Heimii, Barbula unguiculata, Bryum argenteum, Brachythecium rutabulum, Ceratodon purpureus* en *Lamprospora dictidiola* ook voor het Woudstrand 1932-33 op Wieringen, dat op de hoogere deelen sterk met mossen was begroeid en voor de kleine schorren van Medemblik.

Op het laboratorium werd een ruwe proef genomen met *Funaria hygrometrica, Barbula unguiculata* en *Bryum argenteum.* Mostapijtjes van deze soorten met de bodem ter dikte van 1 cm. werden gedrenkt met kunstmatig zeewater van concentraties van 0,2½, 5, 10, 15 en 25 gram NaCl per liter. *Bryum argenteum* stierf af bij 2½ gram, *Barbula* bij 5 gram, *Funaria hygrometrica* bij 10 gram. Dit wijst dus in dezelfde richting als de veldwaarnemingen, hoewel daarbij in droge zomerperioden in de bovenste bodemlaagjes veel hoogere concentraties werden gemeten.

De mossen-rhizoïden dringen 1 à 2 cm in de grond. Men zou dus steeds de oppervlakkige lagen van de bodem moeten bemonsteren. Alleen in langere, droge perioden vindt men een samenhang van het zoutgehalte van de bovenste bodemlagen met den mosgroei. In de „wortelsfeer" zien wij dan bij *Funaria* pollen het zoutgehalte tot 15 gram per liter stijgen, in *Bryum argenteum* pollen tot 4 gram. In sterke regenperioden ontzilt dit bovenste laagje echter snel en is de samenhang zoek; deze bestaat dan echter wel met de diepere lagen, van waaruit het zoutgehalte van de bovenste lagen capillair geregeld wordt.

Een en ander is weergegeven in Tabel XVIII, waaruit blijkt dat vóór de regenperiode in October 1932 een samenhang van de mosgroei met het zoutgehalte van de laag 0—10 cm. aanwezig was; terwijl nà de regenperiode in het algemeen een samenhang met het zoutgehalte van de laag 10—25 cm. te constateeren valt. Echter moest het verband vooral bij de hoogere bedekkingsgraden vaak dieper in de grond gezocht worden, hetgeen blijkt uit Tabel XVIII C, die een bemonstering van een duidelijke zonatie over korte afstand op vergelijkbare bodemprofielen weergeeft.

Uit de tabellen blijkt verder wel, dat krachtige, sociale groei van alle hier voorkomende mossen eerst bij zeer lage zoutgehalten van den bodem optreedt. Misschien maakt *Pottia Heimii* hierop een uitzondering. Over dit mos, dat in de polder eerst in 1933 plaatselijk sociaal begon op te treden, beschik ik niet over vol-

TABEL XVIII.

Bedekkingsgraad van mossen bij diverse zoutgehalten der standplaats, aangegeven in g NaCl per liter bodemvocht, opnamen van ¼ m².

A. Bemonstering in een droge periode vóór de groote regens in October 1932 (sterk sociale groei van *Bryum argenteum* kwam nog weinig voor).

Kavel:	C36	C36	E3-4	E3-4	C36	C36	E3-4	E3-4	C36	C36	E3-4
Grondsoort:	znd	klei	znd	zavel	klei	klei	zavel	zavel	klei	klei	zavel
Funaria hygr.	4	3	3	3	2	2	2	1	1	1	X
Bryum argenteum	1	+	+	+	+	+					
Barbula unguic.	1	+	+	+	+	+					
zout 0—10 cm	0.41	0.15	1.6	1.2	1.14	1.71	1.4	5.7	2.2	7.81	14.5
„ 10—25 cm	1.85	0.84	1.4	2.0	2.79	4.45	4.15	8.26	7.83	13.07	18.0

B. Bemonstering in en direct na de periode van de groote regens in October 1932.

Kavel:	D96	D95	D95	D95	B55	B55	D104	C25	C24	C24	D97
Grondsoort:	klei	znd	klei	klei	zavel	zavel	klei	klei	zavel	zavel	klei
Funaria hygr.	1	2	5	4	4	3	5	3	3	2	2
Bryum argent.	5	2	2	3	1	1	u	2	+		
Barbula unguic.	+	5	u	2	1	1	u	3	+	+	
Lamprosp. dict.	u	+	+	1				+	+		
Ceratodon purp.	+		+								
Brachythecium rut.	u	u	u								
Pottia truncatula	u	u	1								
Senecio vulg. k.	u	u	u	u	u	u	u	u	u	2	3
Gezelschap hoogere planten	A.l.	A.l.	A.l.	A.l.	As.	As.	Su.	A.l.	A.l.	As.	A.l.
zout 0—10 cm	0.5	0.5	0.4	0.5	0.44	0.28	0.3	0.7	sp.	1.03	0.24
10—25 cm	0.6	0.4	0.7	1.3	0.49	2.60	1.07	0.4	4.1	4.95	1.00

Kavel:	D96	C9	C9	C24	B55	D104	C9	C24	D109
Grondsoort:	klei	zavel	zavel	klei	klei	klei	zavel	zavel	zavel
Funaria hygr.	1	3	3	2	1	+	2	+	1
Bryum argent.	+								
Barbula unguic.	3	1	2	1	+			1	1
Gezelschap hoogere planten	A.l.	Su.	As.	A.l.	As.	Su.	Sal.	A.l.	Sal.
zout 0—10 cm	0.33	0.2	sp.	0.3	0.94	3.8	0.5	0.9	2.49
10—25 cm	2.54	2.85	3.5	5.1	6.40	5.75	6.82	10.7	9.5

u = in de nabijheid van het kwadraat voorkomend in een overeenkomstige vegetatie.

A.l., As., Su., Sal. = respectievelijk *Atriplex littorale, Aster Tripolium, Suaeda maritima, Salicornia herbacea.*

C. Bemonstering na de Octoberregens 1932 van een zonatie in de mosvegetatie op kavel D 92 op min of meer vergelijkbare profielen, namelijk boven een 5—10 cm. dik zandig laagje en daaronder zware zavel tot klei, niet door veenbandjes of andere, de ontzilting beinvloedende laagjes, onderbroken.

Bedekkingsgraad van:					
Funaria hygrometrica	+	5	2	1	0
Bryum argenteum	5	+	+		0
Senecio vulg. kiempl.	+	+	3	1	0
zout 0—5 cm	0.4	0.9	0.4	0.75	11.0
5—20 „	0.5	0.5	0.9	7.4	16.1
20—50 „	2.5	9.7	8.1	14.1	19.8
50—90 „	9.6	14.9	14.1	19.5	20.4

doende gegevens. Voor zoover waargenomen kon worden, kwam de zout-tolerantie overeen met die van *Funaria hygrometrica.*

De geweldige Octoberregens in 1932 (meer dan 200 mm.) en de daarmede gepaard gaande sterke ontzilting zullen wel de voornaamste reden geweest zijn van de onverwacht krachtige mosontwikkeling in dat najaar.

Behalve het zoutgehalte schijnen er nog andere factoren van bepalende invloed te zijn geweest op de ontwikkeling van de mosvegatatie in de polder, namelijk de gesteldheid van het bodemoppervlak en de bodemstikstof.

De bodem als zoodanig heeft hier, evenals zulks het geval was bij de hoogere planten en ook uit weideonderzoek van Dr. K. Zijlstra en Dr. D. M. de Vries naar voren kwam, in de eerste jaren geen groote invloed gehad op de samenstelling van het mosdek. Wel zien wij, dat *Bryum argenteum* op droge zanden weinig vitaal is en daar ver achter staat bij *Funaria hygrometrica* en *Barbula unguiculata;* op kleigronden schijnt het mos in vergelijking tot de beide andere een gunstiger milieu te vinden.

Wij merkten op, dat ook bij gelijke ontziltingsgraad het gesloten mosdek zich pas ontwikkelt, indien de gronden geruimen tijd onberoerd gelaten en in den regel minstens een jaar geleden begreppeld waren. Welke factoren hierbij een rol spelen is nog een vraag; waarschijnlijk verspreidingsbiologische factoren. De bodem is kort na de begreppeling minder geschikt voor de detailverspreiding dan wanneer de grond weer geruimen tijd tot rust gekomen is. In dien tot rust gekomen bodem moeten zich in de bovenste laag de mossporen ontwikkelen tot protonemata en deze moeten door knopvorming de moskussens voortbrengen. Dit proces is voor een groot deel ondergronds en heeft tijd noodig. Daarna kan een massaal optreden het gevolg zijn.

Een compact, effen bodemoppervlak is veel beter geschikt voor mosvestiging en mosgroei dan losse, kruimelige bodem. Op kluiten en kruimelige bodem vestigen de mossen zich moeilijk, vaak in tegenstelling met de hoogere planten. Het wiervilt (zie blz. 212) was in de polder het beste vóórstadium voor de mosgroei. *Bryum argenteum* heeft van de hier behandelde mossen nog de minste last van kruimeligheid van de bodem. Wij zien dan ook op de begreppelde grond, dat aanvankelijk alleen de bodem tusschen de greppelkluiten bedekt wordt door mossen; *Bryum argenteum* neemt het eerst bezit van de kluiten.

Ten slotte zal de *stikstof* een rol gespeeld hebben in de mosontwikkeling in de Wieringermeer; dit blijkt indirect uit het feit, dat de sociale en frequente mossen hier alle echte „onkruid"-mossen zijn, die dus ruderale betrekkingen tot de mensch onderhouden en of als uitgesproken nitrophiel of als indifferent mos bekend zijn.

Funaria hygrometrica, Bryum argenteum en *Ceratodon purpureus* zijn nitrophiel; *Brachythecium rutabulum, Barbula unguiculata* en *Barbula convoluta* zijn indifferente mossen.

Herzog (1926) vermeldt over de beide mosdominanten:

Bryum argenteum.... „ein Kosmopolit von ähnlichen Ansprüchen wie *Funaria hygrometrica*, also besonders auf nitratreichen, aschereichen Böden massig auftritt";

Funaria hygrometrica en *Marchantia polymorfa*.... „typische Bewohner von alten Brandtstellen, deren Boden sich durch eine übermäszig starke Konzentration von Salzen für die meisten Pflanzen nicht eignet". (p. 118).

Het gedrag der mossen in de Wieringermeer komt dus overeen met dat van de hoogere planten en is ook een voorbeeld van het hand in hand gaan van zouttolerantie en nitrophilie.

Behalve eenige waarnemingen op het Woudstrand en op het schorretje van Medemblik heb ik geen aandacht besteed aan de mosontwikkeling op de schorren en, daar er op dit gebied vrijwel geen literatuur bestaat, is het voor mij niet mogelijk een parallel te trekken tusschen het gedrag van de mossen in de polder en op het schor.

VIJFDE HOOFDSTUK.

Fungi in de Wieringermeer [1]).

De groeiplaatsen der Fungi in de Wieringermeerpolder kunnen in drie groepen ingedeeld worden.

1. Natuurlijke groeiplaatsen, *de maagdelijke bodem*, al of niet met spontane plantengroei bedekt; ik reken hiertoe zoowel de onbegreppelde als de begreppelde kavels, en verder ook die gronden, welke machinaal (dus niet met paarden) in 1933 ter onkruidbestrijding werden geploegd.
2. Die plaatsen, waar veel organisch materiaal — rijshout en ander hout — in de bodem werd verwerkt: vooral de dijkvoeten en kanaalschoeiingen.
3. de kunstmatige weiden, al of niet beweid, en het ingezaaide akkerland.

Van alle drie groeiplaatsen is veel materiaal verzameld, doch van het materiaal van de groeiplaatsen onder 2 en vooral van de groeiplaatsen onder 3 is een gedeelte bedorven en voor determinatie ongeschikt geworden.

1. *Natuurlijke groeiplaatsen.*

Eerst in de late herfst 1931-32 werden de eerste vruchtlichamen van Fungi gevonden, en wel van de in gezelschap van *Funaria hygrometrica* voorkomende Discomyceet *Lamprospora dictidiola* Boud (standplaatsen van 0—10 gram NaCl in de bovenste grondlagen). De soort komt niet in kolonies voor en mijdt losse grond en kluiten. Deze soort werd voor eenige jaren voor het eerst genoteerd door Schweers.

In den loop van 1932 vonden wij herhaaldelijk een kleine, teere *Coprinus* soort (standplaats 0—3 gr. NaCl). Zij leefde vooral in de nabijheid van bladafval van diverse planten. Deze soort kon niet met zekerheid worden gedetermineerd. In 1933 was deze paddestoel over de gansche polder te vinden; zij was vooral in de herfst zeer frequent, ook in de weiden, verscheen echter pas op vrijwel ontzilte plaatsen.

In de late herfst 1932 vonden wij de zeldzame, kolonievormende

---

[1]) De determinaties werden verricht door de Heeren Schweers te Alkmaar en W. J. Lütjeharms te Leiden.

Discomyceet *Humaria leucoloma* Hedw. et Fr. sensu Boudier (standplaats 0—40 gram en meer NaCl) éénmaal (kavel B 58), in de nazomer 1933 reeds vrij veel en in October 1933 op verschillende geploegde kavels al in grootere hoeveelheid.

De kolonievorming scheen begunstigd te worden door losse, kluitige bodem (geploegde kavels, kavelsloottaluds). Waar een gesloten mossengezelschap of het wiervilt (zie Algae) de gronden bedekt, komt de soort niet in kolonies voor. In Juni 1933 vonden de Heer Schweers en ik op een excursie door de polder op het reservaat Aartswoud enkele exemplaren van *Psilocybe callosa* Fr. (standplaats vrijwel ontzilt) en op het talud van een kavelsloot prachtige kolonies van de Discomyceet *Trichiaria (Lachnea) gilva* Boud [1]) (standplaats 0—40 gr. NaCl). Beide soorten zijn hiermede voor de eerste maal geregistreerd voor Nederland. Later trof ik beide zwammen nog verschillende malen op overeenkomstige groeiplaatsen aan, de laatste zelfs veel op geploegde kavels (o.a. kavels G 8, 9, 10), terwijl de *Psilocybe callosa* ook in 1934 en 1935 nog op het reservaat Aartswoud werd gevonden.

Trichiaria gilva schijnt ook een kruimelige, losse en vooral kleiige bodem voor kolonievorming te prefereeren en verdraagt evenals *Humaria leucoloma* hooge zoutgehalten. Terwijl de vruchtlichamen van *Lamprospora dictidiola* zich langzaam ontwikkelden, waren de kolonies van *Humaria leucoloma* en *Trichiaria gilva* ephemeer, en duurden vaak niet langer dan enkele dagen.

In Juli 1930 vonden wij enkele verdroogde exemplaren, waarschijnlijk van *Aleuria vesiculosa* L. (kavel H 50, standplaats ontzilt); in 1933 werd van deze soort een kolonie gevonden op kavel B 44.

Wellicht zouden Discomycetenkenners meer soorten in de polder hebben ontdekt; door de groote onderlinge gelijkenis kunnen namelijk gemakkelijk nog soorten aan mijn inventarisatie zijn ontsnapt.

In de loop van de nazomer en vooral van de herfst 1933 werden nog verschillende Fungi op de natuurlijke groeiplaatsen gevonden; steeds echter in grooter aantal op de reeds in het voorjaar geploegde kavels, dan op de onberoerde, begreppelde en niet begreppelde kavels. Misschien is er een verband met de lossere grondgesteldheid van de geploegde kavels of een verband met de ondergeploegde vegetatieresten van 1932. Vrij frequent waren: van begin September 1933 tot in Februari 1934 *Omphelia hepatica* Batsch en *Omphelia pyxidata* Bull, „geen alledaagsche verschijning" (Schweers). Beide waren plaatselijk vrij sterk kolonievormend. Het

[1]) Gecontroleerd door R. Heim, Parijs.

zoutgehalte van de standplaats varieerde van sporen zout tot zwak zout (4 gram NaCl).

Tamelijk frequent was *Galera lateritia* Fr., verder kwamen voor *G. pygmea-affinis* Fr. en *Galera tenera* Schff., een enkele *Psathyrella subatrata* Batsch en *Psilocybe atrorufa* Schff. (determinatie onzeker). Op zandgrond vonden wij de mogelijk met het voor het stuifvrij maken gebruikte roggestroo meegekomen zwammen: *Naucoria semi-orbicularis* Bull en *Pholiota praecox* Pers. De standplaatsen van de zeven laatstgenoemde Fungi waren sterk ontzilt.

Behalve de genoemde soorten werden op de natuurlijke groeiplaatsen zeker nog een zestal andere soorten gevonden; o.a. een gesteeld oranje zwammetje op hazenuitwerpselen en een dito zwammetje op de wortelhalzen van afgestorven *Atriplex littorale* planten, welke niet gedetermineerd werden.

2. Op de standplaatsen, onder 2 genoemd, vielen in het bijzonder de geschubde- en kale inktzwam *Coprinus comatus* fl. Dan. en *C. abramentarius* Bull. op. Van beide kwamen de vruchtlichamen twee maal per jaar, in het late voorjaar en in de late herfst te voorschijn; reeds in 1931, doch in de volgende jaren steeds in sterkere mate.

3. Het grasland in de polder droeg in 1933 reeds een vrij rijke Fungiflora, uitgezonderd de niet gemaaide noodmengselweiden, waar ik geen Fungi vond. In 1931 en 1932 heb ik aan de weilanden uit dit oogpunt geen aandacht geschonken.

Er waren zeker meer dan 20 soorten, waaronder verschillende gras- en mestbewonende Fungi, welke wellicht voor het grootste deel met het graszaad of door het vee zijn aangevoerd.

Bij de inventarisatie der Fungi bleek, dat er vrij veel verschil bestond tusschen hooi- en weiland; niet zoozeer in soortensamenstelling (ook niet op diverse grondsoorten) dan wel in mate van voorkomen. De frequentie op weiland was grooter dan op hooiland.

Verder nam ik steeds waar, dat het meerendeel der Fungi slechts dáár voorkwam, waar ook het mosdek in de grasmat sterk ontwikkeld was, (vooral waar *Bryum argenteum* domineerde). Dit wijst in dit geval waarschijnlijk niet op een samenhang met het mosdek, doch op de sterke halophobie van deze Fungi, daar dit mosdek zich slechts dáár ontwikkelt, waar de bodem diep ontzilt is.

Veel van het materiaal, dat van deze weiden is verzameld, is voor determinatie ongeschikt geworden en kan daardoor tot mijn spijt niet worden vermeld. Vrij veelvuldig kwamen voor *Lamprospora dictidiola*, de reeds eerder genoemde teere *Coprinus-*

soort, *Omphelia hepatica* en *O. pyxidata*, wellicht nog enkele andere *Omphelia* spec., *Galera lateritia* (veel), *G. pygmaea-affinis*, *G. tenera;* verder werd aangetroffen de mestzwam *Panaeolus subbaltratus* Bk, *Coprinus comatus* en *abramentarius*, nog twee andere *Coprinus* spec., een purpersporige *Psathyra*- en een zwartsporige *Psathyrella*-soort.

Het *zoutgehalte van den bodem* schijnt bij de vestiging van de zwammen evenals bij de andere planten een belangrijke rol gespeeld te hebben. De meeste onder hen zijn zeer zoutmijdend, althans de vruchtlichamen verschijnen eerst op vrijwel ontzilte grond, terwijl enkele zwak zouttolerant schijnen te zijn (de *Omphelia* spec., verder ook de geschubde en de kale inktzwam). Een uitzondering vormen hierop echter de Discomyceten. Ik heb bij de zwammen, voorkomende op natuurlijke standplaatsen, direct achter de naam de zoutvariatie der standplaatsen (der bovenste 5 cm. bodem) in gr. NaCl per liter bodemvocht aangegeven.

Lamprospora dictidiola werd herhaaldelijk gevonden bij 8—10 gram NaCl in het oppervlaktelaagje van de bodem, en komt, wat zoutmaximum betreft min of meer overeen met *Funaria hygrometrica;* het zwammetje wordt echter het meest frequent op ontzilte bodem.

De beide andere Discomyceten *Humaria leucoloma* en *Trichiaria gilva* geven echter de indruk echte halophyten te zijn. Wij vonden zeer fraaie kolonies bij 40 gram NaCl in het oppervlaktelaagje van de bodem. Het mycelium moet dan echter nog hoogere zoutgehalten hebben verdragen, hoewel het zich misschien juist in uitgeregend milieu heeft ontwikkeld.

Gedurende het onderzoek van de Wieringermeerpolder bezocht ik verschillende zilte terreinen en schorren buiten de polder: o.a. de schorren langs het IJsselmeer, het Woudstrand op Wieringen, de Balgzandschor en de Friesche en Groningsche schorren. Op de Friesche en Groningsche schorren vond ik slechts enkele paddestoelen van vier soorten, niet in de polder voorkomend en niet gedetermineerd, één daarvan zeker bij een zoutgehalte van 25 gram NaCl per liter bodemvocht. Misschien ook was ik op deze schorren iets te laat in den tijd en was daarom het aantal paddestoelen gering. Echter nam het aantal Fungi op de na de afsluiting ontziltende Zuiderzeeschorren met de jaren zeer toe, hetgeen vooral te constateeren was in 1934.

Op het Woudstrand, een „nieuw land", min of meer overeenkomend met de Wieringermeer, vond ik in een mosvegetatie van voornamelijk *Funaria hygrometrica* en *Bryum argenteum* verschillende exemplaren van *Lamprospora dictidiola.* Op deze terreinen

was ook het wiervilt goed ontwikkeld. In dit verband verwijs ik naar hetgeen Van der Werff over de samenstelling van het wiervilt in de Wieringermeer schreef (zie Algae), namelijk, dat het ook hyphen van een zwam bevatte. Koopmans vond dezelfde zwam ook op buitendijksch terrein bij Laaxum.

Het is mogelijk, dat deze kleine Discomyceet in deze associatie van het wiervilt thuishoort.

Op de Balgzandschor vond ik wèl verschillende paddestoelen, die ook in de polder voorkwamen, en wel op een zandig terreintje (resten van de nieuwe dijkbouw van eenige jaren geleden), weinig begroeid, ongeveer op het niveau, waar verder op het schor *Festuca rubra* en *Triticum litorale* groeit. Hoewel vrijwel ontzilt, zal dit terrein bij hoogere vloeden zeker overspoeld worden door zout water. De schor werd sterk afgegraasd door schapen.

Wij vonden de kleine, veel in de polder voorkomende *Coprinus*-soort(en), *Omphelia hepatica, Omphelia griseo-pallida* (Desm), *Galera tenera,* een andere *Galera* spec., *Naucoria semi-orbicularis* en een *Psathyra* spec. Hoewel het aantal Fungi, dat op de zoute deelen van de schorren voorkomt, gering schijnt te zijn, zou het toch interessant zijn na te gaan in welke mate Fungi op het schor voorkomen en of zij daar een rol van beteekenis spelen in de successie en oekologie (in het bijzonder met het oog op de N-voeding en Mykorrhiza) der plantengezelschappen. In de Wieringermeer hebben de hoogere Fungi waarschijnlijk in de eerste jaren een ondergeschikte rol gespeeld, daar eerst in 1933 hun verschijnen min of meer algemeen ging worden.

Vermeldenswaard is ten slotte het massaal of sterk optreden van *roesten* op enkele wilde planten. Vooral kruiskruid *(Senecio vulgaris), Puccinellia distans* en *P. retroflexa, Poa annua* en in mindere mate *Poa trivialis* en *Holcus lanatus* hadden er sterk van te lijden. Het sterke optreden van verschillende roesten kan misschien in verband gebracht worden met het klimaat van de punt van Noord-Holland. Granen lijden namelijk in deze streek sterker aan roest dan elders in den lande.

Door H. J. Spoel te Wageningen werden de diverse roesten verzameld en gedetermineerd. Hij vond:

Coleosporium Senecionis Tul. in zeer groote hoeveelheid op *Senecio vulgaris;*

C. Sonchi Tul., vrij veel op *Sonchus-spec.*, vooral op *Sonchus arvensis* en *S. oleraceus;*

Puccinia graminis Pers. op verschillende Gramineae in meer of minder gespecialiseerde rassen; (o.a. de beide *Puccinellia* spec.);

Puccinia coronata Cord. op *Holcus lanatus, Agrostis tenuis, A. stolonifera, Lolium perenne, Festuca elatior, Holcus lanatus, Alopecurus pratensis;*
Puccinia Sonchi Desm. op verschillende *Compositae;*
Puccinia Poarum Nielsen op *Poa annua, trivialis* en *pratensis;*
Puccinia Holcina Erikss. op *Holcus lanatus;*
Pucciniastrum Epilobii DC. op *Epilobium spec.*
Lichenes werden de eerste vier jaar van het bestaan van de Wieringermeer door mij niet gevonden, uitgezonderd enkele gevallen op aangevoerd ruw hout, welke buiten beschouwing werden gelaten.

ZESDE HOOFDSTUK.

Algae in de Wieringermeer [1]).

De zeebodem, zoowel zanden als kleien, raakte begroeid met een fijn, compact, viltig overtrek (V), een samengroeiing van Cyanophyceae en Diatomeae. Deze wierbegroeiing ging in den regel aan de vestiging van hoogere planten vooraf. (Foto XXXII).

In enkele diepere gaten langs de oude kust en Amstelmeerdijk, waar het water nog eenigen tijd bleef staan, in de tot enkele honderden meters breede, ondiep onder water staande kwelstrook langs de dijk Medemblik—Den Oever en in de plassen rond de zoete wellen, vooral in het Zuidelijke wellengebied, ontwikkelde zich een fraaie, kleurrijke wiervegetatie. Door massaontwikkeling van enkele lagere dieren was dit een rijke voedselbron voor watervogels.

De groote massa van dit wieren-associatie-complex bestond uit een dik pak van geelgroene *Enteromorpha spec. div.* (I), waartusschen prachtige zwavel- en purperbacteriekolonies voorkwamen. Slik en zand onder het wierdek waren zwart gekleurd, bij sterke H_2S productie. Op de meer open plekken met beweeglijker water domineerden *Monostroma spec. div.* (II). Langs de randen op de grens van water en land, vooral langs plekken met ververschend kwelwater, zooals de wellenuitmondingen, ontwikkelden zich prachtige, blauwgroene *Vaucheria*-kussens en tapijten (III); daarnaast op de slikkige plekken groenbruine, teere Cyanophyceeën-viltjes,

---

[1]) De determinaties werden verricht door mej. Dr. K. J. Hocke Hoogenboom en de Heer A. van der Werff.

die makkelijk loslieten en op het water kwamen te drijven (IV).

De *Enteromorpha* soorten zijn in de voorzomer het weligst ontwikkeld. Ze verdrogen of sterven af door broei in de droge perioden van de zomer. De rotting gaat, vooral tijdens de eerstvolgende regenbui gepaard met over groote afstand waarneembare stank, ook bekend van het slik, vooral van het brakwaterslik; in de visschersmond heet dit: „de zee ruikt". In de loop van 1931 kwam reeds een deel van de groeiplaatsen van deze wiergezelschappen droog te liggen. De afwatering en begreppeling van de kwelstrook kwam in Augustus 1932 gereed, waarmee de groote massa der wierbegroeiingen tot het verleden behoorde.

In kavelslooten en greppels varieerde de wierbegroeiing nogal sterk; meestal waren de dominanten *Monostroma spec. div.*

In de kanalen kon men in het eerste jaar nà 't droogvallen het verschijnsel van „waterbloei" waarnemen; witte, bruine en groene verkleuringen van het water als gevolg van massaontwikkeling van zwevende organismen.

Vermeldenswaard is ten slotte de nitrophiele wiergroei (VI) op plaatsen waar vogelfaeces waren gedeponeerd. Deze bemesting door vogels was in het zoetwater-wellengebied vaak niet onaanzienlijk.

Van de diverse wiergezelschappen werd slechts een klein aantal monsters genomen. Het resultaat van het onderzoek daarvan vindt men onder I, II, III, IV, V en VI. De hierdoor verkregen voorstelling is echter niet meer dan globaal.

Het is te betreuren, dat er geen diepgaander onderzoek werd verricht naar de wierbegroeiing van de zoete wellen, daar dit verspreidingsbiologisch, wat het epizoisch en endozoisch transport door vogels betreft zeker interessante resultaten zou hebben kunnen opleveren.

I. De geelgroene wierflappen bestonden voornamelijk uit het groenwier *Enteromorpha percursa* Ag. Daarnaast werden aangetroffen *Enteromorpha intestinalis* (L.) Lk en *E. lingulata* Ag., terwijl er zich ook *Monostroma spec.* onder mengden. Van der Werff schreef bij de determinaties: „....en ik er zeker van ben, dat er nog wel meer soorten in te vinden zijn. Het determineeren kostte veel tijd. Eigenaardig is namelijk, dat vele der gevonden soorten niet geheel met de determinatielijsten overeenkomen, doch steeds op een of ander punt afwijken. Dat maakte het determineeren dan ook zeer lastig".

Aan blauwwieren kwamen in de monsters voor: *Oscillatoria amphibia* Ag., O. *Bonnemaisonii* Crouan, O. *brevis* Kütz Gom. en *Spirulina subsalsa* Oerst.; aan Diatomeae: *Achnanthes brevipes*

Ag., *Amphiprora alata* Kütz, *Amphora lineolata* Ehr., *Melosira nummuloides* (Dillw). Ag., *Nitschia Closterium* W. Sm., *N. plana* W. Sm., *Rhaphoneis amphiceros* Ehr., *Synedra tabulata* (Ag.) Kütz. Uit de rijke fauna in het wierdek kwamen met de monsters mee: *Lumbricillus lineatus* Müll. en *Euterpe acutifrons* Dana.

II. *Monostroma spec. div.* domineerden meer op de open, diepere plekken in de wiervelden en in de kavelslooten. Men kreeg de indruk, dat de beweeglijkheid van het water hier mede een factor is geweest voor het in massa optreden der *Monostroma spec.* en ontbreken der *Enteromorpha spec.* De bemonstering leerde:

Groenwieren: *Monostroma Grevillei* (Thur.) Wittr. (hiermede althans het meeste overeenkomend),
Enteromorpha lingulata Ag., *E. intestinalis* (L.) Link;

Diatomeae : *Melosira nummuloides* (Dillw.) Ag., *Pleurosigma angulatum* W. Sm., *Surirella ovalis* Bréb. *var. ovata* Kütz, *S. striatula* Turpin, *Synedra tabulata* (Ag.) Kütz;

Blauwwieren: *Oscillatoria Bonnemaisonii* Cronan en *O. margaritifera* Kütz;

Protozoa : *Arcella vulgaris* Ehrb.;
Copepoda : *Euterpe acutifrons* Dana.

III. De *Vaucheria*kussens hadden zich plaatselijk tot enkelvoudige gezelschappen ontwikkeld, welke vaak in mozaiek-verband lagen met of als onderlaag voorkwamen van de Phanerogamen-vegetatie (*Aster Tripolium, Puccinellia distans* en *P. retroflexa, Phragmites, Ranunculus sceleratus, Senecio paluster,* e.a.) De *Vaucheria*-monsters bleken door het ontbreken van fructificaties, niet te determineeren te zijn, uitgezonderd een monster van de reservaatkavel K 8 (1933) van een vrijwel uitgedroogde wel, dat uit *Vaucheria geminata* DC. bestond. De andere monsters bevatten, behalve wat *Enteromorpha percursa* Ag. nog aan *Diatomeae: Achnantes brevipes* Ag., *Amphiprora palludosa* W. Sm., *Melosira nummuloides* (Dillw.) Ag., *Pleurosigma angulatum* W. Sm. en *Coscinodiscus radiatus* Ehrb. (leege schaal).

IV. In het gelatineuze teere wierhuidje werden aangetroffen:

Blauwwieren: *Oscillatoria margaritifera* Kütz (zeer veel), *O. amphibia* Ag., *O. Okeni* Ag., *O. tenuis* Ag., en een blauwwier, dat het midden houdt tusschen *O. tenuis* Ag. en *O. chalybea* Mert.,

verder verscheidene purperbacterien en

Diatomeae: *Achnanthes brevipes* Ag., *Amphiprora palludosa,* W. Sm., *Rhaphoneis amphiceros* Ehrb., *R. Surirella* (Ehr.) Grun., *Surirella striatula Turp.* en nog verschillende bodembacterieën, waaronder *Nitschia spec.*

V. Het wiervilt, dat op de drogere bodem voorkwam, ontwikkelde zich vooral gedurende herfst, winter en voorjaar; plaatselijk tot een dikte van 1 mm. Soms kan het tijdelijk groen zijn, doch over het algemeen is de kleur bruin. Het is zeer waarschijnlijk, naar de verschillen in kleur te oordeelen, dat het dominanties van verschillende organismen doormaakt. In de zomer verdroogt het; kan dan in stukjes breken, terwijl zich onder de scholletjes een nieuw huidje begint te vormen. Het wiervilt ontwikkelde zich slechts goed op een vlak bodemoppervlak, daarentegen niet op de greppelkluiten en op stuivende gronden. Het zoutgehalte van het wier-overtrek kan zeer varieeren, van verzadigd met keukenzout in droge perioden tot sporen zout in regenperioden. Op vrijwel ontzilte grond houdt het zich nog eenigen tijd staande, doch verdwijnt ten slotte; op zandgrond eerder dan op klei. Voor de kieming der zaden van hoogere planten is het wier-overtrek, vooral waar het iets dikker is (b.v. op de reservaatkavel K 8), een belemmering. Herhaaldelijk werd de indruk gevestigd, alsof deze wierenvegetatie wel een goed voorstadium was voor de ontwikkeling van een mosdek; ook buiten de polder op het Woudstrand viel mij dit op.

Het is waarschijnlijk, dat het wiervilt in de Wieringermeer door sterke schommelingen in zoutvochtgehalte, welke het onderging, een zeer varieerende samenstelling moet hebben gehad. Om deze aan te kunnen geven is het evenwel veel te weinig onderzocht. V a n d e r W e r f f schreef: „. . . .de vellen bestaan uit een dooreenstrengeling van verschillende wieren, waaronder vele korte draden behoorende tot het geslacht *Oscillatoria,* voornamelijk *Oscillatoria brevis* (Kütz.) Gom., verder *Navicula*-achtige Diatomeae (verschillende Diatomeeen-soorten, die meerendeels zeer klein en lastig te determineeren waren), meerdere soorten ééncellige algen, die zoo direct niet te bepalen zijn en voorts draden, die mij toeschijnen hyphen van een zwam te zijn. Het geheel doet wel iets aan een korstmos denken."

Wij zouden hier te doen kunnen hebben met hyphen van *Discomyceten,* die in de polder vrij veelvuldig voorkwamen.

Een indruk van de Diatomeae, welke hier een rol gespeeld hebben kan de determinatie onder VI geven, daar bij de bemonstering hier tevens het wiervilt meebemonsterd werd.

VI. Overal waar vogeluitwerpselen gedeponeerd waren, ontwikkelde zich rondom de uitwerpselen een groenwier. Eerst in 1933 bemonsterde ik deze plekken, toen mijn „Dauerkwadraten" op de reservaatkavel K 8 van uit de hoekpalen, welke door vogels als rustplaats gebruikt werden, met deze groenwieren begroeid raakten.

De monsters bestonden voornamelijk uit de groenwieren:
Ulothrix tenerrima Kützing; daarnaast kwam *U. zonata* Kützing voor.

Verder werden in de monsters gevonden:

Cyanophyceae: *Oscillatoria brevis* (Kütz.) Gomont, O. *nigroviridis* Thwaites;

vele Diatomeae, alle min of meer brakke bodemvormen:

Coscinodiscus excentricus Ehr. (leege schaal), *C. radiatus* Ehr. (leege schaal), *Cyclotella antiqua* W. Sm., *Fragilaria construens* (Ehr) Grün., *Hantzschia amphioxys* (Ehr) Grün., *Hyalodiscus stelliger* (Bail) (leege schalen), *Navicula bomboides* A. S., *N. cincta* (Ehr.) Kütz., *N. cryptocephala* Kütz. *var. veneta* (zeer veel), *N. forcipata Grev.*, *N. incerta* Grün., *N. salinarum* Grün., *Nitschia communis* Rabenh. var. *abbreviata* Grün. (zeer veel), *N. hungarica* Grün., *N.* spec. mogelijk *obtusa* W. Sm. *var. nana* Grün, *Rhaphoneis amphiceros* (Ehr.), *R. amphiceros* var. *rhombica* Grün, *Surirella ovalis* Bréb. var. *ovata* (Kütz.).

Over het zoutgehalte van de standplaatsen der wieren in de Wieringermeer.

In de wiervelden der kwelstrook varieerde het zoutgehalte meestal van 10—18 gram NaCl per liter. Bij regen kon het water, vooral oppervlakkig, sterk verzoeten; bij droog, warm weer kon het zoutgehalte op de ondiepe, opdrogende plekken sterk oploopen, zoodat hier wel concentraties van 50 gram NaCl per liter vocht werden gemeten.

Ter plaatse van de *Vaucheria*-kussens varieerde het zoutgehalte van 0 tot 25 gram NaCl per liter bodemvocht; de meest vitale en sociale groei trad echter bij lage zoutgehalten op en het wier was het best ontwikkeld dicht bij de zoet water gevende wel-uitmondingen. Het wier groeit net op de grens tot eenige dm. boven de waterlijn en prefereert stroomend en ververschend water (kwelplekken van kwelwater onder de dijken door, uitmondingen van wellen). Op deze plekken kunnen de prachtige, blauwgroene pollen

zich in één jaar over 1 à 2 m² uitbreiden, waarbij de dikte van de tapijten („Algenteppiche" — Wasmund 1931) ook aanmerkelijk toeneemt.

De drie in de Wieringermeer domineerende groenwiergeslachten: *Enteromorpha, Monostroma* en *Vaucheria* moeten alle een breede zoutamplitude en een sterk aanpassingsvermogen aan wisselende zoutconcentraties hebben, overeenkomend met de opvatting van W. Nienburg en E. Kolumbe 1931.

Het verband van de Algae in de Wieringermeer met de halophiele wiergroei op zilte standplaatsen buiten de polder.

Het wiervilt en het *Enteromorpha-Vaucheria* associatie-complex z'jn op natuurlijke groeiplaatsen geen ongewone verschijningen.

Het eerste vindt men zoowel op schor als slik, doch vooral ook in zilte duinpannen; zeer fraai ontwikkeld zijn zij in de zilte duinpannen van West-Terschelling, zandvlakten met een vegetatie, oekologisch sterk overeenkomend met die in de Wieringermeer (Van Dieren).

Op het slik vindt men ze op diverse plaatsen op hooger en lager niveau. Nienburg en Kolumbe (1931) vermelden dergelijke huidjes voor de waddenzee in de buurt bij Wilhelmshafen, welke naast of in plaats van Cyanophyceae voornamelijk samengesteld zijn uit Diatomeae. De huidjes worden door Wasmund (1931) „Wattenpapier" genoemd. Ze laten vaak gemakkelijk los.

Voor de aanslibbing van het wad wordt aan deze wiergroei door enkelen minder, door anderen meer beteekenis gehecht. (Hoffman-Bang, Warming 1906, verder Schütte 1911).

Behalve op het slik is het wiervilt *steeds* op de schor te vinden; het mooist op open terrein, soms ter hoogte van het *Salicornietum*, te zamen met meer of minder in sociaal verband levende *Vaucheria*-spec., verder als onderlaag van de *Gramineeën*-gezelschappen, b.v. van het *Puccinellietum maritimae* tot soms op de hooge schor (in *Triticum litorale* sociatie) toe, ook hier vaak, vooral in de lagergelegen associaties, begeleid door *Vaucheria spec.*

W. Nienburg (1927) schrijft over het *Puccinellietum* in de Königshafen „Wichtiger sind als Begleiter die *Cyanophyceae*. Sie treten in solchen Massen zwisschen den Andel- *(Puccinellia maritima)* Polstern auf, dasz sie den Boden als ein dichter, festgeschloszener Filz bedecken, der im feuchten Zustande eine schöne schwarzgrüne Farbe aufweist".

Warming vermeldde reeds in 1906 uit Cyanophyceae sa-

mengestelde „Sandalgenformationen" op de „Hochsanden" van de Noordzee-eilanden, hier echter uit dezelfde soorten samengesteld, welke Nienburg later op het schor vond.

Het *Enteromorpha-Vaucheria* associatie-complex met zwavel- en purperbacterieën is in diverse brakke poelen te vinden; heel mooi b.v. in een achterdijksche dichtgeslibde boezem bij Nieuwe Sluis; na de afsluiting van de Zuiderzee (waardoor eb en vloed stilgelegd werd) waren zij ook te vinden in verschillende buitendijksche gaten, ingesloten door de schorren en de vroeger ter aanslibbing of ter bescherming gebouwde strekdammen, b.v. de schorretjes bij Medemblik, Andijk en de Fluithoek; verder vonden wij het fraai ontwikkeld op het Amstelmeerstrand rondom het dijklek, in het poeltje op het Woudstrand; op Friesche schorren (alleen *Enteromorphagroei)* in plassen op de hooge schor.

De sociale ontwikkeling van dit *complex* schijnt slechts in stille plassen buiten de eb- en vloedsfeer mogelijk te zijn. R. K o l k w i t z geeft een interessante beschrijving van een dergelijke vegetatie van de Solgraben bij Artern, dat sterk met die in de Wieringermeer overeenkomt. Niet-sociaal vindt men de *Enteromorpha spec.* uit de polder echter ook op de schor en op het slik.

W. N i e n b u r g (1927) beschrijft echter wel sociale *Enteromorpha*-groei op het slik bij Königshafen. Hier ligt een 20 à 30 m breede zone, zeewaarts volgend op het *Salicornietum,* welke ¾ deel van het jaar kaal is, in het voorjaar echter vrij plotseling met een prachtig groen dek overtrokken wordt, dat in Augustus al weer grootendeels verdwenen is; volgens N i e n b u r g is dit het z.g. „Wattblühen". Dit wiergezelschap bestond uit *Enteromorpha clathrata* (Roth) Ag., *E. crinita* (Roth) Ag., *E. ramulosa* (Eng. Bot) Hook. en *Rhizoclonium riparium* (Roth) Harv. en vertoont dus een andere samenstelling dan de gezelschappen in de polder. Dergelijke groenwier-zônes zijn ook bekend van harde, steenige kusten, o.a. van Helgoland.

ZEVENDE HOOFDSTUK.
E e n e n a n d e r o v e r d e f a u n a v a n d e W i e r i n g e r m e e r.

Insecten.

Het insectenleven in de Wieringermeerpolder bracht ons diverse voorbeelden van „massale ups en downs" van enkele soorten, een verschijnsel, dat in den regel optreedt na ingrijpende vegetatiestoringen en kenmerkend is voor pioniervegetaties. Ook buiten de

Wieringermeer vond men binnen de catastrophale invloedssfeer van de Zuiderzeewerken verschillende van deze voorbeelden. Te noemen zijn de massa-ontwikkeling in het IJsselmeer in 1933 en 1934 van het alleen in de Zuiderzee voorkomende Zuiderzee-krabbetje *Heteropanope tridentata* Maitland; verder de groote muggenplagen van *Tendipes* spec. langs IJsselmeer en Amstelmeer (Kruseman).

Van de insectenfauna en haar ontwikkeling in de Wieringermeerpolder is maar weinig bekend geworden. In de jaren 1932 en 1933 heeft A. Companjen te Medemblik een globale inventarisatie van de voorkomende insecten, vooral van de bloemen-bezoekende insecten verricht. Het aantal insectensoorten was in 1932 en 1933 nog betrekkelijk klein. Het insectenbezoek was in de meer gesloten plantengezelschappen, vooral naar de kust toe echter al aanmerkelijk grooter dan in de ijle vegetaties.

Enkele insecten traden massaal op. Bijvoorbeeld in 1930 veel vliegen op rottende mossel-banken; in 1930 en 1931 groote vluchten van *Bibionideae;* in 1931 veel voorkomen van bladluizen op *Aster* en *Atriplex;* sinds 1931 zeer veel wortelluizen op de zee-aster; in 1932 een plotselinge *Noctuiden-plaag;* in 1933 een groote trek van Noord naar Zuid langs de dijk Medemblik—Den Oever van verschillende glazenmakers, enz.

Het materiaal van den Heer A. Companjen is nog slechts ten deele gedetermineerd, namelijk alleen die insecten, welke in de ontwikkeling van de plantengroei een min of meer belangrijke rol hebben gespeeld.

In 1931 was tegen de bloeitijd van *Aster Tripolium* een groot deel der zeeasterplanten op en onder de bloeiwijze dicht bezet door een groene bladluis. De ontwikkeling der bloemen werd hierdoor ongunstig beinvloed, zich o.a. hierin uitende, dat vooral de lintbloemen niet tot ontwikkeling konden komen. Op *Atriplex littorale* kwam een zwarte luis veelvuldig voor. In 1931 werden geen luizen verzameld, de hieronder voorkomende determinaties hebben betrekking op luizen-materiaal, dat in 1932 en '33 is verzameld. Parasieten van de luizen, b.v. *Coccinellidae* en hun larven waren er nog weinig. In het volgende jaar kwamen de bladluizen in de polder veel minder voor, daarentegen in de zomer (Juli) in grooten getale diverse soorten *Coccinellidae* (10 stuks per m^2 was zeer gewoon in het strandmeldegezelschap in de sectie D) en verder vrij veel zweefvliegen.

Het ligt voor de hand hier tusschen het optreden der luizen en hun parasieten verband te zoeken, waarbij de opmerking gemaakt kan worden, dat de parasietenontwikkeling min of meer

post festum scheen te komen.

In 1933 was het aantal *Coccinellidae* weer afgenomen en het voorkomen der bladluizen als in het vorige jaar, afgezien van een nieuwe luizen-plaag op luzerne, welke wel weer veel *Coccinellidae* trok, doch grootendeels bestreden werd door spreeuwen.

Op *Aster Tripolium* werden aangetroffen de bladluizen: *Doralis Tripolii* Laing, *Macrosiphum solanifolii* Ashmead en *Brachycauda Helychrysi* Kalt; op *Atriplex littorale* en *A. hastatum* de luis *Doralis Fabae* Scop. Sinds de herfst 1931 kwam op de wortels van zeeaster witte wortelluis voor, namelijk *Pemphigus Bursarius* L. Deze luis doet ook schade aan karwij.

Hille Ris Lambers te Wageningen, die de luizen determineerde, welke mede door P. Blijdorp verzameld werden, schreef mij omtrent de biologie der hier genoemde bladluizen:

„*Doralis Fabae.* 's Winters voornamelijk op *Evonymus europaeus*, en *Viburnum spec.*, soms op *Deutzia crenata* en overwintert hier als ei. Migreert in het voorjaar naar tallooze andere planten, waaronder veel *Chenopodiaceae*, ook *Atriplex littorale* en *hastatum*.

Doralis Tripolii. Leeft gedurende het geheele jaar op *Aster Tripolium* en overwintert daarop als ei.

Macrosiphum solanifolii is polyphaag. Ze heeft volgens Amerikaansch onderzoek *Rosa*-soorten tot winterplant, maar is daarop in Europa nog niet gevonden. Ze schijnt hier langs vivipare weg in kassen en dergelijke te overwinteren. Ook op veel kamerplanten kan ze schadelijk zijn.

Brachycauda Helychrysi. Overwintert op enkele *Prunus* soorten, waaronder *Prunus domesticus*. Ze is hierop zeer schadelijk en veroorzaakt een typische bladrol. In het voorjaar verhuist ze naar *Compositae* en *Borraginaceae*, waarop ze bovengronds of aan de wortelhals leeft. Op zeeaster voor zoover ik weet slechts bovengronds, waar ze een typische beschadiging van het jongste blad en de bloeiwijzen veroorzaakt.

Pemphigus Bursarius leeft gedurende het geheele jaar aan de dunne worteltjes van *Compositae* en enkele *Umbelliferen (Daucus, Carum)*. In de herfst ontwikkelen zich gevleugelde exemplaren, die parthenogenetisch ♂ ♂ en ♀ ♀ afzetten op stammen van *Populus nigra*, speciaal op de *var. italica*. Hier worden eieren afgezet. De zich hieruit ontwikkelende fundatrices vormen beursvormige gallen aan de bladstelen van *Populus*. De zich in deze gallen ontwikkelende gevleugelden vliegen naar de zomervoedsterplanten. Er is dus een dubbele overwintering. Eieren op *Populus* en parthenogenetisch op wortels van zomervoedsterplanten.

Op *Aster Tripolium* komt nog een luis voor in Nederland;

Macrosiphoniella (Asterobion) asteris Wlk. Ze leeft gedurende het geheele jaar op *Aster*".

In de nazomer 1932 kwamen vrij plotseling over de geheele polder, doch vooral in het Oosten (sectie K), veel *Noctuiden*-rupsen voor. Vooral de meer ijle vegetaties werden zeer sterk aangevreten. De rupsen maakten vrijwel geen onderscheid in voedsterplanten; en kropen van de eene naar de andere soort. Zeer zoute *Salicornia*-planten, *Suaeda maritima*, *Atriplex littorale*, *Sonchus asper*, *S. oleraceus*, enz. werden aangevreten, doch vooral *Aster Tripolum* en *Atriplex hastatum* moesten het ontgelden, en werden vaak geheel geschild, zoodat witte skeletten bleven staan. Plaatselijk werd een geduchte verwoesting in de wilde vegetatie aangericht. Zeer groote vluchten spreeuwen hebben het evenwicht hersteld en de polder zorgvuldig afgezocht. Ze voedden zich echter niet zoozeer met de rupsen dan wel met de in de grond verborgen poppen. Dit nam niet weg dat ook in 1933 de *Noctuiden* plaag vooral bij de melden vrij sterk was. Onder de uit rupsen en poppen gekweekte en de later te velde gevangen vlinders kwamen voor de soorten: (determinatie H. Sikkema te Wageningen, controle Prof. Dr. W. Roepke). *Scotogramma trifolii* Rott., *Acronicta tridens* Schiff, *Athetis clavipalpis* Scop., *Phytometra gamma* L., *Arenostola phragmitidis* Hbn., *Euxoa segetum* Schiff (determinatie onzeker), *Euxoa exclamationis* L. De eerste drie waren de meest voorkomende. Biologische bijzonderheden, deze soorten betreffende, kunnen helaas voor de Wieringermeer niet aangegeven worden.

In 1933 werden de toch reeds armoedig staande tweedejaars meldegezelschappen aan de bladeren sterk aangetast door de aan de bietenvlieg verwante *Pagomya Chenopodii* Rond (determinatie Prof. Dr. I. C. De Meyere, Amsterdam), voorkomend op *Atriplex hastatum*, *A. littorale*, en *Chenopodium album*, terwijl de bloeiwijzen van de melden verwoest werden door de larve van de kleine *Microlepidoptera Gelechia Atriplicella F. v. R.* (determinatie Ir. G. A. Graaf Bentinck, Overveen). Vooral de aantasting door *Gelechia* kon zeer funest zijn; reeds spoedig na de aantasting werd zij voor een groot deel weer vernietigd door enkele kleine sluipwespjes (volgens Companjen te Medemblik in twee snel opeenvolgende generaties) en wel *Conoblasta ceratites* Grav. en *Cremaster arenosus* Szepl., welke laatste tot nu toe slechts in Hongarije werd waargenomen [1]).

Bloembezoekende insecten waren er in de ijle *Aster*gezelschappen betrekkelijk weinig. In de dichtere begroeiingen, vooral naar de

[1]) Deze sluipwespen werden gedetermineerd door den heer J. Koornneef, Wageningen.

NAAM DER BROEDVOGELS		Alleen waargenomen door:	Mate van voorkomen in:			
			1930	1931	1932	1933
Bergeend	Tadorna tadorna (L)				3	3
Wilde eend	Anas platyrhyncha L.				t	t
Bontbekplevier	Charadrius hiaticula L.			m	m	t
Strandplevier	„ alexandrinus L.			v	v	m
Kievit	Vanellus vanellus (L)			e	t	t
Scholekster	Haematopus ostralegus L.	Wit 1930	1	e	e	e
Kluut	Recurvirostra avosetta L.			v	v	v
Kemphaan	Philomachus pugna (L)	Companjen			e	e
Tureluur	Tringa totanus (L)			e	e	e
Watersnip	Gallinago gallinago L.	Companjen			e	e
Kapmeeuw	Larus ridibundus L.		?	?	?	e
Vischdiefje	Sterna hirundo L.		?	v	v	v
Noordsche stern	Sterna macrura (Naum)			t	t	t
Dwergstern	„ albifrons Pall.			v	m	e
Velduil	Asio flammeus (Pont)				1	e
Gierzwaluw	Apus apus (L)	Companjen				e
Huiszwaluw	Delichon urbica (L)	Companjen				e
Oeverzwaluw	Riparia riparia (L)	Companjen				e
Tapuit	Oenanthe oenanthe (L)			e	e	e
Zingende graspieper	Anthus pratensis (L)				e	e
Winterkoning	Troglodites troglodites (L)				e	e
Kuifleeuwerik	Galerida cristata (L)	Companjen			e	e
Veldleeuwerik	Alauda arvensis L.			t	m	m
Gele kwikstaart	Motacilla flava L.				e	t
Witte kwikstaart	„ alba L.				e	e
Huismusch	Passer domesticus (L)			e	t	m
Geelgors	Emberiza citrinella L.				e	e
Rietgors	„ schoeniclus (L)				?	e
Patrijs	Perdrix perdrix (L)					e

VERKLARING DER TEEKENS: ? = volgens niet te controleeren mondelinge mededeeling; cijfers = aantal malen waargenomen; e = enkele malen waargenomen;

Voorkomen in: groote kolonies	Voorkomen in: kleine kolonies	Voorkomen in: paren verspreid	Periode van voorkomen in 1932 en 1933: 1e kwartaal	2e kwartaal	3e kwartaal	4e kwartaal	PLAATS VAN VOORKOMEN: (Zie kaart V, waarop de koloniegroepen zijn aangegeven.)
		×		×	×		Koloniegroep C en H.
		×	×	×	×	×	verspreid vooral in *Atriplex littorale* gezelschap.
		×		×	×	×	vooral in de kolonies G en H, en verspreid.
× ijl	× ijl	×		×	×	×	veel in de kwelstrook, kolonies G en H, en veel verspreid.
		×	×	×	×	×	verspreid.
		×		×	×	×	verspreid.
× ijl	× ijl	×		×	×	×	vooral in de kwelstrook en de kolonies G en H, en verspr. op vochtige pl.
		×		×	×	×	hier en daar op vochtige plaatsen.
		×		×	×	×	verspreid, vooral op vochtige plaatsen.
		×		×	×	×	verspreid op vochtige plaatsen.
		×	×	×	×	×	in de koloniegroep C.
×	×	×		×	×	×	in de kolonies A, B, C en D, en verspr.
	×	×		×	×	×	idem.
×	×	×		×	×	×	aparte kolonies in de groepen A, vooral B, C en D, ook verspreid.
		×		×	×	×	N.W. der polder (Amstelmeerdijk).
		×		×	×		schuren.
		×		×	×		schuren.
		×		×	×		kanaaloevers.
		×		×	×	×	verspreid.
		×			×	×	op grasland.
		×			×	×	verspreid.
		×			×	×	verspreid.
		×	×	×	×	×	verspreid.
		×	×	×	×	×	verspreid.
		×	×	×	×	×	verspreid.
		×	×	×	×	×	bij huizen.
		×	×	×	×	×	verspreid.
		×	×	×	×	×	rietvelden.
		×		×	×	×	N.W. der polder.

t = enkele tientallen malen waargenomen; m = matig veel waargenomen (enkele honderden malen); v = veel waargenomen.

oude kust toe, kwamen er steeds meer voor. Vooral veel zweefvliegen, verder werden diverse vliegen, hommels, bijen en vlinders gevangen. Bijenbezoek was vooral in 1932 in de Westelijke randkavels met zeeaster-begroeiing sterk. Reeds elders is vermeld, dat imkers die nog vrij ver buiten de polder woonden, dit jaar een extra honingoogst hebben verkregen, zoodat een en ander waarschijnlijk met elkaar in verband gebracht moet worden.

Landslakken en *wormen* werden door ons tot herfst 1933 nog niet gevonden.

Spinnen kwamen in de polder al vroeg vrij veel voor. Enkele der meest voorkomende, ter determinatie opgezonden aan P i n k h o f te Amsterdam waren: *Aranea foliata* (Foweroy), *Lycosa saccata* (Linné) en *Erigone dentipalpis* (Wider), waarvan vooral de laatste zeer veel voorkwam.

De *vischstand* is in de kanalen de eerste jaren slecht geweest. Er werd wat paling gevangen, doch ook nog bot, welke zich hier zelfs heeft voortgeplant. Vermeldenswaard is het vrij veel voorkomen van stekelbaars *(Gasterosteus aculeatus* L.) in kavelslooten en tochten in 1933, terwijl in 1932 er slechts enkele werden waargenomen.

In 1932 vonden wij op de randkavels, langs de oude kust, zoowel in het Noorden als in het Zuiden de eerste *kikkers (Rana esculenta* L.) en *padden (Bufo vulgaris* Laur). Ook in 1935 troffen wij ze nog niet dieper in de polder aan.

Zoogdieren: De bruine rat *(Rattus norvegicus* (Erxl.) zal wel het eerste „land" zoogdier zijn, dat de polder binnenkwam. Vanaf 1931 zagen wij herhaaldelijk opgeworpen grondheuveltjes, welke deden denken aan de aanwezigheid van de waterrat *(Arvicola terrestris* L.). Het is echter mogelijk, dat deze van de veldmuis *(Mycrotus arvalis* Pall) waren. Muizen zijn wellicht reeds in 1930 gearriveerd, samen met de menschen.

Op boerenhoeven kon de huismuis *(Mus musculus* L.) vooral in 1933 een ware plaag zijn.

In 1931 troffen wij op het veld reeds ver in de polder vrij veel muizen aan. In 1932 groeide hun aantal sterk en 1933 was de plaag vooral plaatselijk (sectie K — noodmengselweiden) vrij hevig. Het aantal muizen op ontwaterde en ontzilte grond was steeds veel grooter dan dat op de vochtiger en zoute gronden. Ze voedden zich met zaad van alle plantensoorten, welke binnen hun bereik waren, doch vooral *Salicornia herbacea* en *Suaeda maritima* bleek uitverkoren voedsel. Vaak vonden wij zeer zoute *Salicornia*-planten reeds in halfrijpe toestand geplunderd. Van *Suaeda*-planten werden meestal alle takken afgeknaagd.

Het meerendeel der door ons gevangen muizen waren huismuizen *(Mus musculus* L.). Eerst in 1933 vingen wij de veldmuis *(Microtus arvalis* Pall), die evenwel, gezien zijn gangen, wandelpaden en bergplaatsen ook reeds in 1931 en '32 aanwezig moet zijn geweest.

Met de muizen verschenen de muizenverdelgers ook spoedig ten tooneele. Uilen en andere roofvogels werden regelmatige bezoekers, zoodat wij hen haast persoonlijk aan hun jachtvelden leerden kennen, waarbij enkele valken echter ook geassocieerd waren aan musschenvluchten.

Ook de wezel *(Mustela nivalis* L.) kwam in 1932, in 1933 reeds vrij veel tot achter in de polder voor en in 1933 troffen wij de Boschspitsmuis *(Sorex araneus* L.).

Bij geruchte vernamen wij in 1933, dat de eerste mol *(Talpa europaea* L.) ook waargenomen was, doch dit bericht kon niet met zekerheid bevestigd worden.

De haas *(Lepus europaeus* Pall.) was in 1931 op begroeide kavels geen zeldzaamheid meer en in de volgende jaren kon in verschillende deelen van de polder van een vrij goede hazenstand worden gesproken. Het reservaat Aartswoud (Kavel C 13), dat in 1932 een eendennest droeg met 7 eieren, genoot in 1933 de eer van een hazenworp. Een strooper vertelde mij in de polder ook een konijn *(Oryctolagus caniculus* L.) te hebben geschoten.

Volledigheidshalve vermelden wij nog, dat in de polder ook een tweetal soorten vleermuizen jaagden.

Vogels: Van de hand van leden der Club van Zuiderzeewaarnemers en verder van Jan P. Strijbos verschenen reeds een aantal artikeltjes over de vogelwereld in de Wieringermeer (zie aangehaalde literatuur). Desondanks lijkt het mij nog gewenscht de waarnemingen van Companjen en mij hier weer te geven, meer speciaal met het doel binnen het raam van dit werk een indruk te geven van de mogelijkheid van epizoöchorie in de Wieringermeer.

Bij het droogvallen van de Wieringermeer in 1930 moet de mare van dit wondere vischterrein tot ver in de wereld der watervogels zijn doorgedrongen. Vele vogels (meeuwen, sterns, eenden, schollevaars, reigers, lepelaars, e.a.) zouden volgens ooggetuigen de dagelijks droogvallende strook hebben afgevischt.

Vooral bij de uitmondingen der gemalen, waar de visch, die het gemaal passeerde, versuft of gedood werd, was het een vogelleven van belang, en deze punten bleven ook de volgende jaren een geliefkoosde vischplaats.

In 1932 bleven in de polder de toen reeds dicht met wieren begroeide plassen, de nog vischrijke gaten bij de Amstelmeerdijk,

de breede kwelstrook langs de dijk Medemblik—Wieringen, en vooral ook de zoete welplassen, vele watervogels trekken. De rijke fauna in en onder het wier zal daartoe het hare wel hebben bijgedragen.

Enkele soorten broedden reeds in 1930, terwijl verschillende soorten het volgende jaar, in groote kolonies, kleine troepen, of verspreid in paartjes de polder als broedplaats opzochten.

Wij behandelen hier achtereenvolgens:

1. de broedvogels,
2. de vogels, die om één of andere reden, hun voeding betreffende, meer of minder geregelde gasten van de polder waren, doch hier niet broedden,
3. de nazomer- en wintertrekkers, die op hun reis de Wieringermeer aandeden.

1. *Broedvogels:* In de eerste drie en een half jaar van het bestaan van de polder hebben niet minder dan 28 soorten broedvogels in de Wieringermeerpolder gebroed. Hun aantal, plaats en tijd van voorkomen in de polder, gezelligheid en het verloop van hun vestiging kan uit de op dit hoofdstuk volgende lijst worden afgelezen. De 14 landvogels onder hen waren nog zeer schaarsch, uitgezonderd de veldleeuwerik.

Verder vallen de reeds door de hierboven aangehaalde publicaties bekend geworden plotselinge invasies (broedkolonies) op de nieuwe bodem op; namelijk van het vischdiefje, de Noordsche stern, de dwergstern en de kluut. Kaart VI geeft een indruk van de ligging der verschillende kolonies en van de ligging der wierbegroeiingen in 1931—'32. De sterns broedden buiten de groote kolonies haast op elke droge zandvlakte en op elk schelpenbankcomplex in kleine groepjes of verspreid en wij werden op menige kavel verrast vooral door de stem van het vischdiefje. In de kolonies lagen de nesten vaak dicht opeen en werden soms bekleed met blaadjes der omgevende planten, of met het blauwwieren-kiezelwierenviltje. De kluten broedden voornamelijk in de nabijheid van de kwelstrook van de Oude Zeug tot Medemblik, plaatselijk eenige tientallen nesten bijeen, over het algemeen echter meer verspreid. Doch ook elders broedden enkele paren, bij drassige plassen of nog niet volledig uitgebaggerde kanalen (in de koloniegroepen G en H).

Ook in 1934 en 1935 kwamen nog, zij het veel minder, kluten en ook sterns op deze plekken voor. (C, G en H).

De strandplevier broedde in grooten getale in de nabijheid van de kwelstrook, waar de nesten verspreid lagen; ook elders in de polder was hij een geregelde broedvogel. Bontbekplevieren broed-

den het meest bij de kwelstrook, doch kwamen ook elders in de polder in de nabijheid van plassen en drassige plekken en niet uitgebaggerde tochten voor. Kievieten broedden soms in de sternkolonies (in 1931 in de kolonie A), doch meestal verspreid over het land; evenals de scholekster en de tureluur. Van de scholekster werd in 1930 door Wit een nest met eieren gevonden. Watersnip en kemphaan waren zeldzame broedgasten in het Oosten van de polder. In de koloniegroep C vonden wij in 1933 enkele nesten van de kapmeeuw; de nesten werden op ongeveer 60 cm. hooge pyramiden van aangesleepte zeeastertakken gebouwd. Waarschijnlijk heeft deze vogel hier en ook elders in de polder reeds eerder gebroed; volgens mondelinge mededeeling reeds in 1930, terwijl wij in 1935 op de kavel C 13 nog een jonge kapmeeuw ontmoetten, die nauwelijks kon vliegen.

De wilde eend broedde vooral in de dichte meldegezelschappen in het Zuiden van de polder.

Merkwaardig is wel het broeden van enkele paren bergeenden in de koloniegroepen C en H. Moeders met jongen kon men geregeld in het kanaal van de Houkes naar Slootdorp zien zwemmen, dicht bij een drukke verkeersweg.

Op de Coul schrijft: „Bij mijn bezoek op 13 en 14 Juni (1932) bleek, dat vrijwel de geheele polder door menschenhanden was bewerkt, en voor broedvogels (watervogels worden bedoeld) geen geschikt terrein meer vormde". Deze gevolgtrekking is niet juist, daar alle watervogels door ons broedend op begreppelde kavels werden gevonden. Kolonie A lag direct op begreppelde grond, zoo ook D en in 1933 ook C.

Hoewel het meerendeel dezer terreinen ook na de begreppeling weer even verlaten was als er voor, geloof ik niet, dat de aanwezigheid van de mensch hier sterk „verjagend" heeft gewerkt, daar zoo vaak broedvogels aangetroffen werden dicht bij de menschelijke behuizing en het menschelijk verkeer. Misschien heeft de vreedzame geest onder de menschen in de eerste jaren hiertoe bijgedragen. Er waren namelijk slechts enkele stroopers en geen „jagers".

Van Dobben en Op de Coul geven eenige beschouwingen over het ontstaan van de kolonies. Daar deze laat ingevallen waren (zoowel in 1931, 1932 als in 1933) kon gedacht worden aan verdrijven van elders naar deze veiliger oorden, hetgeen voor de sterns waarschijnlijker was dan voor de kluten en strandloopers. Van Dobben stelt dan de door Op de Coul betwijfelde hypothese, „dat vogels op de voorjaarstrek op een zoo buitengewoon geschikt terrein kunnen blijven hangen en als het ware door hun broeddrift kunnen worden overweldigd". Bij de geschikt-

heid van het terrein wordt hier niet de voedselrijkdom van het gebied genoemd, die toch als een der meest bindende factoren kan beschouwd worden. Deze kan echter wel één van de voornaamste redenen zijn geweest voor de vestiging in de polder.

Behalve de Zuiderzee, waar tot in den voorzomer van 1932 bliek en ansjovis nog in groote scholen verschenen, en tot in 1933 (wellicht ook nog in de latere jaren) millioenlegers stekeltjes en kreeftjes langs de dijken voorkwamen, was ook de polder zelf door de rijke micro-fauna der wiervelden een ideaal voedselgebied.

2. *Geregelde vogelgasten en toevallige bezoekers van de polder, niet tot de groote wintertrek behoorende.*

Na het broeden bleven er nog verschillende watervogels eenigen tijd in de polder hangen en kwamen er ook van elders in groote getale aanzetten, vooral kemphanen en strandpleviertjes, terwijl kluut, scholekster en bergeend vrij spoedig na beeindigde broedperiode vertrokken. Het aantal sterns verminderde ook sterk na de broedperiode. In de zomer kwamen enkele vluchten eenden en talingen.

Aan niet in de polder broedende soorten werden genoteerd: zwarte ruiter *(Tringa erythropus* Pall.), periode II, III, IV grutto *(Limosa limosa* (L.), perioden III, IV, bonte strandlooper *(Calidris alpina* L.), periode III, IV, wulp *(Numenius arquata* L.) en regenwulp *(Numenius phaeopus* (L.) in kleine troepjes en alleen, periode I, II, III, IV, de groote stern *(Sterna sandvicensis* Lath.), periode III, verder steeds plaatselijk enkele blauwe reigers *(Ardea cinerea* L.), periode I, II, III, IV, die trouwe visschers in de polder waren, terwijl zoo nu en dan een vlucht jonge reigers aan kwam. Een enkele maal ontmoetten wij aalscholvers *(Phalacrocorax carbo, sinensis* Shaw & Nodder), periode III, en lepelaars *(Platalea leucorodia* L.), periode II, III. Meeuwen *(Larus spec.)* waren er steeds in groote getale, vooral in de nazomer, namelijk kapmeeuwen *(Larus ridibundus* L.), zilvermeeuwen *(Larus argentatus* Pont.), mantelmeeuwen *(Larus marinus* L.) en een enkele dwergmeeuw *(Larus minutus* Pall.) en kleine zeemeeuw *(Larus canus* L.), periode I. Kap- en zilvermeeuwen bezochten ook de akkers en voedden zich wel met graan. Zilver- en mantelmeeuw waren roovers, niet alleen in de broedkolonies, doch ook onder volwassen vogels. Zoo waren wij er getuige van, dat een volwassen kapmeeuw door een zilvermeeuw werd verscheurd, een andere keer, dat een volwassen kraai *(Corvus spec.)* ten offer viel aan een troep zilvermeeuwen.

Vermeldenswaard is een vrij sterke sterfte onder de jonge kapmeeuwen in de nazomer van 1932 en 1933. Verschillende doode

meeuwen werden op het veld gevonden; wij namen waar, dat uit meeuwenvluchten plotseling meeuwen dood uit de lucht vielen.

In het Noorden van de polder, ten Z.O. van de Houkes waren een aantal kavels, — in 1931 nog niet begreppeld, in 1932 en 1933 als weide benut — welke geregeld als rustplaats door meeuwen, vooral mantelmeeuwen werden gebruikt.

Het aantal in de polder broedende veldleeuweriken *(Alauda arvensis* L.) werd al vroeg in de nazomer door trekkende vluchten versterkt. Huismusschen *(Passer domesticus* (L.) waren vooral in het Zuiden van de polder in vluchten aanwezig; zij voedden zich in 1931 graag met rijpend strandmeldezaad. Spreeuwen *(Sturnus vulgaris* L.) waren er gedurende het heele jaar; zij kwamen echter soms in zeer groote troepen aanzetten ter verdelging van massaal optredende insecten *(Noctuidae, Aphidae).*

Zeldzame zomer-tot-herfst-gasten waren de kwartel *(Coturnix coturnix* (L.), éénmaal (1932) in het meldegezelschap in het Zuiden waargenomen, de koolmees *(Parus major* L.), 1932 en 1933, roeken *(Corvus frugilegus* L.) en kauwtjes *(Coloeus monedula spermologus* Vieill.), enkele boschduiven *(Columba palumbus* L.), 1932 en 1933 en vluchten huisduiven *(Columba domestica),* 1932 en 1933, éénmaal een ijsvogel *(Alcedo atthis ispida* L.), 1933, enkele malen de koekoek *(Cuculus canorus* L.) en de nachtzwaluw *(Caprimulgus europaeus* L.), 1933, enkele malen merels *(Turdus merula* L.), 1932, 1933, enkele malen de rietzanger *(Acrocephalus schoenobaenus* (L.), 1933, misschien al op trek, evenals de draaihals *(Lynx torquilla* L.), waarvan wij in de nazomer 1933 een exemplaar dood aantroffen.

Tenslotte de *roofvogels.* Behalve de reeds genoemde velduilen *(Asio flammeus* (Pont.), kwamen er enkele steenuilen *(Athene noctua* (Scop.) voor (1932 en 1933).

Het geheele jaar jaagden eenige torenvalken *(Falco tinnunculus* L.) sinds 1931, meestal in paren, verder enkele buizerds *(Buteo buteo* (L.), 1932 en 1933, en zeker een viertal, soms alleen, soms in paren jagende bruine kuikendieven *(Circus aeruginosus* (L.), 1932, 1933 periode III en IV, terwijl mij ook de aanwezigheid van sperwers *(Accipiter nisus* (L.) werd gemeld.

Het voorkomen van deze roovers houdt direct verband met het muizenbestand, verder later in het jaar ook misschien met de groote troepen wintertrekkers, terwijl in het Zuiden van de polder enkele valken op musschentroepen waren ingesteld. In het Noorden en Oosten van de polder jaagden kuikendief, buizerd, valk en sperwer in hetzelfde jachtterrein, waar ook velduilen voorkwamen. De bruine kuikendieven kwamen het verst naar het

Zuiden tot bij Medemblik. In het Zuiden was het jachtveld min of meer verdeeld over een tweetal valkenparen, die vaak speciaal joegen op de daar voorkomende musschenvluchten. Wij waren eenmaal getuige van hun behendige methode. Het kleinere mannetje ving de prooi (een huismusch) op den grond, nam deze mee tot hoog in de lucht, liet ze los, waarna het wijfje de omlaagfladderende prooi in de lucht greep.

Opmerkelijk is het nog in 1933 ontbreken, zoowel van de meerkoet *(Fulica atra* L.) als van het waterhoentje *(Gallinula chloropus* (L.), beide in de langs de polderdijken loopende boezemwaters veel voorkomende vogels.

Wintertrek. In het najaar 1931 kwamen buitendijks, vooral bij de Oude Zeug, doch ook in zeer vele tochten en kanalen binnen de polder enorme vluchten wintertalingen *(Anas crecca* L.) en eenden voor. Behalve de gewone wilde eenden *(Anas platyrhyncha* L.) nog verschillende andere soorten, de gewone wintergasten op onze kusten, buitendijks in gezelschap van diverse duikers, futen, *(Podiceps cristatus* (L.), dodaars *(Podiceps ruficollis* (Pall.) enz. Tegelijk met de eenden arriveerden vele watersnippen *(Capella gallinago* (L.) en bleven geruimen tijd, zoo ook menig bokje *(Lymnocryptes minimus* (Brünn). Een enkele maal kwam de rotgans *(Branta bernicla* (L.) in de polder voor. In de latere jaren werd hun aantal minder, doch bleef nog steeds groot.

Tezelfder tijd trokken vanuit het Noorden groote vluchten kleine zangvogels door, hetgeen zeer opviel in de open Wieringermeerpolder. Onder deze waren veel veldleeuwerikken *(Alauda arvensis* L.), zwarte meezen *(Parus ater* L.), goudhaantjes *(Regulus regulus* (L.), en roodborstjes *(Erithacus rubecula* (L.), kramsvogels *(Turdis pilaris* (L.), merels *(Turdus merula* (L.), veel koperwieken *(Turdus musicus* (L.), zanglijsters *(Turdus philomelos),* en meer soorten lijsters; bovendien veel vinkachtigen, waaronder: vinken *(Fringilla coelebs* (L.), groenlingen *(Chloris chloris* (L.) en sneeuwgorzen *(Plectrophenax nivalis* (L.). Verscheidene van deze doortrekkende soorten (leeuwerikken, koperwieken en diverse lijsters) schenen in 1932—'33 langeren tijd op de polder geconcentreerd te blijven, misschien een gevolg van de groote voorraden aster- en meldezaden en in den bodem overwinterende insecten.

In de late herfst en in de winter kwamen verder nog vrij veel bonte *(Cornus cornix* (L.) en enkele zwarte kraaien *(Cornus corone* (L.).

Hiermede is een indruk gegeven van het vogelleven in de polder in de eerste jaren van zijn bestaan; daarmede moge het duidelijk geworden zijn, welk een groote beteekenis dit kan hebben gehad

in de migratie der planten.

De vele watervogels en ook de spreeuwen, die van de polder naar het oude land trokken en omgekeerd zijn van belang uit een oogpunt van epizoöchorie; de duizenden eenden uit een oogpunt van endozoöchorie, vooral van kleine zaden, die in massa gegeten kunnen worden.

In dit verband kunnen misschien ook wel de vele kleine wintertrekkers genoemd worden, hoewel deze zaadvretertjes de zaden in den regel geheel vernielen voor ze te nuttigen.

LITERATUUR:

Kruseman, G., Mededeeling over Tendipedidaeplaag aan het IJsselmeer. Tijdschrift voor Entomologie LXXVIII, 1935.

Strijbos, J. P., Nieuws van het nieuwe land. De Lev. Nat. 36, 1931, p. 214—218.

Van Dobben, W. H., Over de nieuwe bevolking der Wieringermeerpolder. Org. der Club van Ned. Vogelk., 4, 1932, p. 115—119.

——, Gegevens over de Wieringermeer in het broedseizoen 1934, Idem 7, 1935, p. 101—103.

Op de Coul, P. G., De Wieringermeerpolder in het broedseizoen van 1932, Idem, 5, 1932, p. 13—18.

Schaank, Dr. R. J. H., De broedvogels in de Wieringermeerpolder in het jaar 1935, Idem, 8, 1935.

ACHTSTE HOOFDSTUK.

Praktische beteekenis van het onderzoek.

Bij de beoordeeling van de waarde, zoowel in vóór- als in nadeelige zin, van de spontane plantengroei voor de practijk, kan het optreden dier planten drieledig worden beschouwd.

I. als aanwijzing van de bodemgesteldheid (vruchtbaarheidstoestand, ontwateringstoestand, goede- en slechte structuur, zoutgehalte, e.d.);

II. als bodemverbeterende factor of op andere wijze nuttig voor de in cultuurbrenging;

III. als voor de landbouw schadelijke onkruiden.

I. Het aanwijzen van de bodemgesteldheid door de pioniersvegetatie is in het algemeen op extreem maagdelijke bodem, afgezien van zeer globale orienteeringen, op eenigszins groote schaal in de eerste (2 à 3) jaren niet goed mogelijk, omdat de *vestiging* (verspreiding) der diverse soorten, ook van de meest doelmatige anemochoren met meer generaties per jaar, zooals *Senecio vulgaris* in de Wieringermeer, aanvankelijk *zeer onvoldoende is.* Soorten met langere vegetatieduur, zooals *Aster Tripolium* en *Atriplex spec. div.* hebben het nadeel, dat zij, behalve een weinig in hare vitaliteit, de snelle veranderingen der milieufactoren, welke zich vaak binnen haar vegetatieduur voltrekken, niet of niet meer kunnen weergeven.

Op beperkte schaal en wel voor die gebieden, waarvan de verspreiding der indicatorplanten voldoende is, kan men uit het gedrag der planten in de eerste jaren wel nuttige aanwijzingen verkrijgen. Alleen die soorten, welke door één of meer factoren uit het heerschende oekologische factorencomplex in haar voorkomen, dominantie en vitaliteit sterk worden beïnvloed en dus onder deze omstandigheden een beperkte variatiebreedte hebben, zooals *kruiskruid (Senecio vulgaris),* diverse niet-halophyten en de meeste mossen in de Wieringermeer t.o.v. het zoutgehalte van de bodem, komen als indicator-planten in aanmerking, mits zij van nature sterk sociaal kunnen zijn en zich gemakkelijk verspreiden. De min of meer indifferente soorten met groote variatiebreedte t.o.v. de milieufactoren, zooals de *melden* en *zeeaster* in de Wieringermeer hebben als directe indicatoren hier geen waarde.

In principe geeft de combinatie van soorten met uiteenloopende

oekologische specificatie het snelst een inzicht, dat in detail aan te vullen is met aanwijzingen uit de dominantie-variaties der enkele soorten met beperkte oekologische variatiebreedte in het gegeven milieu. Sterke soortsconcurrentie kan deze laatst-bedoelde aanwijzingen vertroebelen, doch heeft in het algemeen de tendens de variatiebreedte der dominanties onder de gegeven omstandigheden te verkleinen, vooral bij soorten, welke in oekologische specificatie uiteenloopen *(Poa annua* of *P. trivialis* en *Aster Tripolium* of *Suaeda maritima).*

De voorspellingsmogelijkheid wordt met de jaren beter. In het vierde jaar is de verspreiding van een voldoend aantal soorten met uiteenloopende oekologische specificatie over deze groote oppervlakten wel zoover gevorderd en heeft de concurrentie tusschen de soorten buitendien de oekologische variatiebreedtes der dominanties wel zóó vernauwd, dat min of meer gedétailleerde aanwijzingen op groote schaal uit de vegetatie zouden kunnen worden verkregen. Dit tijdsverloop zou korter van duur zijn indien niet begreppeld werd, daar door de begreppeling de verspreiding der soorten door het regenwater sterk wordt belemmerd.

Onder de in de Wieringermeer destijds geldende milieu-factoren zijn slechts enkele, die door de aanwezige pioniersvegetatie, voor het overgroote deel uit indifferente soorten bestaand, kunnen worden aangewezen; deze factoren moeten namelijk snel en extreem werken in de gevoelige periode der planten.

In de Wieringermeer was het zoutgehalte van de bodem een dergelijke factor, die echter in de N.O.-polder waarschijnlijk een geringe rol zal spelen. Hier zullen het meer factoren der waterhuishouding en der stikstofvoeding zijn, waarop de vegetatie voldoende duidelijk zal reageeren. Het staat echter zeer te bezien of deze beide factorencomplexen extreem genoeg zullen werken om door de plantengroei te kunnen worden weerspiegeld. Misschien kan in gevallen van uitgesproken slikkigheid in den N.O.-polder de waterhuishouding een dergelijke rol spelen.

II. De spontane plantengroei is in haar rol van bodemverbeteraar in het bijzonder van beteekenis op onrijpe, extreem maagdelijke bodem.

De reëele beteekenis dier bodemverbeterende werking door het plantenkleed is echter moeilijk te schatten of te meten.

In het algemeen is de ervaring deze, dat dichte, weelderige begroeiing samengaat met goede bouwgrond en gunstige oogstresultaten. Ik meen dan ook dat de weelderige 1e en 2e jaars vegetaties van de *melden* en *zeeaster* in den regel ook een gunstige uitwerking gehad hebben. In verband daarmede zou de groei van niet-speci-

fieke onkruiden in de N.O.-polder naar mijn meening bevorderd kunnen worden, althans niet behoeven te worden bestreden.

Toch is over het al of niet gunstig zijn dier begroeiing nog weinig te zeggen en werd in de Wieringermeer te weinig exact geconstateerd. Aanvankelijk werken wel alle planten op het nieuwland op gunstige wijze mee aan de bodemrijping; zij bevorderen in het begin détailontwatering, ontzilting, doorluchting, goede structuur door doorworteling en bodembedekking, geven bescherming tegen regenslag, leveren organische stof voor microbenleven, enzoovoort.

De sterke achteruitgang in vitaliteit der onkruid-vegetatie in de loop der eerste jaren, vaak reeds na een enkele generatie — waarschijnlijk in de eerste plaats een voedsel (N)- en daarna pas een concurrentie kwestie — maant echter met het oog op de directe onttrekking van voedsel of vastlegging daarvan in niet rendabele vorm tot voorzichtigheid.

Eenig voordeel leveren de als onkruid minder gevaarlijke dominante pioniers door het onderdrukken en belemmeren der vestiging van gevaarlijker onkruiden. Men moet deze concurrentiekracht echter niet overschatten, daar deze éénjarige zomergroeiers, de *melden*, *ganzevoet* en *zeeaster*, niet opgewassen zijn tegen hun ergste vijanden, de winter-voorjaarsgroeiers, zooals *Poa annua*, *P. trivialis*, welke door hun sterke voorjaarsgroei de kiemplanten van de zomergroeiers het leven onmogelijk maken.

III. De schadelijke onkruiden zou ik met het oog op de maagdelijke bodem en de pioniervegetaties, afgezien van de onvolledigheid, willen indeelen in de drie hieronder volgende oekologische min of meer gescheiden groepen.

1. Winter- en voorjaar-groeiers, rijping in April tot Juni. In deze groep hooren verschillende soorten met meer generaties per jaar (*Senecio vulgaris* bijvoorbeeld met vier, *Sonchus oleraceus* en *S. asper*, *Stellaria media*, *Poa annua* in den regel met twee of meer generaties); diverse soorten met in de polder in den regel slechts één *krachtige* generatie per jaar (*Capsella Bursa-pastoris*, *Alopecurus myosuroides*) en verschillende meerjarige soorten als *Holcus lanatus*, *Poa trivialis*, welke ook als éénjarige optraden.

2. Soorten, welke vrijwel alleen in het voorjaar kiemen, zich aanvankelijk traag ontwikkelen en in de nazomer tot in de winter rijpen. Deze groep bestaat voornamelijk uit éénjarige soorten, die slechts één generatie per jaar voortbrengen (*Atriplex hastatum*, *A. patulum*, *A. littorale*, *Polygonum Persicaria*, *P. lapathifolium*, *Bidens tripartitus*, enz.).

3. Meerjarige soorten met vegetatieve uitbreiding en vegetatieve

diasporen, in zomer en nazomer rijpend. De schadelijkste en lastigste onder hen voor de toekomst zijn: *Tussilago Farfara, Cirsium arvense, Sonchus arvensis, Phragmites communis, Agrostis tenuis, A. stolonifera, Triticum repens.*

Bij het beoordeelen of een soort tot schadelijk onkruid gerekend zal worden, dient men te bedenken dat de in cultuurbrenging van de Zuiderzeepolders betrekkelijk extensief gebeurde, waardoor meer soorten als schadelijk onkruid konden optreden dan onder normale omstandigheden mogelijk ware geweest.

De schadelijkheid manifesteert zich als:

1. Diefstal van voedsel, in het bijzonder van N en vastlegging in een vorm, die, afhankelijk van de soorten, meer of minder rendabel kapitaal is. Onkruiden, vooral de echte nitrophielen *(Stellaria media, Chenopodium spec. div., Atriplex spec.)* nemen meestal veel plantenvoedende stoffen op in hun weefsels. De diefstal kan bij de weelderige ontwikkeling der pioniers dus belangrijk zijn. De snelle achteruitgang in vitaliteit dezer soorten wijst er op, dat het N-overschot der natuurlijke braakperiode snel en voor he grootste deel wordt geconsumeerd.

2. In de Wieringermeer kon schade door secundaire verzilting van de bodem optreden als gevolg van wateronttrekking door de plantengroei. Zoodra deze onttrekking de aanvulling door de neerslag overschrijdt, is capillaire opstijging van zout water uit de ondergrond hiervan een gevolg. Dit geldt in hooge mate voor de weelderige groeiende pioniers, waarbij Z u u r concentratiestijgingen tot 10 gram NaCl per liter bodemvocht constateerde. Zelf constateerde ik bij *Atriplex* en *Aster*-vegetaties in 1932 slechts stijgingen tot 4 gram NaCl per liter welke dus evengoed een gevolg kunnen zijn geweest van de directe verdamping van het bodemvocht. Het lijdt echter geen twijfel, dat bij weelderige begroeiing verzilting plaats vindt; bij een in de nazomer van 1932 herhaalde zoutkarteering bleken, globaal beschouwd, de sterkst begroeide kavels het meest in zoutconcentratie van het bodemvocht verhoogd te zijn. Tegenover dit nadeel staat echter een voordeel. Verscheidene der dominanten in de Wieringermeer, vooral *Atriplex littorale*, bevorderen in hooge mate de detailontzilting in de winter door regenwatertoevoer langs de wortelkanalen, waarbij de plant als regenvanger werkt; verder zal bij dichte begroeiingen het water minder snel naar de greppels afvloeien dan op open terrein en daardoor zijn weg meer door de grond nemen.

3. Schade door ruimte- en voedsel-concurentie; het „vervuilen" van het land.

Door de weelderige ontwikkeling der dominante pioniers en

door de vaak zeer groote hoeveelheden kiemplanten, kon de schade (vooral bij de *melden,* doch in mindere mate bij de *zeeaster,* welke laatste het zaai-klaarmaken van de akkers veel minder verdraagt) door ruimte- en voedsel-concurrentie met de cultuurgewassen plaatselijk een ernstig karakter dragen (vooral in de kustkavels van de secties D en B). Over het algemeen zijn echter deze niet specifieke onkruiden *(strand- moddermelde en zeeaster)* door de vrij trage ontwikkeling der planten in het voorjaar mijns inziens bijzonder schadelijk geweest.

Anders echter is het gesteld met de echte onkruiden *Senecio vulgaris* en *Poa annua. Senecio* is vooral op N-rijke bodem, zooals de slikgronden in de proefpolder Andijk, schadelijk geweest en de bestrijding ervan was moeilijk. Op minder goede en vooral op lichtere gronden is alleen de eerste generatie van *kruiskruid* (April-Mei rijp) en soms de tweede generatie (in Juni rijp) door weelderigheid gevaarlijk. Bestrijding van deze generaties door „zwart maken" van land in deze maanden bevordert sterk de groei der zomergeneraties, die anders op deze minder vruchtbare gronden, slecht tot ontwikkeling kwamen. Zoo b.v. in 1931 de zandgronden in het N.W. van de Wieringermeer onder De Houkes; als gevolg van het ploegen kreeg het *Senecio*-gezelschap (de 2e generatie) hier een enorme uitbreiding, mede doordat de geploegde grond een grooter „vangvermogen" voor zaden heeft dan de niet geploegde. Op naast elkaar liggende, niet en wel geploegde strooken verschilde de bedekkingsgraad van 30 tot 80 à 100%.

Op rijke gronden van goede structuur zou men in de N.O.-polder ook gevaar kunnen duchten van *Stellaria media,* de vogelmuur, dat in de Wieringermeer, met uitzondering van enkele slikgronden bij Medemblik, blijkbaar geen gunstig millieu heeft gevonden voor dominantie.

Min of meer gescheiden van het „vervuilen" door de niet-specifieke dominante onkruiden, dient het „vervuilen" door de echte onkruiden, in het bijzonder de „wortelonkruiden" beschouwd te worden. Terwijl uit de onkruidgroep 2 in de Wieringermeer geen hardnekkige onkruiden op de voorgrond traden, manifesteerden deze zich uit de groepen 1 en 3 wel, doch in verschillend tempo.

De extensief gedreven ontginning leidde tot betrekkelijk snelle ontwikkeling van de echte zaadonkruiden uit groep 1 *(Senecio vulgaris, Poa annua, Capsella-pastoris,* enz.), waarbij het aanvankelijk voorkomen in vrij geringe frequentie reeds aanleiding kon zijn tot ernstige vervuilingen door de volgende generaties. In tegenstelling hiermee verliep het vervuilen door de echte wortelonkruiden uit groep 3 langzaam. De reden van dit laatste is

dat deze zich vegetatief uitbreidende soorten in de eerste jaren in de polder weinig of geen zaad voortbrachten en de vestiging dus hoofdzakelijk op migratie van buitenaf was aangewezen. De vegetatieve uitbreiding verliep daarbij aanvankelijk, vooral bij *Cirsium arvense* en *Phragmites communis* zoodanig, dat groote, doch vrij ijle kolonies werden gevormd, terwijl eerst in het derde of vierde jaar de spruitendichtheid in deze kolonies zeer groot kon worden. Men kan aldus het gevaar zonder die kennis aanvankelijk onderschatten. Later kan bij riet echter de spruitendichtheid weer sterk achteruit gaan, waarschijnlijk als gevolg van de uitputting van de bodem.

De mate van de vegetatieve uitbreiding wordt gekarakteriseerd door de volgende getallen. In drie jaar tijds kon 1 exemplaar *Cirsium arvense* kolonies van 15 meter doorsnede, *Tussilago Farfara* tot 10 meter, *Sonchus arvensis* tot 5 meter, *Epilobium angustifolium* tot 30 meter en *Phragmites communis* tot 60 meter vormen.

4. Schade door mechanische cultuurmoeilijkheden, het bemoeilijken van de grondbewerking en dergelijke. Mijns inziens zijn alleen de zeer forsche *moddermelde*-planten *(Atriplex hastatum)* zeer hinderlijk geweest. Toch hoeft men deze last in een volgende polder niet zwaar te tellen, daar een tijdige zomerbraak hieraan reeds belangrijk kan tegemoet komen.

5. Schade door ziekten of insectenaantastingen, welke van het onkruid op het cultuurgewas overgaan. In de Wieringermeer zijn deze schaden onbelangrijk geweest. Voorbeelden die op de mogelijkheid van schade wijzen zijn: op zeeaster veel verspreide wortelluis, die ook op karwij huist, de *Noctuiden* aantastingen van *Atriplex, Suaeda, Aster,* enz. en van diverse kultuurgewassen.

Het kenmerkende van deze schade is, evenals bij andere levensverschijnselen op het nieuwland, het plotselinge massaal optreden. Een goed voorbeeld vormt het veel voorkomen van wortelrot bij de *zeeaster.* Door dit massale optreden zou het kunnen voorkomen, dat in een volgende polder wel eens ernstige schade aan gewassen in de polder of beplantingen in het kustgebied optraden. Ik denk hier bij voorbeeld aan de in de Wieringermeer zeer verbreide roest op *kruiskruid (Coleosporium senecionis),* die ook schade doet aan naaldhout.

De proefpolder Andijk was te klein van afmeting dan dat aan de hand van de wilde plantengroei daar de snelle ontwikkeling, de aard en het verloop der vegetatie in de Wieringermeer zou

kunnen zijn voorzien. Had men hier de ontwikkeling vooruit gekend, dan zouden zeker preventieve maatregelen (ingrijpen in de migratie) en de scherpste vormen van bestrijding gekozen zijn, om de wilde vegetatie zooveel mogelijk in de macht te krijgen.

Nu is echter de Wieringermeer een proefpolder voor de N.O.-polder en kan de ervaring, hier opgedaan, ten deele daar met vrucht toegepast worden.

Er is geen reden aan te nemen dat de vegetatie in de N.O.-polder zich *principieel* anders zou ontwikkelen dan die in de Wieringermeer, afgezien van de halophyten, welke tegen het droogvallen dezer polder wel niet meer voldoende frequent in het kustgebied zullen zijn om zich op het nieuwe land sociaal te kunnen manifesteeren. In groote trekken zal zij veel gemeen hebben, d.w.z. dat de vegetatie van de N.O.-polder ook in de eerste jaren een afspiegeling zal zijn van diverse nitrophiele associaties, vloedmerkgezelschappen, ephemere oever-gezelschappen (rivieren en andere watergangen), diverse gezelschappen en associaties van akkers, wegranden, ruderaalplaatsen, kaalslag-plekken en van het *Scirpeto-Phragmitetum.*

Daar de oekologische gesteldheid in de N.O.-polder waarschijnlijk veel gunstiger zal zijn voor de ontwikkeling der wilde vegetatie dan die in de Wieringermeer en ook de verspreidingsbiologische situatie geheel anders is, zullen natuurlijk, afgezien van de oekologische overeenkomst groote verschillen optreden met de Wieringermeer.

Onderzoekingen van Harmsen wijzen in de richting, dat de stikstof in de N.O.-polderbodem waarschijnlijk gemakkelijker ontsloten zal worden dan die in de Wieringermeer, zoodat ophooping van de stikstof in de natuurlijke braakperiode, welke aan de eerste begroeiing vooraf gaat, grooter zal zijn; waarmee een nog weelderiger reactie van de nitrophiele vegetatie dan in de Wieringermeer gepaard zal gaan, terwijl in verband met de stikstofvoorraad de achteruitgang in vitaliteit der gezelschappen na één of twee generaties waarschijnlijk minder groot zal zijn. Verder zal de bodem over het algemeen weinig keukenzout bevatten, waardoor de selectie van planten en zaden (diasporen) welke op de zeebodem zoowel vòòr als nà het droogvallen aanwezig waren, waarschijnlijk geringer zal zijn dan in de Wieringermeer, hetgeen de ontwikkeling van de echte onkruiden zeer in de hand zal werken, waardoor meer soorten dan in de Wieringermeer van het begin af naar de heerschappij zullen streven.

Ten aanzien van de migratiemogelijkheden — de aanvoer van

diasporen — ligt de N.O.-polder deels veel gunstiger, deels veel ongunstiger dan de Wieringermeer.

Veel gunstiger, daar de polder aan de West- en Zuid-West-zijde, de kant der meest heerschende winden, uitgezonderd bij Urk en Schokland aan zee zal grenzen, terwijl de verspreiding door de wind van reeds in de polder gevestigde planten steeds meer de neiging zal hebben Oostwaarts te drijven dan Westwaarts en zoo de uitbreiding van windverspreiders van uit de kust min of meer zal tegenhouden. Men dient deze voordeelen niet te overschatten, getuige de groote haardprojectie van *Phragmites* vanuit de Waard-Nieuwlandpolderboezem op Wieringen in Z-Z-O richting in de Wieringermeer.

Veel ongunstiger is de N.O.-polder gelegen door:

1. de nabijheid van uitgestrekte *riet*-velden *(Scirpeto-Phragmitetum*-gezelschappen) bij de IJsselmonding, op Schokland e.a. van welke zaden in groote hoeveelheden zoowel door de wind, als door het water kunnen worden aangevoerd.

2. door de nabijheid van de IJssel-Rijn uitstrooming, waarvan het water door de Z.W.-winden steeds meer neiging zal hebben in de richting van de N.O.-polder af te drijven dan in andere inrichtingen. De IJssel herbergt op haar oevers veel en weelderige bestanden van het *Bidentetum,* waarvan waarschijnlijk één der verspreidingsbiologische karakteristieken is, dat de zaden onder water lang hun kiemkracht behouden. Behalve zaden van soorten uit dit gezelschap, welke alle in het nieuwe land een voor hen zeer goede oekologische standplaats vinden, vervoert het IJsselwater uit de aard der zaak nog vele diasporen van tot andere gezelschappen behoorende soorten. De zeebodem van de N.O.-polder zal dus waarschijnlijk aan diasporen rijker zijn dan die van de Wieringermeer, daar èn aanvoer èn cumulatie (als gevolg van het geringe zoutgehalte en daarmee gepaard gaande geringer selectie) grooter zijn, hetgeen vooral in het Z.W.-deel van de N.O.-polder, het dichtst bij de uitmonding van de IJssel, tot uiting zal komen.

In dit verband verwijs ik hier nog eens naar mijn opvatting in zake de migratie, namelijk, dat het grootste deel der soorten in de Wieringermeerpolder door het water is aangevoerd; hetzelfde wordt door mij voor de N.O.-polder verondersteld.

Het is m.i. te verwachten, dat het onkruid ons in de N.O.-polder voor ernstiger problemen zal zetten en ongunstiger zal zijn voor de ontginning dan in de Wieringermeer. De pioniervegetatie zal hier direct over het geheele oppervlak soortenrijker

zijn, meer soorten en meer echte onkruiden zullen in sneller tempo naar dominantie streven; en de weelderigheid zal meer uitgesproken kunnen zijn dan in de Wieringermeer. In het bijzonder dient het gevaar van veronkruiding door *Phragmites* onder oogen gezien te worden, door de nabijheid van groote riethaarden. Een tweetal betrekkelijk kleine bodem-oppervlaktemonsters van de N.O.-polderbodem bevatte reeds twee kiemkrachtige zaden van *Phragmites communis* en één kiemachtig zaad van *Rorippa islandica.*

VOORSPELLING VAN DE SPONTANE VEGETATIE VAN DE N.O.-POLDER.

ZAADONKRUIDEN EN MEERJARIGE SOORTEN ZONDER OF MET ZEER WEINIG VEGETATIEVE UITBREIDING.

Snel strevend naar sterke dominantie over groote oppervlakten.	Meer kans op matige dominantie, of sterke dominantie op kleinere oppervlakten.	Sterk frequent voorkomend, doch slechts plaatselijk meer sociaal.
Atriplex hastatum	*Alopecurus geniculatus* ←↠	*Alopecurus myosuroides* ↠→
Chenopodium album	*Atriplex patulum*	*Anthoxantum aristatum* ↠→
„ *rubrum* ↠→	*Bidens tripartitus* ↠→	*Bidens cernuus* ↠→
Matricaria inodora ↠→	*Bromus mollis*	*Chenopodium serotinum* ↠→
Poa annua	*Capsella Bursa-pastoris*	„ *glaucum*
„ *trivialis*	*Carduus crispus* ↠→	*Crepis virens*
Polygonum Hydropiper ↠→	*Cerastium caespitosum* ←↠	*Galium aparine* ↠→
„ *lapathifolium* ↠→	*Cirsium lanceolatum*	„ *palustre* ↠→
„ *Persicaria* ↠→	„ *palustre*	„ *mollugo* ↠→
Senecio vulgaris	*Daucus Carota*	*Galeopsis Tetrahit* ↠→
Sonchus asper	*Epilobium parviflorum* ↠→	*Hordeum murinum* ↠→
„ *oleraceus*	*Erigeron canadensis* ↠→	*Leontodon hastilis* ↠→
	Festuca arundinacea ↠→	*Ononis Spinosa* ↠→
	„ *rubra* ↠→	*Echinochloa Crus-Galli*
	Holcus lanatus	*Poa palustris*
	Hypochoeris radicata	*Polygonum convolvulus* ↠→
	Juncus bufonius	*Ranunculus acer*
	Leontodon autumnalis	*Raphanus Raphanistrum* ↠→
	„ *nudicaulis*	*Rumex maritimus* ↠→
	Lolium perenne	„ *acetosa* ↠→
	Matricaria Chamomilla	„ *obtusifolius* ↠→
	Ranunculus sceleratus ←↠	*Senecio Jacobaea* ↠→
	Rumex conglomeratus ↠→	„ *aquatica* ↠→
	„ *crispus* ↠→	*Setaria viridis* ↠→
	„ *paluster* ↠→	*Spergula arvensis*
	Sinapis arvensis	*Sysimbrium officinale* ↠→
	Solanum nigrum ↠→	*Rorippa islandica*
	Stellaria media ←↠	*Sonchus paluster* ↠→
	Taraxacum officinale ←↠	

SOORTEN MET VEGETATIEVE UITBREIDING EN VEGETATIEVE VERSPREIDING.

Aanvankelijk zeer geringe vestiging en matige kans op overheersching over gr. opp. na het tweede jaar van droogvallen.	Aanvankelijk sterke vestiging en grootste kans op overheersching over grootere oppervlakten na het tweede jaar van droogvallen.	Aanvankelijk minder sterke vestiging en minder kans op overheersching over gr. opp. na het tweede jaar van droogvallen.
Cirsium arvense	*Achillea Millefolium*	*Agrostis canina* ↠
Phalaris arundinacea ↠	„ *Ptarmica*	*Calamagrostis lanceolata*
Phragmites communis	*Agrostis stolonifera* ↞	„ *Epigeios* ↠
	„ *tenuis* ↞	*Convolvulus sepium* ↠
	Epilobium angustifolium	*Juncus effusus* ↠
	„ *hirsutum* ↠	*Mentha arvensis* ↠
	Glyceria aquatica ↠	„ *aquatica* ↠
	Juncus Gerardi ↠	*Plantago lanceolata* ↠
	Rorippa amphibia ↠	*Heleocharis paluster*
	„ *sylvestris* ↠	*Schoenoplectus Tabernaemontani*
	Poa pratensis	*Stachys paluster* ↠
	Scirpus maritimus	*Typha angustifolia* ↠
	Sonchus arvensis	„ *latifolia* ↠
	Triticum repens	*Valeriana officinalis* ↠
	Tussilago Farfara	
	Urtica dioica	

↠ Soort kan ook in een lagere klasse komen, taxatie te hoog.
↞ Soort kan ook in een hoogere klasse komen, taxatie te laag.

Aan de hand van mijn persoonlijke oekologische en verspreidingbiologische waardeering der diverse soorten en voorts globaal met het oog op de oekologische standplaatsfactoren en verspreidingsbiologische situatie van de N.O.-polder, zou ik de hierboven gegeven voorspelling van de plantengroei van de N.O.-polder willen opmaken. Ik heb daartoe diverse opnamen gemaakt langs de IJssel.

Deze voorspelling dient natuurlijk met de noodige restricties aanvaard te worden. Vooral de voorspellingen over de dominante soorten kunnen verkeerd beoordeeld zijn. Zoo bijvoorbeeld de drie soorten *Chenopodium rubrum*, *Polygonum lapathifolium* en *P. Persicaria* — dominanten uit de *Bidentetum*gezelschappen langs de IJssel — zouden in de N.O.-polder niet het juiste milieu voor sterke dominantie kunnen vinden. *Chenopodium rubrum* door haar hooge eischen aan voedselrijkdom, vooral stikstof, en verder om haar hooge eischen aan goede vochtvoorziening; de beide *Polygonum*soorten door hun vrij hooge zoutgevoeligheid. Geringe

zoutgehalten van de bodem, b.v. van 4 à 5 gram keukenzout per Liter bodemvocht, zou snelle dominantie van deze soorten reeds kunnen uitsluiten.

Verder zouden, ook oekologisch, onvoorziene verrassingen, waaronder dominanties van andere soorten, kunnen optreden. Hier zij herinnerd aan *Senecio paluster*, de dominant uit de Haarlemmermeerpolder — of andere *Senecio* soorten of aan *Aster Tripolium*, indien deze soort tegen het droogvallen van de N.O.-polder nog sociaal in de omgeving zou voorkomen. Voorts zou onder de z.g. wortelonkruiden *Polygonum amphibium* zich kunnen uitbreiden, hoewel dit onwaarschijnlijk is, daar deze algemeen voorkomende soort in de Wieringermeer-polder geen enkel maal werd gevonden, hoewel zij zeer frequent op de omliggende dijken is.

De halophyten onder de sociale Wieringermeerpioniers (*Atriplex littorale, Suaeda, Salicornia*, enz.) zullen waarschijnlijk tegen het droogvallen in de omgeving van de N.O.-polder niet of zeer weinig voorkomen en hier dientengevolge weinig kans van ontplooiïng hebben.

De bovengegeven voorspelling kan door oriënteerend vooronderzoek veel waarschijnlijker gemaakt worden, hetgeen zeker in het belang is voor het in cultuur brengen van deze polder.

Dit oriënteerend onderzoek zou moeten omvatten:

1. een onderzoek naar het voorkomen en de mate van voorkomen van diasporen op de zeebodem ter plaatse van de toekomstige N.O.-polder. Men zou bodemoppervlaktemonsters dienen te nemen, om deze op kiemkrachtig zaad te onderzoeken. Deze monsters worden het best genomen in de zomer vòòr de rijping van het *Bidentetum* en zoo mogelijk nogmaals laat in de winter als de fructificatie der Bidentetumsoorten beëindigd en het zaad voor een groot gedeelte verspreid is.

2. Aan dit oriënteerend onderzoek kan kracht worden bijgezet door een experimenteel onderzoek, waarbij het behoud van de kiemkracht wordt nagegaan van zaden van diverse, in verband met de N.O.-polder belangrijke onkruiden, welke daar moeten worden bewaard onder omstandigheden, die zooveel mogelijk met die van de nog met water bedekte N.O.-polderbodem overeenkomen. Dergelijk onderzoek vordert jaren en moet zoo vroeg mogelijk worden begonnen. Het heeft als globaal onderzoek over vele soorten nog de bijzondere moeilijkheid, dat men vóórstudies over de kiemingsbiologie der soorten moet verrichten, omdat hierover nog zeer weinig bekend is, terwijl de zaadverzameling met

zorg — ook met het oog op het bestaan van meerdere ondersoorten per soort — dient te geschieden.

3. Verder kan hierbij aansluiten een meer algemeen onderzoek naar de hydrochorie van de onkruiden, die van belang zijn voor de N.O.-polder, in het bijzonder naar het diasporenvervoer door het IJsselwater en andere op de N.O.-polder loozende watergangen.

4. Naast dit physiologisch en verspreidingsbiologisch onderzoek dienen oevers en omgeving van den IJssel en andere op de N.O.-polder loozende watergangen, het kustgebied (5 à 10 km breed) van de N.O.-polder en de eilanden Urk en Schokland nagegaan te worden op het voorkomen van diverse te vreezen soorten; zoo noodig sociologisch opgenomen en vooral de haarden de extreme windverspreiders *(riet)* in kaart te worden gebracht, zoodat een juiste beoordeeling over de situatie wordt verkregen. De diverse publicaties van de Zuiderzee Commissie der Nederlandsche Botanische Vereeniging geven reeds de eerste aanknoopingspunten.

Ten aanzien van de *preventieve en directe bestrijding* van de onkruidontwikkeling in de N.O.-polder kan men de volgende twee standpunten innemen.

1. principieel alle ontwikkeling der wilde vegetatie tegenhouden,

2. een aantal minder gevaarlijke onkruiden weinig of niet bestrijden of haar bestaan zelfs begunstigen b.v. in verband met hare nuttige concurrentie tegenover lastiger onkruiden en andere bruikbare eigenschappen meer.

Deze „beschermende" onkruiden zouden in elk geval dominanten moeten zijn, die het voedsel in zooveel mogelijk rendabele vorm vastleggen; b.v. *Chenopodium rubrum, Atriplex hastatum, Aster Tripolium* en misschien ook *Polygonum lapathifolium* en *P. Persicaria.* Men zou misschien best kunnen overgaan tot het stichten van haarden van de *zeeaster* bij Urk en Schokland en direct op het droogvallende land. Er is namelijk weinig reden om aan te nemen dat de *zeeaster* in de zwak zilte N.O.-polder niet zeer goed zou kunnen groeien. Bovendien zou zij nog haar nut kunnen hebben als honingproducent. Het zaad dient men dan echter te verzamelen van de brakwaterondersoort, bijvoorbeeld van de meest brakke deelen van de Dollard.

De concurrentiekracht van deze soorten, vooral tegenover Gramineeën en wortelstokonkruiden, dient men, zooals reeds eerder is gezegd, niet bijzonder hoog aan te slaan. Een onkruid als *kruiskruid*

daarentegen zal wel vaak het onderspit moeten delven, hetgeen voor de N.O.-polder, wiens bodem vermoedelijk rijker aan stikstof zal zijn dan die van de Wieringermeer, juist van belang kan geacht worden.

De nuttige concurrentie dezer soorten kan m.i. echter moeilijk het eenige motief zijn om af te wijken van het in elk geval meer zekere „tegenhouden van alle wilde vegetatie", indien dit al mogelijk ware. In dit laatste geval trekt men landbouwkundig zeker direct profijt van de opgehoopte stikstof, die nu niet door de onkruiden wordt weggenomen.

De kwaadaardige onkruiden zal men in elk geval dienen te weren, en in dit verband is het van belang nogmaals enkele feiten uit de Wieringermeer naar voren te brengen.

1. Aanvankelijk spaarzame vestiging kan na één of twee jaar reeds een zeer dichte begroeiing tot gevolg hebben bij de naar overheersching strevende zaadonkruiden. Als voorbeeld diene, dat voor een dergelijke dichte begroeiïng voor *Chenopodium rubrum* of *Atriplex hastatum* in extreme gevallen een aanvankelijke vestiging van één plant per 400 m² voldoende is.

2. Betrekkelijk kleine haarden van extreme windverspreiders kunnen bij zaadonkruiden aanleiding zijn tot snelle overheersching dezer soorten over zeer groote oppervlakten, zooals b.v. de *zee-aster* in de Wieringermeer. Echter is de afstand waarover de wind de zaden draagt ook bij deze soorten nog *vrij gering*. Bij *Aster* in verband met de heerschende winden in de Wieringermeer gemiddeld 5 à 6 km, bij *Phragmites* eenige km meer, bij *Senecio vulgaris* eenige km minder. Dit is van belang bij de beoordeeling van de anemochoren-haarden rond de N.O.-polder.

3. De ontwikkeling der „wortelonkruiden" verloopt in de eerste jaren traag doch is eenige jaren later veel ernstiger dan aanvankelijk verwacht werd.

Uit punt 1 volgt, dat bestrijding der zaad-onkruiden moeilijk is. Ver doorgevoerde voorjaars- en zomerbraak of inzaai der plaatsen, waar de meeste onkruidgroei verwacht kan worden met grondverbeterende gewassen: mengsels van *Leguminosae* en grassen — niet met het doel te oogsten — zijn wel de meest directe, doeltreffende bestrijdingsmiddelen. Misschien zou beweiding van ijle vegetaties door schapen doelmatig zijn. Vooral de kanaaloevers van eerst laat te begreppelen terreinen zouden ingezaaid moeten worden met het oog op de bestrijding van de vele soorten, die door het kanaalwater vervoerd worden.

Voorkomen van de eerste vestiging van de zaadonkruiden zal

vrijwel onmogelijk zijn, daar de zaadaanvoer voornamelijk door het water zal geschied zijn en het zaad dus bij droogvallen reeds op den zeebodem ligt., Wel zou men kunnen trachten door de dijkaanleg bij Urk en Schokland vroegtijdig voor de nazomer uit te voeren, het IJsselwater zoo veel mogelijk naar het Westen af te voeren. Verder zal men overal, waar de nieuwe polder direct aan oud land grenst, zoo spoedig mogelijk een diepe greppel moeten graven, opdat haardprojectie van planten, die door het regenwater worden verspreid, wordt tegengegaan.

In de polder zelf kan de verdere verspreiding der eens gevestigde soorten — vooral van de weinig doelmatig ingerichte anemochoren — wel zoo veel mogelijk tegengehouden worden door tijdige verkaveling en begreppeling en een rijk kanalennet, waardoor de verspreiding van de zaden door het regenwater aan banden wordt gelegd.

Bij het toepassen der braak dient men er bij diverse voorjaarsrijpers zooals *Senecio vulgaris*, *Sonchus asper*, *S. oleraceus* en ook *Poa annua* rekening mee te houden, dat het eerste ploegen liefst reeds vòòr de eerste fructificatieperiode in het voorjaar dient te vallen. Extensieve braak (één maal ploegen of schijveneggen) bevordert daarbij m.i. deze soorten meer dan dat zij ze bestrijdt.

Uit punt 2 volgt, dat men trachten kan de vestiging der windverspreiders zoo veel mogelijk te vermijden door de zaadhaarden dezer soorten in de omgeving van de nieuwe polder zoo veel mogelijk vòòr de rijping te vernietigen. De afstand, waarbinnen deze bestrijding buiten de grenzen van den nieuwen polder zou moeten worden uitgevoerd, kan betrekkelijk klein zijn; 10 km zal al ruim voldoende zijn. Het zijn dus voornamelijk de *riet*-velden welke hiervoor in aanmerking komen. De *riet*-velden aan de IJsselmonding liggen reeds een 5 à 8 km van de Z.W.-punt van de polder verwijderd, dus reeds op vrij ongevaarlijke afstand. Anders is het met die op Urk en Schokland. In de twee jaren vòòr en de twee jaren nà het droogvallen (na twee jaar is de ontwateringstoestand wel zoo ver gevorderd dat het kiemen van rietplanten sterk bemoeilijkt wordt) zouden deze velden in het najaar vòòr het afrijpen gemaaid dienen te worden Op Schokland en Urk dient deze bestrijding in elk geval scherp doorgevoerd te worden; op plaatsen op grooter afstand dan 5 Km van de N.O.-polderdijk kan de bestrijding minder intensief geschieden.

Punt 3 wijst op de noodzaak de wortelstok- en uitlooper-onkruiden direct te bestrijden. Dit zou m.i. best doelmatig en economisch

verricht kunnen worden door ploegen arbeiders, die direct in het eerste jaar van droogvallen de kavels afzoeken op kiemplanten van *Phragmites communis, Cirsium arvense, Tussilago Farfara, Sonchus arvensis, Epilobium angustifolium* en andere lastige wortelstok- en uitlooper-onkruiden. De kiemplanten van riet, dat in het voorjaar kiemt, dringen in de eerste maanden slechts weinig in de grond en kunnen eenvoudig geraapt worden en eventueel gebruikt voor kanaalbeschoeiingen; de andere onkruiden zullen doelmatig bestreden kunnen worden met oplossingen van 5—15% $NaClO_3$, waarvan 1 Liter per m^2 wordt aangebracht, eventueel door middel van draagbare spuiten. De concentratie kan sterk zijn; 5% $NaClO_3$ spoelt reeds in één winter uit. Vooronderzoek zal eventueel doeltreffender giften kunnen aanwijzen.

De wandelingen der onkruidzoekers zullen hoofdzakelijk in de voorzomer plaats moeten vinden en in de nazomer nog eens herhaald dienen te worden om afdoende resultaten te verkrijgen.

Ten slotte dient nog de niet te onderschatten aanvoer van onkruid-zaden door menschen gememoreerd te worden. In de Wieringermeer werden in de loop der jaren 93 soorten alleen door de menschen naar binnen gebracht; in totaal, daarbij de soorten betrekkend die ook door de andere verspreidingsagentia aangevoerd werden, dus veel meer. Het kan aanbeveling verdienen maatregelen te nemen deze aanvoer door de grondwerkers en andere arbeiders, zij het ook moeilijk uitvoerbaar, zooveel mogelijk te beperken.

SAMENVATTING DER RESULTATEN.

Deze verhandeling over de spontane vegetatie van de Wieringermeerpolder is uit den aard der zaak verdeeld over diverse uiteenloopende onderwerpen, daar getracht is alle op de voorgrond tredende vegetatie-reacties zoo goed mogelijk vast te leggen.

Eenige korte aanteekeningen werden over de vegetatie van de zeebodem gegeven, namelijk over *Zostera*, mosselbanken, enz. Helaas is dit unieke onderzoekingsobject door de Nederlandsche bioloog verwaarloosd.

De drooggevallen zeebodem geraakte begroeid door een dun wierviltje, bestaande uit blauwwieren en kiezelwieren, behalve op de plaatsen, waar kluiten greppelgrond uit de voor de detailontwatering gegraven greppels op het bodemoppervlak lagen. Dergelijke wierviltjes vindt men ook op schor en slik, doch vooral in zilte duinpannen. In de kwelstrook langs de dijk Medemblik—

Den Oever, voorts in de plassen rondom de tallooze zoete wellen in de Noordoostelijke sector van de polder ontwikkelde zich een prachtig groenwieren-gezelschap van voornamelijk *Enteromorpha*- en *Vaucheria*-soorten, waartusschen zwavel- en purperbacterieën. Deze wiervelden waren geliefkoosde verblijfplaatsen van watervogels.

Veel onderzoek werd besteed aan de migratie der plantengroei naar het nieuwland, de vestiging en verdere voor de nieuwlandbegroeiing karakteristieke processen, zooals de projectie van uitgestrekte populaties *(Aster Tripolium)* vanuit haarden op het kustgebied, en de aggregatie van zaailingen rondom moederplanten. Hoewel de Zuiderzeepolders als verspreidingsbiologische objecten aan waarde verliezen door de werkzaamheid van het omnipotente agens „water", hebben zij toch uit het oogpunt van de *verspreidingsbiologie* een groote waarde. Het onderzoek in de Wieringermeerpolder leidde tot de volgende opvattingen. Het agens *water*, in ons geval zeewater, is een zeer werkzaam verspreidingsagens. Verspreidingseenheden van allerhande soorten, met spuiwater in de Wieringermeer beland of vanaf de dijken en het achterland in zee gewaaid, zijn door het zeewater tot achter in de polder vervoerd. De zeebodem was dus bij het droogvallen niet maagdelijk, hoewel de cumulatie van verspreidingseenheden op de zeebodem wel selectief zal hebben plaats gehad.

Regenwater speelt bij de detailverspreiding een zeer belangrijke rol, vooral op de vlakke, onbegreppelde bodem. Het effect van het agens *wind* is alleen groot bij extreme anemochoren, zooals *Aster Tripolium, Senecio vulgaris, Phragmites communis.* Hij werkt sociale ontplooiing dezer soorten in de hand, waarvan de groote *zeeaster-* en *kruiskruid*populaties in de Wieringermeer getuigen. De haardprojecties en zaailingaggregaten gaven hierin een helder inzicht. Het aandeel extreme anemochoren onder de sterk frequente en sociale soorten was veel grooter dan dat over het totaal aantal soorten gerekend. De plantengroei in 1930 en 1931 kenmerkte zich door het optreden van een aantal *steppenruiters*, vooral onder de *Chenopodiaceae.* Hoewel de vogels van af het droogvallen in de polder aanwezig waren, groote vogelkolonies ontstonden, een sterk zomer- en winterbezoek van watervogels plaats vond en de wintertrek van kleine zangvogels soms op de polder geconcentreerd scheen, was toch de begroeiing, waaruit de verspreiding door vogels duidelijk naar voren kwam, beperkt. Zij bleek namelijk uit de Phragmitionplanten op de zoete wellen en in de kwelstrook, op schelp- en zandbanken, terwijl op deze laatste standplaatsen ook diverse duinplanten voorkwamen, welke op een vogelbezoek vanuit de

duinen wijzen. De verspreiding door *menschelijke werkzaamheid* is niet te onderschatten. Ik vervoerde onbewust op 11 wandelingen ongeveer 2000 verspreidingseenheden van 57 soorten aan schoenen en kleeren. Voorts kwamen langs wegen, kanalen, op ingezaaide akkers, en dergelijke terreinen waar veel door de mensch gewerkt is, 93 soorten voor, die elders in de polder ontbraken.

Tot 1934 waren, behalve deze soorten 261 soorten genoteerd, welke de polder langs natuurlijke weg bereikt hebben. Evenwel ontbraken er nog 221 soorten uit het omland. Van deze kwam een groot deel in het omland slechts sporadisch voor, terwijl een ander gedeelte tot de niet effectieve verspreiders behoorde. Van een aantal moet het ontbreken in de Wieringermeer, waarvan de bodem aanvankelijk 20 gram NaCl per liter bodemvocht bevatte, verklaard worden door de selectie der standplaatsfactoren in de Wieringermeer. Dat andere factoren dan het zout hierbij een rol gespeeld hebben, blijkt uit het ontbreken en sporadisch voorkomen van diverse halophyten in de Wieringermeer. Van de 261 natuurlijk verspreide soorten in de Wieringermeer, konden zich slechts een 50-tal sociaal ontplooien en van deze slechts een klein aantal dominant, heerschend over grootte oppervlakten. Dit waren *Aster Tripolium, Atriplex hastatum, A. littorale, Suaeda maritima, Senecio vulgaris* en *Poa annua.* De groep der meer sociaal optredende soorten kenmerkt zich door enkele karakteristieken. Bijvoorbeeld is het aantal éénjarige soorten en tweejarige, overwinterende soorten aanvankelijk hoog en stijgt met de jaren het aantal Hemikryptophyten en vooral Geophyten. Voorts is het aantal zelfbestuivers onder de zich niet vegetatief voortplantende, sociale soorten zeer hoog, namelijk 81.6%, het aantal windbestuivers is betrekkelijk hoog, 42.1%, terwijl het aantal insectenbestuivers onder soorten laag is en wel 18%.

De soorten uit de polder stammen grootendeels uit nitrophiele associaties, zoowel van de schor als van glykische standplaats. Van de schorreplanten voerden de vloedmerkplanten de scepter in de polder, terwijl ook de soorten van het *Puccinellia distans-Spergularia salina* gezelschap hier sociaal werden; de glykyphieten zijn meerendeels onkruiden. Van de lage en middelhooge schor hebben zich dus de meeste soorten bijna of in het geheel niet in de polder doen gelden; wel de soorten uit de *Arrhenaterion*-gezelschappen van het vrijwel glykische hooge schor, welke echter pas na eenige jaren in de polder van sociale beteekenis werden. (Schema I). Verder trof men vrij veel *Phragmition* planten, vooral op de zoete wellen en in de kwelstrook aan, waar zij ook tot zeer vitale ontwikkeling kwamen.

Dominantie was het meest kenmerkende verschijnsel van deze pioniervegetaties, ook toen de vegetatie per oppervlakte-eenheid met de jaren gecompliceerder werd. Om deze reden is de vegetatie volgens de Noordsche sociologische methode onderzocht; de successie is weergegeven in Schema I; terwijl in Tabel XII van enkele pioniergezelschappen constantiewaarden worden gegeven. Ook werden soorten-areaalcurven en frequentiecurven van de plantengroei opgesteld.

De soorten-areaalcurve volgt, uitgezonderd die van de zeer zilte plekken, welke een verzadigingscurve oplevert, de formule van A r r h e n i u s; de frequentiecurven, op welke wijze ook opgesteld, leverden steeds een curve met één maximum bij de sporadische soorten; uitgezonderd enkele vroeg ontzilte plekken, welke een tweede top bij de hoog frequente soorten opleverde. In deze laatste gevallen zijn door het vroeg ontzilten minder diasporen door het zeezout weggeselecteerd. De vegetatie was, naarmate de standplaats later ontzilte, dan ook per oppervlakte-eenheid soortenarmer. De ontziltingstoestand van het milieu laat zich met de generische coëfficient van de plantengroei vervolgen; naarmate het milieu minder zilt is, daalt namelijk deze coëfficient.

Het wegselecteeren door het milieu vindt voornamelijk in het kiemplanten-stadium der plantensoorten plaats. De éénjarige, dominante halophyten, *Aster Tripolium*, *Suaeda maritima*, *Salicornia herbacea*, *Atriplex littorale* en *A. hastatum* zijn alle als kiemplant meer of minder hygrophyt, zij verdrogen dus vrij gemakkelijk op standplaatsen, waar *Senecio vulgaris* en *Poa annua* nog goed tot ontwikkeling komen; zulks in tegenstelling met *Puccinellia distans* en *Spergularia salina*, die zich in deze omstandigheden goed handhaven. De éénjarige halophyten kwamen dan ook op droge, snel ontzilte terreinen zelden tot gezelschapsvorming. De kiemplanten van *Spergularia salina*, *Puccinellia distans*, *Salicornia herbacea* en *Suaeda maritima* kunnen hooge zoutconcentraties verdragen; de maxima van *Aster Tripolium* en de beide genoemde *Atriplex* spec. liggen aanmerkelijk lager; kiemplanten van glykyphyten werden te velde zelden bij hoogere NaCl-concentraties van het bodemvocht dan 1% aangetroffen. Een inzicht geven de curven I uit Fig. 8. Een der meest selecteerende factoren is de concurrentie. Zelfs bij qua oekotype en levensvorm dicht bijeenstaande soorten, zooals *strandmelde* en *zeeaster*, staat de selecteerende werking van de concurrentie op voor beide zeer geschikte standplaats gelijk aan de werking van een extreem oekologische factor. Binnen de individuen van een soort is de concurrentie steeds minder uitsluitend dan tusschen soorten onderling.

Een groot aantal analyses van standplaatsen gaf een inzicht in de reactie van de belangrijkste halophyten en glykyphyten op de zoutconcentratie van het bodemvocht. De variatiecurven in Fig. 8 geven de samenhang tusschen het voorkomen, de gemiddelde en maximale bedekkingsgraad van hun enkelvoudige gezelschappen en de zoutconcentratie van het bodemvocht in de bodemlagen van 0—10 en 10—25 cm. Opvallend is hierbij de rechte evenredigheid van de bedekkingsgraad van het *Senecio vulgaris* gezelschap met de zoutconcentratie. Voorts is aan de hand van analyses en vergelijkingen voor een aantal andere soorten de graad der zouttolerantie schematisch aangegeven (Schema II); echter betrekking hebbende op de populatie in de Wieringermeer, waar selectie op oekologisch type kan hebben plaats gehad, terwijl ook specifieke veranderingen van het milieu het gedrag dezer soorten — betrekkelijk hooge zouttolerantie — kan hebben beinvloed. Hoewel dus diverse glykyphyten nog bij vrij hooge zoutconcentraties werden aangetroffen, is hun sociale ontplooiing slechts mogelijk in vrijwel glykisch milieu.

De voedingsfactor N heeft in de Wieringermeer in de vegetatie een groote rol gespeeld. De eigenlijke pioniers waren zeer weelderig, daar hun, de als gevolg van de natuurlijke braak, vóór de eerste vestiging van hoogere planten in de bodem min of meer opgehoopte gemakkelijk opneembare stikstof, ter beschikking stond. Dit kwam neer op een beconcurreeren van het nageslacht, hetwelk mede als gevolg van de humus armoede der Wieringermeerbodem, steeds zeer in vitaliteit verschilde met de eerstejaars begroeiing.

Misschien zal het ontbreken en sporadisch voorkomen van diverse halophyten in de Wieringermeerpolder ook met de factor N in verband te brengen zijn. Overigens spreekt de nitrophiele geaardheid van de polderbegroeiing uit het feit dat het meerendeel der belangrijkste soorten stamt uit meer of minder nitrophiele gezelschappen, zoowel die van de schor als van glykische standplaats. Dit geldt ook voor de *mossen.* Men zou kunnen spreken van een hand in hand gaan van nitrophilie en zouttolerantie in de Wieringermeer bij diverse soorten, een betrekking, die zeker de moeite waard is nader physiologisch te onderzoeken.

Musci en *Hepaticae,* hoewel extreme anemochoren, werden eerst na de sterke, ontziltende regenval in de herfst van 1932, gezelschapsvormend en toen bijna sprongsgewijs over groote oppervlakten. Het gesloten gezelschap ontwikkelt zich echter eerst op vrijwel ontzilte grond. De diverse soorten vertoonen nog verschil in zouttolerantie. Zoo is *Funaria hygrometrica* zouttoleranter dan *Barbula unguiculata* en deze weer zouttoleranter dan *Bryum argenteum.* De *Fungi* werden eerst in de herfst 1933 min of meer belangrijk;

zij zijn nog halophober dan de mossen, afgezien van enkele *Discomyceten,* (waaronder één nieuw voor Nederland), die zeer zouttolerant bleken te zijn.

In het hoofdstuk over de fauna van de Wieringermeer is in kort bestek weergegeven, wat er over bekend was.

Vermeldenswaard zijn de ups en downs in het massale voorkomen van enkele insecten, hetgeen een kenmerkend verschijnsel voor nieuwlandvegetaties is.

De nieuwlandbegroeiingen zijn voor de systematicus interessant, omdat de dominanten, als gevolg van het aanvankelijk ontbreken van concurrentie een prachtige ontplooiing hunner polymorfie ten toon spreiden. In de Wieringermeer is van deze gelegenheid gebruik gemaakt om een bewerking van de polymorfie van *Salicornia herbacea* te geven.

Het directe practische nut van dit onderzoek, dat in de eerste plaats moet worden gezien als de beschrijving van de geschiedenis van een voor Nederland typisch verschijnsel, namelijk de begroeiing van een nieuwe polder, was vrij gering. De weelderige, snelle ontwikkeling van de natuurlijke begroeiing, die in drie jaren tijds van de geheele polder beslag genomen had, was bij de vrij extensieve in cultuurbrenging een hinderlijke noot. Voorts bleek het practisch niet goed mogelijk te zijn, om aan de hand van de plantengroei voorspellingen te doen over de bodemgesteldheid, afgezien van extreme gevallen. De dominante halophyten kwamen van glykische tot zoute standplaats voor, ook als gezelschap. De glykyphyten weerspiegelden de zoutconcentraties ter plaatse wel is waar zeer goed, vooral de mossen en *Senecio vulgaris,* terwijl de laatste door zijn anemochorie en 4 generaties per jaar zelfs een uitstekende aanwijsplant was. De verspreiding van de diverse soorten was echter aanvankelijk zoo gering en onregelmatig, dat voorspellingen alleen tot kleinere terreinen beperkt moesten blijven, waar men zeker wist, dat voldoende zaadstrooiing had plaats gehad om ontwikkeling van een gesloten gezelschap mogelijk te maken. Het practische nut van het onderzoek moet echter vooral worden gezien in verband met de N.O.-polder, bij het onder oogen zien van de vraag of men hier wel dan zoo min mogelijk onkruidbegroeiing zal toelaten. Aanwijzingen omtrent vooronderzoek, suggesties over te verwachten begroeiing, preventieve en directe bestrijding, in het bijzonder met het oog op riet en andere wortelonkruiden, konden aan de hand van de ervaring in de Wieringermeer worden gegeven.

LITERATUURLIJST.

Adriani, M. J.: Recherches sur la Synécologie de quelques Associations halophyles méditerranéennes. Montpellier, 1934.

Allorge, Pierre: Les associations végétales du Vexin français. Nemours, 1922.

Arrhenius: Oekologische Studien in den Stockholmer Schären.

Ascherson & Graebner: Synopsis der Mitteleuropäischen Flora. V

Baas Becking, L. G. M.: Geobiologie of inleiding tot de milieukunde. Den Haag, 1934.

—— The Zuiderzee, its past, present and future. Leiden, 1936.

Backer, C. A.: The Problem of Krakatao as seen by botanists. Den Haag, 1929.

Bavendamm, Werner: Die farblosen und roten Schwefelbacteriën des Süz- und Salzwassers. Pflanzenforschung, Heft 2. (uitg. Prof. Dr. R. Kolkwitz) 1924.

Beal: The vitality of Seed. Bot. Gaz. 40, no. 2, 1905.

Beger, Herbert: Praktische Richtlinien der struktuellen Assoziationsforschung im Sinne der von der Zürich-Montpellier-Schule geübten Methode. Handbuch der biologischen Arbeitsmethoden, Abderhalden, 1932.

Berghe, van den: Bijdrage tot de studie der Belgische Kustflora. Dodonea, 1890.

Binger, S.: Die Vegetation einiger 1882—1886 entstandenen Schwedischen Inseln. Englers Bot. Jahrb., Bd. 38, Heft 3, 1906.

Birger, Selim: Der Einflusz des Meerwassers auf die Keimfähigkeit der Samen. Bot. Centralbl. 24, Beih. 2, 1907.

—— Ueber endozoische Samenverbreitung durch Vögel. Svensk Bot. Tidskr, 1907.

Bornemann, Felix: Die wichtigsten landwirtschaftlichen Unkräuter, ihre Lebensgeschichte und Methoden ihrer Bekämpfung. Berlin, 1923.

Braat, W. C.: De Archaeologie van de Wieringermeer. Diss. Leiden, 1932.

Braun Blanquet, Josias: Pflanzensoziologie. Berlin, 1929.

——, Bhamcta, F. und Meier, H.: Zur Frage der „physiologischen" Trockenheit der Salzböden. Ber. Schwed. Bot. Ges., 1931.

——, und Jenny, H.: Vegetationsentwicklung und Bodenbildung in der alpinen Stufe der Centralalpen. Denkschr. d. Schw. Nat. Ges. LXIII. Zürich, 1926.

——, en Pavillard, J.: Vocabulair der Plantensociologie. Vertaald door W. C. de Leeuw. 1930.

Brouwer, W.: Landwirtschaftliche Samenkunde. Neudamm, Weumann 1927.

Buchenau, Franz: Flora der Ostfriesischen Inseln. 1896.

Bijl, J. G.: De verzouting der openbare wateren. „De Ingenieur" no 1, 1930.

—— Het grondwater in Rijnland. 1930.

Chermezon, H.: Aperçu sur la végétation du littoral asturien. Bull. Soc. Linn. de Norm. Sér. 7, III. 1920.

—— Recherches anatomiques sur les plantes littorales. Ann. d. Sciences naturelles Bot. 12, 1910.

Christiansen, W.: Die Auszendeichvegetation von Schleswig-Holstein mit besonderer Berücksichtigung von Föhr. 1927.

—— Die Pflanzenwelt Eiderstedts. 1930.

Clements, F. E.: Plant Succession. Carnegie Inst. Wash. Pub. 242. 1916.
—— Plant Indicators: the relation of plant communities to process and practice. Carnegie Inst. Wash. Pub. 290, 1920.
Collinge, W. E.: Destruction and Dispersal of Weeds Seeds by wild Birds. J. Board Agricult. 1913.
—— Some further Observations on the Dispersal of Weeds Seeds by wild Birds. J. Econ. Biol. 1914.
Commissie tot het instellen van een hernieuwd onderzoek naar de baten, welke van de afsluiting en droogmaking der Zuiderzee mogen worden verwacht: Verslag. Den Haag, 1924.
Commissie voor het Botanisch onderzoek van de Zuiderzee en omgeving: Verslagen en Mededeelingen. No. 1 (1929) en volgende, Ned. Kr. Arch.
Danser, B.: Contribution à la systématique du Polygonum lapathifolium. Rec. des Trav. Bot. Néerl. 18. t. I—III, 1921.
—— Over de beteekenis van de Plantengeografie voor de Phylogenie en de Systematiek. A'dam, 1925.
—— Over het soortsbegrip in de Plant- en Dierkunde. Hand. v. h. 4de Ned. Ind. Natuurw. Congr. Weltevreden, 1927.
—— Ueber die Begriffe Komparium, Kommiskuum, und Konvivium, und über die Entstehungsweise der Konvivien. Den Haag, 1929.
—— Ueber die Nied. Indischen Stachytarpheta-Arten und ihre Bastarde, nebst Betrachtungen über die Begrenzung der Arten im Allgemeinen. Ann. du Jardin Bot. Buitenzorg, 40, 1929.
—— Zur Polymorphie des Polygonum lapathifolium. Ned. Kr. Arch. 1931.
Diels, L.: Stoffwechsel und Struktur der Halophyten. Pringsheims Jahrb. f. Wiss. Bot. 27, 1888.
Dienemann: Petrographie der Alluvialbildungen (Marschenbildungen). Handbuch der vergleichenden Stratographie. Preuss. Geol. Landesanstalt, 1931.
Dieren, J. W. van: De wegen van het plantensociologisch onderzoek in Nederland. Vakbl. v. Biologen. 3, Jaargang 15, 1933.
—— Organogene Dünenbildung. Diss. Den Haag, 1934.
Dingler, H.: Die Bewegung der pflanzlichen Flugorgane. München. 1889.
Drude, Oskar: Pflanzengeographische Oekologie. uit: Handb. der biol. Arb. Meth. Abderhalden, 1932.
Duval-Jouve, M.: Des Salicornia de l'Hérault. Observations anatomiques et morphologiques. Bull de la Soc. Bot. de France, 15. 1868.
Ecklund, O.: Versuche über das Keimungs- und Schwimmvermögen einiger Samen und Früchte im Ostseewasser. Mém. Soc. Fauna et Flora Fennica 2-13, 1927.
Ewarts, A. J.: Proceedings Roy. Soc. Victoria Melbourne, 1908.
Eijk, M. van: Versuche über den Einflusz der Nährlosung auf die Entwicklung von Salicornia herbacea und auf die Zusammensetzung der Salzen im Zellinnern dieser Pflanze. A'dam, 1934.
Feekes, W.: Snelle veranderingen in vitaliteit van pionierplantengezelschappen op maagdelijken bodem en de oorzaken daarvan. Ned. Kr. Arch., 1935.
Fitting, Hans: Aufgaben und Ziele einer vergleichenden Physiologie auf geographischer Grundlage. Jena, 1921.
—— Die Oekologische Morphologie im Lichte neuerer physiologischer und pflanzengeographischer Forschungen. Jena, 1926.
Florschütz, F.: Résumé van de op 29 Juli 1933 voor de Sub-commissie van Advies voor den Proefpolder bij Andijk gehouden lezing over

Veenonderzoek in het algemeen en dat van de Wieringermeer in het bijzonder. Ongepubl. inleiding voor de Comm. Lovink, 1933.
Frey, Albert: Anwendung Graphischer Methoden in der Pflanzensoziologie. uit: Handb. der biol. Arb. Meth., Abderhalden, 1932.
Furrer, Ernst: Begriff und System der Pflanzensukzession. Vierteljahrsschr. Naturf. Ges. Zürich, 1922.
—— Vegetationsstudien im Bormiesischen. Idem, 1914.
Gams, H.: Prinzipienfragen der Vegetationsforschung. Vierteljahrsschr. Naturf. Ges. Zürich, 1918.
—— Die Stellung der Waldtypen im Vegetationssystem. Hannover, 1934.
Geiger, Rudolf: Das Klima der bodennahen Luftschicht, Braunschweig 1927.
—— Mikroklima und Pflanzenklima. Idem, 1930.
Goedewaagen, M. A. J.: De invloed van de nitraatconcentratie der voedingsoplossing op de groei van tarweplanten, Diss. Utrecht, 1933.
Goor, A. J. C. van: Het Zeegras (Zostera marina) en zijn beteekenis voor het leven der visschen, 1919.
—— Die Zostera-assoziation des holländischen Wattenmeeres. Rec. des Trav. Bot. Néerl. 18, 1922.
—— Holländische Meeresalgen, 1923.
Guppy, H. B.: Observations of a Naturalist on the Pacific. 1906.
—— Plants, Seeds, and Currents in the West Indies and Azores. 1907.
—— The Thames as an Agent for Plant Dispersal. Journ. Linn. Soc. XXIX.
Guttenberg, von: Die Bewegungsgewebe. uit: Handbuch der Pflanzenanatomie, Linsbauer, K. Berlin, 1926.
Hagedoorn, A. L. en A. C. Vorstheuvel La Brand. The relative value of the processes causing evolution. 1921.
Halket, A.: The Effect of Salt on the Growth of Salicornia. Annals of Bot. 29, 1915.
Hecht, F.: Der Verbleib der organischen Substanz der Tiere bei meerischer Einbettung. Senkenbergiana, 15, 1933.
Heintze, A.: Om epizoisk Fröspriduing. Fauna o. Flora, 1912.
—— Om synzoisk Fröspriduing genom faglar. Svensk Bot. Tidskr. IX, 1915.
—— Om endozoisk Fröspriduing genom traskar och andra sangfaglar. Idem, X, 1916.
—— Om endo- och synzoisk Fröspriduing genom eurpaiska krakfaglar. Bot. Not. Stockholm, 1917.
Henslow, G.: Remarkable Instances of Plant Dispersion. Journ. Roy. Hort. Soc. XXXV, 1910.
Herzog, L.: Geografie der Moose. Jena, 1926.
Hildebrand, F.: Die Verbreitungsmittel der Pflanzen. Leipzig, 1873.
Hissink, D. J.: De bodemkundige gesteldheid van den Andijker proefpolder in het jaar 1927—1928. Mededeeling no 1 van de Commissie van Advies Dr. Lovink.
—— De bodemkundige gesteldheid van den toekomstigen Wieringerpolder volgens boringen in het jaar 1927. Idem.
Hocquette, M.: Etude sur la végétation et la Flore du littoral de la Mer du Nord de Nieuport à Sangatte. 1927.
Huth, E.: Die Verbreitung der Pflanzen durch die Exkremente der Tiere. Slg. Naturw. Vortr. 3, 1. Berlin, 1889.
Iljin, W. S.: Physiologischer Pflanzenschutz gegen schädliche Wirkungen von Salzen. Biochem. Zeitschr. 132, 1922.
—— Anpassung der Halophyten an konzentrierte Salzlösungen. Planta, 1932.

Zesde Internationaal Botanisch Congres: Proceedings. Vol. I en II. Leiden, 1935, 1936.
Jaccard, Paul: Die statistisch-floristische Methode als Grundlage der Pflanzensoziologie. uit: Handb. der biol. Arbeitsmeth., Abderhalden, 1932.
Jager, H. de: Ziekteverschijnselen van enkele cultuurgewassen als gevolg van de inwerking van keukenzout. Diss. Utrecht, 1933.
Jeswiet, J.: Die Entwicklungsgeschichte der holländischen Dünen. Beih. z. Bot. Centralbl., 1933.
—— Eine Einteilung der Pflanzen der niederländischen Küstendünen in ökologischen Gruppen. Ebenda, 1914.
——, Leeuw, W. C. de en Tüxen, R.: Ueber Waldgesellschaften und Boden-Profile. Ned. Kr. Arch. 1933.
——, en Venema, H. J.: Verslag der excursie onder leiding van Dr. Tüxen gehouden op 30 Sept. '33 op de landgoederen Geerestein, enz. Ned. Boschb. Tijdschr. 1933.
Keller, Boris: Halophyten- und Xerophyten-Studien. Journ. of Ecol. XIII, 2.
—— Die Vegetation auf den Salzböden der Russischen Halbwüsten und Wüsten. Zeitschr. f. Bot. 18, 1925.
Kerner, A.: Pflanzenleben. Leipzig, 1896—1898.
Kinzel: Frost und Licht als beëinflussende Kräfte bei der Samenkeimung. Stuttgart 1913.
—— Idem. Erläuterungen und Ergänzungen zum ersten Buche. Stuttgart, 1915.
—— Idem. Nachtrag II. Stuttgart, 1920.
Kirchner, O. v.: Verbreitungsmittel der Pflanzen. Handwörterbuch der Naturwiss. 1915.
——, Löw, E. und Schröter, C.: Lebensgeschichte der Blütenpflanzen Mitteleuropas. Stuttgart, 1906—1925.
Kleinschmidt, O.: Die Formenkreislehre und das Weltwerden des Lebens. Halle, 1926.
Knuth, Paul: Handbuch der Blütenbiologie. Leipzig, 1898.
Koch, Walo: Die Vegetationseinheiten der Lintebene. Diss. St. Gallen, 1926.
Kolkwitz: Ueber die Standorte der Salzpflanzen. I, II, III, IV. Ber. der Deutsch. Bot. Ges. 35, 1917, '18, '19.
Kolumbe, E.: Die Bedeutung der Pflanzen für die Landgewinnung an der schleswig-holsteinischen Westküste. Die Heimat, 1932.
—— Der Königshafen bei List auf Sylt. Idem, 1929.
—— Die Landgewinnung an den Küsten der Nordsee auf biologischer Grundlage. Der Biologe, 1933.
Korsmo, Emil: Unkräuter im Ackerbau der Neuzeit. Verl. Julius Springer, 1930.
Kozlowska, A.: La variabilité de Festuca ovina L. en rapport avec la succession des associations steppiques du plateau de la petit Pologne. Bull. de l'ac. Pol. des sc. et des lettres. 1925.
Kraus, G.: Boden und Klima auf kleinsten Raum. Jena, 1911.
Kylin, H.: Ueber Begriffsbildung und Statistik in der Pflanzensoziologie. Bot. Not. Lund, 1926.
Langendonck, H. J. van: Inleiding tot de phytosociologische Studie der Schorren. Nat. Wet. Tijdschr. 1931.
—— De vegetatie en oecologie der schorren van Saaftingen. Bot. Jaarb. 23. 1931.

—— La sociologie végétale des schorres du Zwijn et de Philippine. 1933.
Leeuw, W. C. de: Het vegetatie-onderzoek van Nederland. Vakbl. v. biologen.
Libbert, W.: Die Vegetationseinheiten der Neumärkischen Staubeckenlandschaft. Verh. des Bot. Ver. der Prov. Brandenburg, 1932.
Lüdi, Werner: Die Sukzession der Pflanzenvereine. Mitt. der Nat. Ges. Bern, 1919, 1920.
—— Die Untersuchung und Gliederung der Sukzessionsvorgänge in unserer Vegetation. Verh. Nat. Ges. Basel, 1923.
—— Der Assoziationsbegriff in der Pflanzensoziologie. Bibl. Bot. Heft 96, 1928.
—— Die Methoden der Sukzessionsforschung in der Pflanzensoziologie. Handb. der Biol. Arbeitsmeth. Abderhalden, 1932.
Lundegardt, H.: Klima und Boden in ihrer Wirkung auf das Pflanzenleben. Jena, 1925.
Malcuit, G.: Contributions à l' étude phytosociologique des Vosges méridionales Saônoises, Caen, 1929.
—— Les associations végétales de la vallée de la Lanterne. Arch, de Bot. 1929.
Massart, J.: Sur le littoral Belge. Bull. de la Soc. Roy. de Bot. de Belg. 1902.
—— Essai de geographie botanique des districts littoraux et alluviaux de la Belgique. Rec. de l'Inst. Bot. Léo Errera. 1907.
Marsh, A. S.: The maritime ecologie of Holme, next the Sea, Norfolk. Journ. of Ecol. II, 2. 1915.
Massink, A. and L. G. M. Baas Becking: On the changes in the composition of natural waters, 1934.
Med. v. d. Com. v. Advies omtr. d. Landbouwt. Aang. betr. d. Proefpolder nabij Andijk. I. Rapporten m. betr. t. d. bodemgest. v. d. Wieringermeer e. v. d. Andijker Proefpolder, Alg. Landsdr. 1929.
II. Rapporten m. betr. t. d. ond. i. d. Andijker Proefpolder, ged. d. eerste vier cultuurj. Idem, 1932.
Meyer Drees, E.: De bosvegetatie van de Achterhoek en enkele aangrenzende gebieden. Diss. Wageningen 1936.
Montfort, C.: Oekologische Studien über Keimung von Halophyten. Jahrb. f. Wiss. Bot. Bd. 66, 1927.
—— Physiologische und pflanzengeographische Seesalzwirkungen I. Idem, Bd. 65, 1926.
—— Ueber Halobiose und ihre Abstufung. Flora 121, Heft 3, 1927.
—— und Brandrupp, W.: Physiologische und pflanzengeographische Seesalzwirkungen II, III. Jahrb. f. Wiss. Bot. 1927, 1928.
Mortier, B. du: Bouquet du Littoral Belge. Bull. Soc. Bot. Belg., 1868.
Moss: Journal of Bot. I. L, 1911—'12, pag. 94 en 177.
Müller, Paul: Pflanzenverbreitung durch Tiere. Garbe, Heft 18, 1932.
—— Verbreitungsbiologie der Garigueflora. Montpellier, 1933.
Murbeck, Sv.: Beiträge zur Biologie der Wüstenpflanzen. 1-2. Lund, 1919—'20.
Nienburg, W.: Zur Oekologie der Flora des Wattenmeeres. Teil 1. Der Königshafen auf Sylt. Wiss. Meeresunters., abt. Kiel, 1927.
—— und Kolumbe, E.: Teil 2. Das Neufelder Watt im Elbmündungsgebiet. Idem, 1931.
Nitzschke: Die Halophyten im Marschgebiet der Jade. Jena, 1921—'22.
Nobbe, Friedrich: Handbuch der Samenkunde. Berlin, 1876.

Nordhagen, R.: Die Vegetation und Flora des Sylenengebietes. I. Die Vegetation. Skrift. utg. av Det Norske Videnskaps -Akad. i Oslo, I. Matem.-Naturvid. Klasse, 1927, Oslo.
—— Versuch einer neuen Einteilung der subalpinen-alpinen Vegetation Norwegens. Bergen, 1936.
Ohlendorf, A.: Beiträge zur Anatomie der Früchte und Samen einheimischer Wasser- und Sumpfpflanzen. Diss. Erlangen 1907.
Oliver, F. W.: The bouche d'Erquy in 1906. New Phyt. 5. 1906.
Oltmanns, Friedrich: Morphologie und Biologie der Algen. 2e Auflage.
Polak, B.: Pollen- und Torfanalytische Untersuchungen von Kuenftigen Nord-oestlichem Polder der Zuidersee. Rec. des Trav. Bot. Néerl., 1936.
Poma, G.: L'influence de la salinité de l'eau sur la germination et la croissance des plantes halophytes. Bull. Acad. R. de Belg. Cl. d. Sc. 5 Sér. Bd. 8, 1922.
Praeger, R. L.: Buoyancy of the Seeds of some Brittannic Plants. Scient. Proc. Roy. Dublin Soc. 1913.
Raunkiaer, C.: Recherches statistiques sur les formations végétales. K. Danske Vid. Selsk. Biol. Medd. 1918.
Redeke, H. C. U. A.: Flora en Fauna der Zuiderzee. Helder, 1922.
Regel, Konstantin: Assoziationen und Assoziationscomplexe der Kola Lappmark. Engl. Bot. Jahrb. 58, 1923.
—— Statistische und Physiognomische Studien an Wiesen. Dorpat, 1931.
—— Zur Klassification der Assoziationen der Sandböden. Leipzig, 1927.
Reusch, B.: Das Prinzip Geograf. Rassenkreise und das Problem der Artbildung. Berlin, 1929.
Ridley, H. N.: The dispersal of Plants throughout the World. 1930.
Rietz, G. E. du: Zur methologischen Grundlage der modernen Pflanzensoziologie. Upsala, 1921.
—— Der Kern der Art- und Assoziationsprobleme. Bot. Not. Lund, 1921 en 1923.
—— Vegetationsforschungen auf assoziations-analytischer Grundlage. uit: Handb. der Biol Arbeitsmeth, Abderhalden. 1932.
——, Fries und Tengwall: Vorschlag zur Nomenklatur der soziologischen Pflanzengeographie. Svensk. Bot. Tidskr. 1918.
——, Fries und Tengwall, und Osvald: Gesetze der Konstitution natürlicher Pflanzengesellschaften. Upsala und Stockholm, 1920.
Romell, L. G.: Sur la règle de distribution des frequences. Svensk. Bot. Tidskr. 1920.
—— Bemerkungen zum Homogenitätsproblem. Idem, 1926.
Scharfetter, Rudolf: Beiträge zur Kenntnis subalpiner Pflanzenformationen. Oesterr. Bot. Zeitschr. 1918.
—— Die Grenzen der Pflanzenvereine. Wien, 1924.
—— Die kartographische Darstellung der Pflanzengesellschaften. Uit: Handb. der Biol. Arbeitsmeth. Abderhalden, 1932.
Scherrer, Max: Soziologische Studien am Molinietum des Limattales. Ber. Zürich. Bot. Ges. 15, Zürich, 1923.
—— Vegetationsstudien im Limattal. Veröff. Geobot. Inst. Rübel, 2e Heft. Zürich, 1925.
Scheygrond, A.: Het Plantendek van de Krimpenerwaard. IV. Diss. Ned. Kr. Arch. 1932.
Schimper, B. F. W.: Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage. Jena, 1898.

Schipper, W. W.: In en om een ondergeloopen Zeeuwsche polder. De zeemelde als grondlegger van een duin. De Lev. Nat. 1931.
Schmidt, W.: Die Verbreitung von Samen und Blütenstaub durch die Luftbewegung. Oesterr. Bot. Zeitschr. 1918—'19.
—— Die Massenaustausch in freier Luft und verwandter Lufterscheinungen. Probleme der kosmischen Physik. VII. Hamburg, 1925.
Schoenichen, W., Biologie der Blütenpflanzen. Biol. Stud. Bücher 2. Berlin, 1924.
Schütte, H.: Unsere Küste in den letzten 3000 Jahren. Heimat u. Welt. Varel, 1930.
Schwickerath, M.: Die Vegetation des Landkreises Aachen und ihre Stellung im nördlichen Westdeutschland. Aachen, 1933.
Sernander, R.: Den Skandinaviska vegetationens spriduingsbiologie. Berlin und Uppsala, 1901.
—— Entwurf einer Monographie der europäischen Myrmekochoren. Uppsala, 1906.
—— Zur Morphologie und Biologie der Diasporen. Uppsala, 1927.
Soest, J. L. van: Botanische Untersuchungen während der Trockenlegung der „Zuidersee". München, 1933.
Spek, Jac. van der: Bijdrage tot de kennis van de zure gronden in het Nederlandsch alluvium. Bodemk. Inst. Groningen, 1934.
Steenhuis: De geologische bouw en de geologische wording van den Wieringermeerpolder. 1929.
Stocker, O.: Beiträge zum Halophytenproblem I und II. Zeitschr. f. Bot. 16 und 17, 1924—'25.
—— Das Halophytenproblem. Ergeb. der Biol. III. 1928.
Tacke: Ueber die Beziehungen zwischen dem Gehalt des Bodens an Kochsalz und dem Pflanzenwuchs. Abh. Naturwiss. Verein, Bremen, 1928.
Thomber, J. J.: Vitality of seeds under water. Aris. Agr. Exp. Sta. Bull. 1909.
Turresson, Göte: The Genotypical response of the plant species to the habitat. Her. Gen. Arkiv 3. Lund, 1922.
—— The species and the variety as ecological units. Idem, 3, 1922.
—— The plant species in relation to habitas and climate. Heriditas 1925.
—— Die Bedeutung der Rassenoekologie für die Systematik und Geographie der Pflanzen. Fedde. Rep. Spec. nov. regni-veg. Beih. Bd. 41. 1926.
Tüxen, R.: Die Grundlagen der Urlandschaftsforschung. Hildesheim, 1931.
—— Klimaxprobleme des nw.-europäischen Festlandes. Ned. Kr. Arch. 1933.
—— Die Pflanzendecke zwischen Hildesheimerwald und Ith. Barner. Hildesheim, 1931.
—— Wald- und Bodenentwicklung in Nordwestdeutschland. Hannover, 1932.
—— Ueber einige Nordwestdeutsche Waldassoziationen von regionaler Verbreitung. Hannover, 1930.
Ulbrich, E.: Biologie der Früchte und Samen. (Karpobiologie). Biol. Studienbücher, 1928.
Vallin, H.: Oekologische Studien über Wald- und Strandvegetation. Lund, 1925.
Venema, G. A.: Nieuwe en eenvoudige verklaring van de veranderingen, die de kusten van ons land langs de zee, de wadden en de zeeboezems en groote stroomen ondergaan. Groningen, 1849.
Vermeer-Louman, G. G.: Pollen-analytisch onderzoek van den Westnederlandschen bodem. Diss. A'dam, 1934.
Verweel, H. J.: Eine potentiometrische pH-Bestimmung im Boden natürlichen Zustandes. Bodenkundliche Forschungen, 1934.

Vierhapper, F.: Zur Kritik und Klärung einiger pflanzengeographischen Begriffe und Bezeichnungen. Idem, 1918.
—— Eine neue Einteilung der Pflanzengesellschaften. Naturw. Wochenschr. 20, 1921.
—— Pflanzensoziologische Studien über Trockenwiesen im Quelgebiet der Mur. Oesterr. Bot. Zeitschr. 74, 1925.
—— Ueber zwei pflanzensoziologische Streitfragen. Verh. Zool. Bot. Ges. Wien, 1925.
Vogler, P.: Ueber die Verbreitung der Schwierischen Alpenpflanzen. Flora, 1901.
Vries, D. M. de: Het Plantendek van de Krimpenerwaard. I. Ned. Kr. Arch. 1925.
—— Het plantendek van de Krimpenerwaard. III. Diss. Utrecht. Idem, 1929.
—— Grondslag van een Ned. plantensociologische naamgeving. Idem, 1931.
—— Plantengezelschappen als kenteeken van het keukenzoutgehalte van den bodem. Handelingen v. h. 13e Ned. Nat.- en Geneesk. Congr. te Wageningen 1933. Idem, 1935.
—— De Rangordemethode. Versl. v. landb. onderz. Groningen, 1932.
—— Werkwijzen, gebruikelijk bij het plantkundig graslandonderzoek aan het Rijkslandbouwproefstation voor Akker- en Weidebouw te Groningen. Voordracht 1935.
——, en Zijlstra, K.: Over het plantkundig graslandonderzoek op vroegeren Zuiderzeebodem. Natuurw. Tijdschr. Gent, 1934.
——, Zijlstra en Feekes, W.: Groningsche en Friesche kwelders en Noordhollandsche schorren. Idem, Gent, 1936.
Wachter, W. H.: Naamlijst der Nederlandsche Bladmossen. Ned. Kr. Arch. 1927.
Walter, H.: Einführung in die allgemeine Pflanzengeographie Deutschlands. Jena, 1927.
Wangerin, Walter: Beobachtung über die Entwicklung der Vegetation in Dünentälern. Ber. der Deutsch. Bot. Ges. 1921.
—— Die Grundfragen der Pflanzensoziologie. Naturwiss. 10, H. 26, 1922.
—— Beiträge zur pflanzensoziologischen Begriffsbildung und Terminologie. Rep. Spec. Nov. Beihefte 36, 1925.
—— Vegetationsstudien im Nordostdeutschen Flachlande. I. Danzig, 1926—'27.
Warming, E.: Lehrbuch der oekologischen Pflanzengeographie, 1896.
—— und Graebner, P.: Eugen Warmings Lehrbuch der oekologischen Pflanzengeographie, 3e Aufl. Berlin, 1914—'18.
Weevers, Th.: Relikte oder Pseudorelikte. Ned. Kr. Arch. 1928.
Wehsarg, Otto: Das Unkraut im Akkerboden. Arb. Deutsch. Landw. Ges. Berlin, 1912.
—— Die Verbreitung und Bekämpfung der Akkerunkräuter in Deutschland. Ebenda. Berlin, 1918.
—— und Ortenburg, Otto: Idem, Band II. Berlin, 1929.
Wittmack, Ludwich: Landwirtschaftliche Samenkunde. Berlin, 1922.
Wohlenberg, Erich: Die grüne Insel in der Eidermündung. Hamburg, 1931.
Yapp, R. H., The Dover salt marshes in 1921. Journ of Ecol. X. Cambridge, 1922.
—— and Johns: The salt marches of the Dover Estuary II. Idem, 1917.
Zuur, A. J.: Over de bodemkundige gesteldheid van de Wieringermeer. 1936.

Bijlage I: Lijst van de tot 1934

Kolom:	I	II	III	IV
Familie's en Soorten	Levensvorm	Verspreidings-type	Onkruid-type	Bestuiving-type
EQUISETACEAE				
Equisetum arvense	2l, G	Zw, z, h, m	a, wr, we, r	
POLYPODIACEAE				
Eupteris aquilina	2l, G	Zw, h		
BETULACEAE				
Betula spec.	h, P	V, z, H		wi
SALICACEAE				
Salix alba	h, P	Zw, z, h, m, vo		i
„ *aurita*	h, P	Zw, z, h, m		i
„ *Capraea*	h, P	Zw, z, h, m		i
„ *cinerea*	h, P	Zw, z, h, m		i
„ *fragilis*	h, P	Zw, z, h, M		i
„ *purpurea*	h, P	Zw, z, h, M		i
„ *repens*	h, P	Zw, z, h		i
„ *triandra*	h, P	Zw, z, h, m		i
„ *viminalis*	h, P	Zw, z, h, m		i
ULMACEAE				
Ulmus campestris	h, P	V, h		wi
URTICACEAE				
Cannabis sativa	⊙, T	v, z, h, M		wi
Humulus Lupulus	2l, H	v, h, M		wi
Urtica dioica	2l, H-G	V, Z, h, m	a, wr, we, r	wi
„ *urens*	⊙, T	v, Z h	a, r	wi
POLYGONACEAE				
Fagopyrum sagittatum	⊙, T	z, h, M		i
Polygonum aviculare	⊙, T	v, Z, h, m	a, wr, we, r	(i), a
„ *Convolvulus*	⊙, T	v, z, h	a, wr, r	i, a
„ *Hydropiper*	⊙, T	v, z, h, m	a, we	a
„ *lapathifolium*	⊙, T	v, z, h, m	a, wr, r	i, a
„ *mite*	⊙, T	v, h, M		a
„ *Persicaria*	⊙, T	v, z, h, m	a, wr, r	i, a
Rumex Acetosa	2l, H	v, z, h, m	wr, we	wi, (i), (g)
„ *Acetosella*	2l, G	V, Z, h, m	a, wr, r	wi, (i), g
„ *conglomeratus*	2l, H	v, h, m		wi, (i), (a), (
„ *crispus*	2l, H	v, z, H, m	a, wr, we, r	wi, (i), (g)
„ *Hydrolapathum*	2l, H	v, H, m		wi, (i), (g)
„ *maritimus*	⊙, T	v, z, H	r	wi, (i), a, (

de Wieringermeer voorkomende soorten.

V	VI	VII				VIII			IX	X
Voorkomen op zilte terreinen buiten de polder	Voorkomen in het omland	Voorkomen in de polder				Vitaliteit	Zaailing aggregaat	Uitlooper aggregaat	Vindplaats	Zoutklasse
		1930	1931	1932	1933					
	ma			3	3	• fol		zw	zb, kr, zd	D
					e	• fol			zb	D
	ma			e		• fol			kb, k	D
	ma	x	eh	eh	eh	• fol	(alle		zb, S, ko, w, zd, k	C-D
	ma		et	et	et	• fol	Salix		zb, S, ko, zd	D
	ma		et	et	et	• fol	spec		zb, S, ko, zd	D
	ma		e	e	e	• fol	op ko		zb, S, ko, zd	D
	ma				e	x fr	x en		ko, zd	D
	ma				e	x fr	fr)		ko, zd	D
			1	1	2	• fol			zb	D
	ma		e	e	e	• fol			zb, S, ko, zd	D
	ma		e	e	e	• fol			zb, S, ko, zd	D
	ve			e		• fol			kb, k	D
	sp				e	• fl			wr, zd	D
	sp			1	e	• fol			wr, zd	D
	ve	x	e	e	e	• fr	Z w	zw	zb, I, wr, zd, k	C
	ve			e	e	• fr	Z w 15		zb, t, zd, k	D
					e	• fr			wr, zd	D
ho	ve	x	d	d,a	d,a	x fr	S t 10		o	B
	ve		eh	eh	et	x fr	Z w		zb, S, t, zd, k	D
	sp			1	e	• fr			ko, zd, k	D
	ve		eh	eh	eh	x fr	ma 10		zb, S, t, wr, zd, k	D
	sp			1	e	• fr			ko, k	D
	ve		et	et	et	x fr	Z w		zb, S, t, wr, zd, k	D
ho	ve	x	et	et	et	x fr	Z w		zb, S, t, wr, zd, k	D
	ve		et	et	eh,a	x fr	Z w	zw 2	zb, S, t, wr, zd	D
	ma			et	et	x fr			zb, ko, wr, zd, k	D
ho	ve	x	eh	eh	eh	x fr	Z w		o	B
	sp		e	e	e	• fr			S, ko, zd, k	D
b	ma	x	eh	et	et	x fr	Z w		zb, S, t, wr, zd, k	C-B

Kolom:	I	II	III	IV
Familie's en Soorten	Levensvorm	Verspreidings-type	Onkruid-type	Bestuivings-type
Rumex obtusifolius	♃, H	v, z, h, m	wr, r	wi, (i), (g)
„ *paluster*	⊙, ⊙⊙, T-H	v, z, h, m		wi, (g)
„ *sanguineus*	♃, H	v, z, h, m		wi, (a), (g)
CHENOPODIACEAE				
Atriplex Babingtonii	⊙, T	v, H		wi, (i), g
„ *hastatum*	⊙, T	v, z, H	a, wr, r	wi, (i), g
„ *littorale*	⊙, T	v, z, H		wi, (i), g
„ *patulum*	⊙, T	v, z, H	a, wr, r	wi, (i), g
Beta vulgaris	⊙, T	v, h, m		wi, (i)
Chenopodium album	⊙, T	v, z, h, m	a, wr, r	wi
„ *glaucum*	⊙, T	V, h, m		wi
„ *polyspermum*	⊙, T	V, z, h	a	wi
„ *rubrum*	⊙, T	V, h	r	wi
„ *serotinum*	⊙, T	v, z, h, m	a, wr, r	wi
Corispermum hyssopifolium	⊙, T	v, h, m		?
Salicornia herbacea	⊙, T	v, z, h		a
Spinacia oleracea	⊙, T	v, z, h, m		wi, (i)
Suaeda maritima	⊙, T	v, z, h		a
CARYOPHYLLACEAE				
Agrostemma Githago	⊙, T	z, Au, M	a	i, (a)
Arenaria serpyllifolia	⊙, ⊙⊙, T-H	V, z, h	a	(i), a
Cerastium caespitosum	⊙, ⊙⊙, ♃, T-H	V, z, h	a, we, wr, r	(i), a
„ *glomeratum*	⊙, ⊙⊙, T-H	V, h	a, wr, r	(i), a
„ *semidecandrum*	⊙, ⊙⊙, T-H	V, z, h	a	(i), a
Coronaria Flos-cuculi	♃, H	V, m	we	i, (a)
Malachium aquaticum	♃, H	z, h, M		i, (a)
Melandrium album	⊙⊙, H	Au, M	a	i
„ *dioicum*	♃, H	Au, M	a	i
Sagina maritima	⊙, T	V		(i), a
„ *procumbens*	♃, H	V		(i), a
Sceleranthus annuus	⊙, T	z, h	a	(i), a
Silene vulgaris	♃, H	v, Au, M		i, (a)
Spergula arvensis	⊙, T	V, z	a	(i), a
Spergularia marginata	♃, H, Ch	V, h		i
„ *rubra*	⊙, ♃, T, H	V	a	(i), a
„ *salina*	⊙, ♃, T, H, Ch	V, h		(i), a
Stellaria media	⊙, ⊙⊙, ♃, T, H	V, z, h	a, wr, r	i, a
RANUNCULACEAE				
Caltha palustris	♃, H	H, M	we	i, (a)
Ranunculus acer	♃, H	z, h	a, wr, we	i, (a)
„ *Flammula*	♃, H	z, h, vo		i, (a)

V	VI	VII				VIII			IX	X
Voorkomen op zilte terreinen buiten de polder	Voorkomen in het omland	Voorkomen in de polder 1930	1931	1932	1933	Vitaliteit	Zaailing aggregaat	Uitlooper aggregaat	Vindplaats	Zoutklasse
	ve		e	et	et	x fr			zb, S, ko, t, wr, zd, k	D
	sp			e	e	x fr			zb, ko, wr, zd, k	D
	sp			e	et	x fr			zb, ko, t, wr, zd, k	D
l	sp		e	e	e	x fr	Ma 50		t, zd, k	A
l	ve	x	b	c	c	x fr	S t 50		o	A
l	ve	x	c	c	c	x fr	S t 50		o	A
l	ve	x	d	b	b	x fr	S t 50		o	B
	ve		e	e	e	x fr			t, k	D
	ve	x	eh	eh	eh	x fr	Z w 20		o	C-B
b	sp	x	et, a	et, a	et	x fr	Ma 50		zb, S, t, wr, zd, k	B
	sp	x	e	e	e	x fr			S, t, k	D
b	sp		d, a	d, a	d	x fr	Ma 50		o	B
	ve	x	eh	eh	eh	x fr	Z w 20		o	C-B
					1	x fr			wr, zd	D
l	ve	x	b	b	b—c	x fr	Ma 30		o	A
	ve		e	e	e	x fr			t, k	C
l	ve	x	c	c	c	x fr	S t 50		o	A
	sp			1	2	x fl			I, zd	D
ho	sp			e	e	x fr	Z w 3		zb, wr	D
ho	ve	x	d	d, a	b	x fr	S t 15		o	B
			et	et	et	x fr	Ma 5		zb, S, zd	C
ho				e		x fr			zb	D
ho	sp			1	e	x fr			zb, I, zd	D
				1	e	• fr			ko, zd	D
					e	x fl			I, k	D
					e	x fl			I, k	D
ho	sp			e	e	x fr	Z w		zb	D
ho	ma			e	et	x fr	Z w		zb, S, t, zd, k	D
	ma			1	e	x fr	Z w		zb, S, zd	D
				1		x fl			I, zd	D
	ma		et	et	eh	x fr	Ma 30		zb, S, t, zd	D
l	ve	x	et	eh	eh	x fr	Ma 5		zb, S, t, zd, k	A
	ma			e		x fr			zb, t, zd	D
l	ve	x	d	b	b	x fr	S t 5		zb, S, t, zd, k	A
ho	ve	x	d	d, a	d, a-b	x fr	S t 5		o	C
					2	• fol			ko, k	D
ho	ve	x	et	et	eh	x fr	Z w		zb, S, t, zd, k	C
	sp		e	e	e	• fr	Z w 15		zb, w	D

Kolom:	I	II	III	IV
Familie's en Soorten	Levensvorm	Verspreidings-type	Onkruid-type	Bestuivings-type
Ranunculus obtusiflorus	♃, Hy	z, H, vo		
„ *repens*	♃, H	z, H, m	a, wr, we, r	i, (a)
„ *sceleratus*	⊙, ⊙⊙, T-H	v, Z, H, vo		wi, i, (a)
Thalictrum flavum	♃, H	z, h, M		i
PAPAVERACEAE				
Fumaria officinalis	⊙, T	Au, h	a	(i), a
Papaver dubium	⊙, T	V, Au, M	a	i
„ *Rhoeas*	⊙, ⊙⊙, T-H	V, Au, M	a	i, (a)
„ *sommiferum*	⊙, T	Au, M		i
CRUCIFERAE				
Arabidopsis Thaliana	⊙, ⊙⊙, T-H	V	a, wr, r	(i), a
Barbarea vulgaris	⊙⊙, ♃, H	Au, m	a, wr, r	i, (a)
Brassica Napus	⊙, ⊙⊙, T-H	Au, z, m		i, a
„ *nigra*	⊙, T	Au	a	i, a
„ *oleracea*	⊙⊙, H	Au, M		i, a
Cakile maritima	⊙, ⊙⊙, T-H	Au, h		i, a
Camelina sativa	⊙, T	Au, M	a	i, a
Copsella Bursa-pastoris	⊙, ⊙⊙, T-H	v, z	a, wr, r	(i), a
Cardamine hirsuta	⊙, T	v, m		(i), a
„ *pratensis*	♃, H	v, M	we	i
Cochlearia anglica	⊙, ⊙⊙, T-H	v, h		i, a
„ *officinalis*	⊙, ⊙⊙, T-H	v, h, m		i, a
Coronopus procumbens	⊙, T	Au, z, h, m	wr, r	(i), a
Diplotaxis tenuifolia	♃, H	Au, m		i, a
Erysimum cheiranthoides	⊙, ⊙⊙, T-H	v, m	a, wr, r	i, a
Lepidium densiflorum	⊙, ⊙⊙, T-H	v, M		(i), a
„ *neglectum*	⊙, T	v, M		(i), a
„ *ruderale*	⊙, ⊙⊙, T-H	V, z, h, m	wr, r	(i), a
„ *sativum*	⊙, T	Au, M		i, (a)
„ *virginicum*	⊙, T	v, z, M	a	(i), a
Raphanus Raphanistrum	⊙, T	Au, h, M	a	i
Rorippa amphibia	♃, H	V, z, h, m		i, a
„ *islandica*	⊙, ⊙⊙, T-H	V, z, h		(i), a
„ *silvestris*	♃, H-G	V, z, h, M		i, a
Sinapis alba	⊙, T	Au, m	a	i
„ *arvensis*	⊙, T	Au, z, m	a, wr, r	i, a
Sisymbrium altissimum	⊙, ⊙⊙, T-H	v	wr	i, a
„ *officinale*	⊙, T	v, z, m	a, wr, r	(i), a
„ *Sophia*	⊙, T	V, M	a, wr, r	(i), a
Thlaspi arvense	⊙, ⊙⊙, T-H	V, z	a, wr, r	(i), a

V	VI	VII				VIII			IX	X
Voorkomen op zilte terreinen buiten de polder	Voorkomen in het omland	Voorkomen in de polder 1930	1931	1932	1933	Vitaliteit	Zaailing aggregaat	Uitlooper aggregaat	Vindplaats	Zoutklasse
	sp	x	e	e	e	• fl			zb, kw	B
ho	ve	x	et	eh	eh	x fr	Ma 30	st 2	zb, S, ko, t, w, zd, k	C
ri	ve	x	eh	d, a	d, a	x fr	S t 30		o	B
					1	• fl			ko, zd, d	D
	sp		e	e	e	x fr			t, zd, k	D-C
	sp		e	e	e	x fr			I, zd	D
	sp		e	e	e	x fr			I, zd	D
	sp		e	e	e	x fr			t, k	D
	sp			e	e	x fr	Z w		t, zd	D
	sp			e	e	x fr			t, wr, zd, k	D
	G		e	et	et	x fr	Z w		t, wr, zd, k	C
			e	e	e	x fr	Ma 20		t, zd, k	C
	G			1		x fol			zb	D
ri	sp	x				x fr			zb	D
					et	x fr			I, zd	D
ho	ve	x	eh	d	d, a	x fr	Ma 20		o	D
	sp			1	2	x fr	Z w		t, wr, zd, k	D
	ve				e	x fr			ko, zd	D
l	ve	x				x fr				
b	ma	x	e		e	x fr			zb, t, k, zd	A
ho	ma	x	et	et	et	x fr	Z w		zb, S, t, wr, k, zd	B
	sp		e	e	e	x fr	Z w		t, I, wr, zd	D
	sp			e	e	x fr	Z w		t, I, wr, zd	D
	sp			e	e	x fr			I, wr, zd, k	D
	sp				e	x fr			I, zd	D
ho	sp				e	x fr			I, zd	D
	ve, w	x	d	d, a-b	d, b	x fr	S t 30		zb, S, kr, t, wr, zd	B
	sp				1	x fr			I, k	D
					1	x fr			I, zd	D
	sp			e	e	x fr			I, zd	D
	sp			e	e	x fr	Z w	z w	zb, ko, wr, w, zd, k	D
	ve		eh	eh	d	x fr	Ma 20		o	C
	sp			e	e	x fr	Z w	z w	wr, zd	D
	sp				e	x fr			I, wr, zd	C
	ve		eh	eh	eh	x fr	Ma 30		zb, S, t, zd, k	B
	sp			1	e	x fr			t, wr, zd, k	D
	ve	x	e	et	et	x fr	Z w 20		o, zd	D
	sp				1	r fr			wr, zd	D
	ve		e	e	et	x fr	Z w		t, k	D-C

Kolom:	I	II	III	IV
Familie's en Soorten	Levensvorm	Verspreidings-type	Onkruid-type	Bestuivings-type
VIOLACEAE				
Viola altaica	♃, H			i
„ *tricolor ssp. arvensis*	⊙, ⊙⊙, T-H	Au	a	(i), a
SAXIFRAGACEAE				
Ribes spec.	ħ, P	Z, h		i, (a)
ROSACEAE				
Crataegus spec.	ħ, P	Z, h, M		i
Fragaria vesca	♃, H	Z, h		i, a
Pirus spec.	ħ, P	Z, h		i
Potentilla anserina	♃, H	z, h	wr, we, r	i, a
„ *reptans*	♃, H	z, h	we	i, a
Prunus spec.	ħ. P	Z, h		i
Rubus spec.	♃, Ch	Z, h, M		i
Sorbus aucuparia	ħ, P	Z, h		i
PAPILIONACEAE				
Lotus corniculatus	♃, H	Au, h, m		i
Medicago Lupulina	⊙, ⊙⊙, T-H	Au, z, h, m		i, (a)
„ *sativa*	♃, H	Au, h, m		i, (a)
Melilotus albus	⊙⊙, H	Au		i, (a)
„ *altissimus*	⊙⊙, H	Au		i, (a)
„ *officinalis*	⊙, ⊙⊙, T-H	Au, M		i, (a)
Trifolium arvense	⊙, T	v, h, M		i, a
„ *dubium*	⊙, T	v, h, m		i
„ *fragiferum*	♃, H, Ch	v, h,		i, a
„ *hybridum*	♃, H, Ch	Au, m		i
„ *pratense*	⊙⊙, ♃, H, Ch	Au, z, m		i
„ *procumbens*	⊙, T	v, h, m		i
„ *repens*	♃, H, Ch	Au, z, m		i
Vicia Cracca	♃, H	Au, M		i, (a)
„ *hirsuta*	⊙, T	Au, m		i, a
„ *sativa ssp. angustifolia*	⊙, ⊙⊙, T-H	Au, z, M		wi, i, a, g
MALVACEAE				
Malva neglecta	♃, H	Au, z, h, m	a, wr, r	i, (a)
„ *silvestris*	♃, H	Au, h, m		i
EUPHORBIACEAE				
Euphorbia Helioscopia	⊙, T	Au, z	a	i
„ *Peplus*	⊙, T	Au, z	a	i
LINACEAE				
Linum usitatissimum	⊙, T	Au, z, M		i, (a)

V	VI	VII				VIII			IX	X
Voorkomen op zilte terreinen buiten de polder	Voorkomen in het omland	Voorkomen in de polder 1930	1931	1932	1933	Vitaliteit	Zaailing aggregaat	Uitlooper aggregaat	Vindplaats	Zoutklasse
	G			l		• fr			zb	D
	G			e	e	• fr			zb	D
	G			e	e	• fol			kb, k	D
	sp				1	• fol			wr, k	D
d	sp			1	2	• fol		z w	zb	D
	G				e	• fol			kb, t, k, zd, k	D
ho	ve	x	et	et	et	x fr	Z w3	st 2	zb, S, t, zd	C
ho	ma		e	e	e	x fr	Z w	z w	zb	D
	G			e		• fol			kb, k	D
	sp			1	1	• fol		z w	wr, zd	D
d	G			e	e	• fol			zb	D
ho	ve			e	e	• fr	Ma 3	z w	zb, wr	D
ho	G		eh	eh	eh	x fr		/	zb, S, t, k, zd	D
	G			et	et	x fr		z w	t, zd, k	D
				1	2	• fr			zb, zd	D
				1	e	• fi			zb, t, k, zd	D
				e	e	• fr			wr, zd	D
ho	sp			e	e	x fr	Z w20		wr, zd, k	D
ho	sp									
ho	ve		et	et	et	x fr	Z w3		o	D
ho	sp			1	1	• fr		z w	zb, zd, k	D
	G		et	et	et	x fr		z w	o	C-D
ho	G		et	et	et	x fr	Z w3		o	C-D
				e	e	x fr		z w	o	D
ho	ve		et	eh	eh	x fr	Z w	wa 1	o	C-D
	ve				e	• fr			zb, wr, zd	D
	sp			e	e	• fr	Z w		zb, wr, zd	D
	sp			e	e	• fr			ko, zd, k	D
	ma			1	5	x fr			zb, wr, zd	D
	ma			1	2	x fr			zb, wr, zd	D
	ma				e	x fr			t, k	C-D
	ma		e	e	e	x fr			t, k	C-D
	G			e	e	x fr			wr, zd, k	D

Kolom:	I	II	III	IV
Familie's en Soorten	Levensvorm	Verspreidings-type	Onkruid-type	Bestuivings-type
GERANIACEAE				
Erodium cicutarium	⊙, ⊙⊙, T-H	v, z, h, M	a, wr, we, r	(i), a
Geranium dissectum	⊙, ⊙⊙, T-H	v, z, h	a, wr, we, r	(i), a
„ *molle*	⊙, ⊙⊙, T-H	v, h, m	a, wr, we, r	(i), a
„ *pusillum*	⊙, ⊙⊙, T-H	v, h, m	a, wr, we, r	(i), a
„ *Robertianum*	⊙, ⊙⊙, T-H	v, z, M		i, (a)
LYTHRACEAE				
Lytrum Salicaria	2l, H	Au, z, h		i
OENOTHERACEAE				
Epilobium angustifolium	2l, G	Zw, z, h	a	i, (a)
„ *hirsutum*	2l, G, H	Zw, z, h		i, (a)
„ *obscurum*	2l, H	Zw, z, h		(i), a
„ *palustre*	⊙, 2l, T, H	Zw, z, h		(i), a
„ *parviflorum*	⊙, ⊙⊙, 2l, T-H	Zw, z, h		(i), a
UMBELLIFERAE				
Aegopodium Podagraria	2l, G	v, h, M	we	i
Angelica silvestris	⊙⊙, H	v, H, M		i, g
Chaerefolium Anthriscus	⊙, ⊙⊙, T-H	v, h, M	wr, w, r	i, g
„ *silvestre*	2l, H	v, h, M	wr, we, r	i, g
Cicuta virosa	2l, G	v, H, M	we	i, g
Daucus Carota	⊙, ⊙⊙, T-H	v, h, m	wr, we, r	i, g
Heracleum Sphondylium	2l, H	v, H, M	wr, we, r	i, g
Oenanthe Lachenalii	2l, H	v, h		i, g
Pastinaca sativa	⊙⊙, H	v, h	wr, we	i, g
Sium latifolium	2l, G	v, H, M		i, g
PRIMULACEAE				
Anagallis arvensis	⊙, ⊙⊙, T-H	v, z		i, a
Glaux maritima	2l, H	Au, z, h		(i), a
Lysimachia Nummularia	2l, H	Au, h, m		i
CONVOLVULACEAE				
Calystegia sepium	2l, G	Au, h, M	a, wr, r	i, (a)
Convolvulus arvensis	2l, G	Au, h, M	a, wr, r	i, a
BORAGINACEAE				
Myosotis scorpioides ssp. *palustris*	2l, H	V, h, M		i, a
Myosotis versicolor	⊙, ⊙⊙, T-H	V, z, h, m	a	i, a
Symphytum officinale	2l, H	Au, h, m	a, wr, we, r	i, (a)
SOLANACEAE				
Solanum Dulcamara	♄, Ch	Z, h, m		i

V	VI	VII				VIII			IX	X
Voorkomen op zilte terreinen buiten de polder	Voorkomen in het omland	Voorkomen in de polder 1930	1931	1932	1933	Vitaliteit	Zaailing aggregaat	Uitlooper aggregaat	Vindplaats	Zoutklasse
	ve			1	1	x fr	Z w 20	z w	wr, zd	D
	ve			e	et	x fr	Z w 20		zb, zw, t, zd	D
	ve		e	e	e	x fr	S t 5		zb, wr, zd	D
ho	ve			e	e	x fr	S t 5		zb, wr, zd	D
d	sp			e	e	• fol			ko, zd, k	D
	sp			e	e	x fr	Z w		zb, ko, zd, t	D
	sp	x	d	d	da	x fr	S t 30		zb, S, t, zd, k	C-D
b	ve	x	d	d	da	x fr	S t 10		zb, S, t, w, zd, k	C
	sp			e	et	x fr	Ma 20		zb, t, zd, k	D
	sp		eh	eh	eh	x fr	Ma		zb, S, t, zd, k	D
	sp		eh	eh	eha	x fr	S t 20		zb, S, t, zd, k	C
	ve			e	e	• fol			ko, k, zd	D
					e	• fl			ko, k, zd	D
	ve			1	2	• fr	Z w		wr, zd	D
	ve	x	e	e	e	• fr			ko, wr, zd, k	D
				1	2	• fr			ko, zd, k	D
ho	ve	x	et	et	eh	x fr	Z w 20		o	C
	ve			e	e	x			ko, wr, zd, k	D
zi	ma	x	eh	et	et	• fr			zb, S, t, zd, k	B
ho	ve			e		x fr				D
				e	e	x fl			ko, zd, k	D
	sp		e	e	e	x fr			t, k, zd	D
	ma	x	e	e	e	x fr	Z w	z w	zb, w	B
l				2	2	• fol		z w	ko, w, k	D
ho	ve			e	e	• fol		z w	ko, k	D
ho	ve			e	e	• fol		z w	ko, k	D
					e	• fr		z w	ko, k	D
	sp			e	e	• fr			zb, I, zd	D
	ve	x	e	e	e	• fol		z w	zb, ko, wr, zd, k	D
	ma		e	e	e	• fr		z w	zb, ko, zd	D

Kolom:	I	II	III	IV
Familie's en Soorten	Levensvorm	Verspreidings-type	Onkruid-type	Bestuivings-type
Solanum Lycopersicum	⊙, T	Z, h, m		
„ *nigrum*	⊙, T	Z, h	a, wr, r	i, a
„ *tuberosum*	♃, G	m		i, (a)
SCROPHULARIACEAE				
Antirrhinum majus	♃, H	v		i
Euphrasia littoralis	⊙, T	v, h		i, a
Linaria vulgaris	♃, G	V, h	a, wr, r	i
Parentucellia viscosa	⊙, T	v, M		
Veronia agrestis		v, z	a	(i), a
„ *Anagallis-aquatica*	♃, H	v, M		i, a
„ *arvensis*	⊙, T	V, z	a	(i), a
„ *Beccabunga*	♃, H	v, z, h, VO		a
„ *hederaefolia*	⊙, T	v, z	a	(i), a
„ *Tournefortii*	⊙, T	v	a	(i), a
LABIATAE				
Brunella vulgaris	♃, H	Au, z, M	we	i, a
Galeopsis Tetrahit	⊙, T	Au, z, h, M	a, wr, r	i, a
Glechoma hederacea	♃, H	Au, z, m	a, wr, r	i, a
Lamium album	♃, G	Au, M	wr, r	i
„ *purpureum*	⊙, ⊙⊙, T-H	Au, z, M	a, wr, r	i, a
Lycopus europaeus	♃, H	H, m		i
Mentha aquatica	♃, H	H, M		i
„ *arvensis*	♃, G	Au, h, M	a, we	i
Scutellaria galericulata	♃, H	H, M		i, a
Stachys paluster	♃, G	Au, h, m, z		i, a
PLANTAGINACEAE				
Plantago coronopus	⊙, ⊙⊙, T-H	v, z		wi, (i)
„ *lanceolata*	♃, H	v, z, m	a, wr, we, r	wi, (i), (a)
„ *major*	♃, H	V, z, m	a, wr, we, r	wi, (i), (a)
„ *maritima*	♃, H	v, z, V O		wi, (i)
RUBIACEAE				
Galium Aparine	⊙, ⊙⊙, T-H	Z, h, m	a, wr, r	a
„ *Cruciata*	♃, H	Au, h, M		(wi), i, (a), s
„ *palustre*	♃, H	H, M		i, a
„ *verum*	♃, H	M		i
CAPRIFOLIACEAE				
Sambucus nigra	♄, P	Z, h, vo		i
VALERIANACEAE				
Valeriana officinalis	♃, H	Zw, h, M		i

V	VI	VII				VIII			IX	X
Voorkomen op zilte terreinen buiten de polder	Voorkomen in het omland	Voorkomen in de polder 1930	1931	1932	1933	Vitaliteit	Zaailing aggregaat	Uitlooper aggregaat	Vindplaats	Zoutklasse
	G	x		e		• fr			zb	D
ho	ve	x	eh	d	d	• fr	Z w		o	C-D
	G	x		2		• fol			zb	D
	G			1	2	• fr	Z w	z w	zb	D
ho	ma		1	1		• fr	Z w		zb	D
ho	ma		1	6	6	• fr	Z w	z w	zb, kr, zd, k	D
					4	• fr	S t		wr, zd	D
ho	ve		e	e	e	• fr			t, zd, k	D
				e	e	• fr			ko, k	D
	ve		e	e	e	• fr			t, k	D
ho					1	• fl			w	D
	ve		e	e	e	• fr			t, k	D
	ma		e	e	e	• fr			t, k	D
	sp			1	3	• fr			ko, zd	D
	sp			e	e	• fr			wr, zd	D
	ve			1	2	x fl			t, wr, zd, k	D
	ma				1	x fr			wr	D
	ve			2	2	x fr			wr, zd, k	D
	sp			e	e	• fl		z w	zb, ko, zd, k	D
	sp			2	2	• fl		z w	ko, zd, k	D
	sp		1	1	2	• fr	Z w	z w	zb, kr, zd	D
				1	1	• fr		z w	ko, zd	D
	sp			e	e	• fr		z w	zb, ko, w, zd, k	D
ho	ve	x	e	e	e	x fr			zb, t, zd	D
ho	ve	x	eh	eh	eh	x fr	Z w		o	C-D
ho	ve	x	d	d	d	x fr	Ma 5		o	B
l	ve	x			e	• fr			zb, kw, zd	A
ho	ve		e	e	e	• fr	Z w		zb, ko, wr, zd	D
	sp				1	• fl			ko, zd	D
				e	e	• fol			ko, zd, k	D
					1	• fr			wr, zd	D
	ve		e	e	e	• fol			zb	D
	sp			et	et	• fr		z w	ko, zd, k	D

Kolom:	I	II	III	IV
Familie's en Soorten	Levensvorm	Verspreidings-type	Onkruid-type	Bestuivings-type
CAMPANULACEAE				
Jasione montana	⊙, ⊙⊙, T-H	V, z, m		i
COMPOSITAE				
Achillea millefolium	2, G	V, z, h, m	a, wr, we, r	i, a
„ *Ptarmica*	2, G	V, h, m	a, wr, we, r	i
Anthemis arvensis	⊙, ⊙⊙, T-H	v, h, M	a	i, a
Arctium nothum	⊙⊙, H	Au, z, h, M	wr, r	
Artemisia maritima	2, H	V, h		wi, i
„ *vulgaris*	2, H	V, h, M	a, wr, r	wi, i
Aster Tripolium	⊙, ⊙⊙, 2, T, H	Zw, z, H		(wi), i, a, g
Bellis perennis	2, H	v, z, h	we	i
Bidens tripartitus	⊙, T	z, H, m		i, a
Carduus crispus	⊙⊙, H	Zw, h	a, wr, we, r	i, a
Centaurea Cyanus	⊙, ⊙⊙, T-H	Au, z, h, M	a	i
Chrysanthemum				
Leucanthemum	2, H	V, z, h, m	we	i, a
Cirsium arvense	2, G	Zw, z, h, M	a, wr, we, r	i, a
„ *lanceolatum*	⊙⊙, H	Zw, z, h, M	a, wr, we, r	i, a
Crepis capillaris	⊙, T	Zw, h	a, wr, we, r	i, a
Erigeron canadensis	⊙, T	Zw, h	a	i, a
Eupatorium cannabinum	2, H	Zw, h		(i), a
Gnaphalium luteo-album	⊙, T	Zw, h		(i), a
„ *uliginosum*	⊙, T	Zw, h		(i), a
Helianthus annuus	⊙, T	Au, z, H		i
Hieracium Pilosella	2, H	Zw, h		i, a
„ *umbellatum*	2, H	Zw, h		i, a
Hypochoeris radicata	2, H	Zw, h	wr, we, r	i, (a)
Leontodon autumnalis	2, H	Zw, h	wr, we, r	i, (a), g
„ *nudicaulis*	2, H	Zw, h	a, wr, we, r	i
Matricaria Chamomilla	⊙, T	V, h	a, wr, r	i, a
„ *inodora*	⊙, ⊙⊙, T-H	v, z, H, m	a, wr, r	i, a, g
„ *suaveolens*	⊙, T	V, h, m	wr, r	(i), a, g
Senecio aquaticus	⊙⊙, H	Zw, h, M		i
„ *Jacobaea*	⊙⊙, 2, H	Zw, h, m	wr, we, r	
„ *paluster*	⊙, ⊙⊙, T-H	Zw, h, vo		i
„ *silvaticus*	⊙, T	Zw, h	a	(i), a
„ *viscosus*	⊙, T	Zw, h, M		(i), a
„ *vulgaris*	⊙, T	Zw, z, h	a, wr, r	(i), a
Sonchus arvensis	2, G	Zw, z, h	a, wr, we, r	i
„ *asper*	⊙, ⊙⊙, T-H	Zw, z, h	a, wr, r	i, a
„ *oleraceus*	⊙, ⊙⊙, T-H	Zw, z, h	a, wr, r	i, a

V	VI	VII				VIII			IX	X
Voorkomen op zilte terreinen buiten de polder	Voorkomen in het omland	Voorkomen in de polder 1930	1931	1932	1933	Vitaliteit	Zaailing aggregaat	Uitlooper aggregaat	Vindplaats	Zoutklasse
				1	1	x fr	Z w		wr, zd	D
ho	ve	x	e	et	et	x fr		z w	zb, kr, wr, k	C
ho	sp		2	4	4	x fr	Z w 30	z w	zb, wr, zd	D
	sp				e	x fr			I, zd	D
	ve			1	e	x fr		z w	wr, zd, k	D
l	ma	x	l			• fol			zb	D
	ve		e	e	et	x fr	Ma		wr, zd	D
l	ve	x	c	c	c	x fr	S t		o	A
ho	ve	x	eh	eh	eh	x fr	Z w 5		o	C-D
	sp	x	e	e	e	x fr	Z w		zb, ko, wr, w, zd, k	D
ho	ma			e	e	x fr			zb	D
	ma		e	e	et	x fr			I, zd	D
	sp			e	e	x fr		z w	zb, I, zd, k	D
ho	ve	x	d	d	d	x fr		s t 20	o	C
ho	ve	x	d	d	d	x fr	Z w		o	B
ho	ve	x	et	eh	eh	x fr	Z w		zb, S, t, zd, k	D
	sp		e	eh	eh	x fr	Z w		zb, S, t, zd	D
	sp		l	l		x fr		z w	kr, k	D
	sp		2	2	3	x fr	Z w 20		zb	D
	ve, w			2	2	x fr	Z w		zb	D
	G		l	l		x fr	Z w 20		zb	D
	sp	x	l	l	l	x fr	Z w	z w	zb, S, zd	D
			l	2	2	x fr	Z w 10		zb	D
ho	ve	x	et	eh	eh	x fr	S t 5		zb, S, t, zd, k	C
ho	ve	x	d	d	d	x fr	S t 5		zb, S, t, zd, k	B
ho	ma	x	eh	eh	eh	x fr	Ma		zb, S, t, wr, zd, k	B
	ma		eh	d, a	d, a	x fr	S t 20		zb, S, t, zd, k	B
ho	ve	x	d	b	b	x fr	S t 30		o	B
	sp			l		x fr			kr, k	D
	sp				l	x fr			ko, k	D
	sp			e	e	x fr			zb, t, wr, zd, k	D
b	sp	x	et	et, a	et, a	x fr	S t 20		zb, S, t, w, zd, k	B
	ve	x	eh	eh	eh	x fr	Ma 30		zb, S, t, wr, zd	D
	sp			l	l	x fr			wr, k	D
ho	ve	x	c	c	c	x fr	S t		o	B
ho	ve	x	d	d	d	x fr		s t 5	zb, S, t, w, zd, k	B
ho	ve	x	d	b	b	x fr	S t		o	B
ho	ve	x	d	b	b	x fr	S t		o	B

Kolom:	I	II	III	IV
Familie's en Soorten	Levensvorm	Verspreidings-type	Onkruid-type	Bestuivings-type
Tanacetum vulgare	♃, H	V, h, M	i	
Taraxacum officinale	♃, H	Zw, z, h	a, wr, we, r	i, a
Tragopogon pratensis	⊙⊙, H	Zw, h	we	(i), a, g
Tussilago Farfara	♃, G	Zw, z, h	a, wr, we, r	i, g
SCHEUZERIACEAE				
Triglochin maritima	♃, G	v, z, h, m		wi
„ *palustris*	♃, G	v, z, h, m		wi
POTAMOGETONACEAE				
Potamogeton pectinatus	♃, H	z, h, VO		wi
Zannichellia pedicellata	♃, G-H	z, h, VO		wa
IRIDACEAE				
Iris Pseudacorus	♃, G	v, z, H, VO		i
JUNCACEAE				
Juncus anceps				
„ *var. atricapillus*	♃, G	V, z, h, m		wi
„ *articulatus*	♃, H	V, z, h, vo		wi
„ *bufonius*	⊙, T	V, z, h, vo	a	(i), a
„ *compressus*	♃, H	V, z, h, vo		wi
„ *effusus*	♃, H	V, z, h	we	wi, (i), a
„ *Gerardi*	♃, G-H	V, z, h, vo		wi
„ *subnodulosus*	♃, G	V, z, h, vo		wi
CYPERACEAE				
Carex acutiformis	♃, G	v, h, M		wi, (i)
„ *arenaria*	♃, G	v, h, M		wi, (i)
„ *distans*	♃, H	v, z, h		wi, (i)
„ *extensa*	♃, H	v, z, h		wi, (i)
„ *hirta*	♃, H	v, z, h		wi, (i)
„ *remota*	♃, H	v, H, M		wi, (i)
„ *riparia*	♃, G	v, z, H, m		wi, (i)
„ *vulpina*	♃, H	v, H		wi, (i)
Heleocharis palustris		v, z, h, VO		wi
ssp. eupalustris	♃, G-H	z, H, vo		wi
ssp. uniglumis	♃, G	v, z, h, vo		wi
Scirpus maritimus	♃, G	z, h, VO		wi
Schoenoplectus lacustris	♃, G			
„ *Tabernaemontani*	♃, G	z, h, VO		wi

V	VI	VII				VIII			IX	X
Voorkomen op zilte terreinen buiten de polder	Voorkomen in het omland	Voorkomen in de polder 1930	1931	1932	1933	Vitaliteit	Zaailing aggregaat	Uitlooper aggregaat	Vindplaats	Zoutklasse
	sp			l	l	x fr		z w	wr, zd	D
ho	ve	x	eh	d, a	d, a	x fr	Z w		zb, S, t, zd, k	C
d	ve			e	e	x fr			zb, t, zd, k	D
	ve	x	eh	d, a	d, a	x fr		st 15	zb, S, t, zd, k	C
zi	ve		e	e	et	x fr		z w	zb, S, ko, t, kw, zd, k	A
l	ma	x	e	e	e	x fr		z w	zb, ko, kw, k	B
b	ve			3	3	x fr	S t		kav	B
b	ma			1	1	x fr	S t		kav, w	B
				3	3	• fol		z w	zb, w	D
				2	2	x fr	S t	z w	wr, zd	D
	sp		1	2	2	x fr	S t	z w	wr, kw, zd	B
b	ma	x	eh	d, a	d, a	x fr	S t 5		o	B
b	sp		e	e	e	x fr		z w	zb, kw, zd	B
	ma	x	e	e	e	• fr		z w	zb	D
b	ma	x	eh	d	d	x fr		z w	o	A
b	sp			l		x fr		z w	kw, zd	B
	sp				e	• fol		z w	ko, zd	D
				l	l	x fl		z w 10	wr, zd	D
zi	sp			3	3	x fr	Z w	z w	zb, S, zd	D
zi	sp				l	x fr			t, k	B
	sp		e	e	et	x fr		z w	zb, S, t, zd, k	D
					l	x fl		z w	ko, zd, k	D
	sp		4	4	4	x fol		ma	zb, S, ko, wr, zd, k	D
	ma		et	et	et	x fr		z w	o	C
	ma			et	et	x fr		st 3	w	C
b	ve	x	d	d, a	d, b	x fr		st 30	o	A
zi	ma		eh	d	d, a	x fr		st 3	o	C
ri	sp		e	e	e	x fr		ma 2	w	C
ri	sp		et	eh	eh, a	x fr		st 3	zb, w, kav	B

Kolom:	I	II	III	IV
Familie's en Soorten	Levensvorm	Verspreidings-type	Onkruid-type	Bestuivings-type
GRAMINEAE				
Agrostis canina	♃, H	V, h	a	wi
„ *stolonifera*	♃, H	V, H, z, m	a	wi, (i)
„ *tenuis*	♃, H	V, h, z, m	a	wi, (i)
Aira caryophyllea	⊙, T	V, h		wi, (a)
„ *praecox*	⊙, T	V, h		wi, (a)
Alopecurus bulbosus	♃, H	V, H		wi
„ *geniculatus*	♃, H	V, z, h		wi, (i)
„ *myosuroides*	⊙, ⊙⊙, T-H	v, z, h, m	a	wi
„ *pratensis*	♃, H	V, z, h, m		wi
Ammophila arenaria	♃, G	v, h, M		wi, (i), (a)
Anthoxantum odoratum	♃, H	V, z, h		wi
Apera Spica-venti	⊙, T	V, h	a	a
Arrhenatherum elatius	♃, H	v, h, m		wi
Avena sativa	⊙, T	Au, z, h, m		wi
Bromus hordeaceus	⊙, ⊙⊙, T-H	v, h, M	wr	a
„ *mollis*	⊙, ⊙⊙, T-H	v, z, h, m	wr, we, r	a
„ *racemosus*	⊙, T	v, h, M	a	a
„ *secalinus*	⊙, T	v, z, h, M	a	wi, a
„ *sterilis*	⊙, T	v, z, h, m	wr	a
„ *tectorum*	⊙, ⊙⊙, T-H	v, h, M	wr	a
Calamagrostis Epigeios	♃, G	Zw, z, h		wi, (a)
Catabrosa aquatica	♃, H	V, z, h, VO		wi
Corynephorus canescens	♃, H	V, h		wi
Cynosurus cristatus	♃, H	v, h		wi, a
Dactylis glomerata	♃, H	v, z, h, m		wi, a
Echinochloa Crus-Galli	⊙, T	v, z, h, M	a	wi, a
Festuca arundinacea	♃, H	v, h, m		wi, a
„ *dertonensis*	⊙, T	v, h		wi
„ *ovina*	♃, H	v, z, h		wi, a
„ *pratensis*	♃, H	v, z, h, m		wi, a
„ *rubra*	♃, H	v, z, h, m		wi, a
Glyceria aquatica	♃, G	v, z, h, m, vo		wi, (a)
„ *fluitans*	♃, H	v, z, h, vo	a, wr	wi, (a)
Holcus lanatus	♃, H	V, h	a	wi, a
„ *mollis*	♃, H	V, h, M	a	wi, a
Hordeum jubatum	⊙, ♃, T-H	V, h, M		wi
„ *maritimum*	⊙, T	v, z, h	wr	
„ *murinum*	⊙, T	v, z, h, m		a

V	VI	VII				VIII			IX	X
Voorkomen op zilte terreinen buiten de polder	Voorkomen in het omland	Voorkomen in de polder 1930	1931	1932	1933	Vitaliteit	Zaailing aggregaat	Uitlooper aggregaat	Vindplaats	Zoutklasse
	ma			e	e	x fr		ma	zb	D
l	ve	x	d	d, a	d, b	x fr	Z w 30	st 3	o	A
ho	ve		d	d	d, b	x fr	Z w	zw	o	C
			1			x fr			zb	D
	ve, w			1	1	x fr	Z w		zb	D
b	ma		1	2	2	x fr	Z w	zw	t, kw, zd, k	B
zi	ve	x	eh	eh	eh	x fr	S t 5	zw	o	B
	sp			e	eh	x fr	Z w 20		I, wr, zd, k	D
	ma	x	e	e	e	• fr			zb, wr, zd, k	D
	sp			2	2	x fr		st	zd, k	D
ho	ve			e	et	x fr	Z w		zb, S, t, zd, k	D
	sp	x	et	eh	eh,a	x fr	Z w 30		zb, S, t, wr, zd, k	D
ho	ma	x	e	e	e	x fr			zb, wr, zd, k	D
	g	x	et	et	et	x fr	Z w 20		t, zd, k	D
	sp				e	x fr			I, zd, k	D
ho	ve		et	d ,a	d, a	x fr	Ma 20		o	C
	sp				e	x fr			I, zd, k	D
	sp				e	x fr			I, zd, k	D
d	sp		1	1	1	x fr			zb	D
					1	x fr			I, zd, k	D
zi	sp		eh	eh	d, a	x fr		st 5	zb, S, t, zd, k	B
	sp			1	1, a	x fr	S t	st	w	C
			1	2	2	x fr	Z w		zb	D
ho	ve			e	e	x fr	Z w		zb	D-C
ho	ve		e	e	e	x fr	Z w		zb, t, wr, I, zd, k	D
					e	x fr			I, k	D
b	ve	x	et	eh	eh	x fr	S t 20		o	B
	sp, w				2	x fr			zb, ko, zd	D
				1		x fr			zb	D
ho	ve	x	eh	eh	eh	x fr	Z w		o	B
l	ve	x	et	et	et	x fr			o	B
	ma				e	x fr			ko, w, zd, k	D
ri	ma		e	e	e	x fr		zw	zb, w	D
ho	ve	x	eh	d, a	d, a	x fr	S t 20		o	C-B
				1		• fr			t, k	D
				e	e	x fr	Z w		I, k, zd	D
ho	sp			1		x fr			zb	D
ho	ve		e	e	e	x fr	Ma 30		zb, wr, zd, k	D

Kolom:	I	II	III	IV
Familie's en Soorten	Levensvorm	Verspreidings-type	Onkruid-type	Bestuivings-type
Hordeum secalinum	♃, H	v, z, h		wi, a
„ *vulgare*	⊙, ⊙⊙, T-H	Au, z, h, m		wi, a
Koeleria albescens	♃, H	v, h		wi, a
Lolium multiflorum	♃, H	v, h		wi, a
„ *perenne*	♃, H	v, z, h		wi, a
Nardus stricta	..., H	v, Z, h		wi
Panicum mileaceum	⊙, T	Au, z, h, M	a	wi, a
Phalaris arundinacea	♃, G	V, h, m, vo		wi, a
„ *canariensis*	⊙, T	v, z, h		wi, a
Phleum arenarium	⊙, T	V, h		wi
„ *pratense*	♃, H	V, z, h		wi
Pholiurus filiformis	⊙, T	v, H		wi, a
Phragmites communis	♃, G-H	Zw, z, h, m, vo	a, we	wi
Poa annua	⊙, ⊙⊙, ♃, T-H	V, z, h	a, wr, r	wi, a
„ *compressa*	♃, H	V, h		wi, a
„ *palustris*	♃, H	V, h, m		wi, a
„ *pratensis*	♃, G	V, z, h, m	a	wi, a
„ *trivialis*	♃, H	V, z, h, m		wi, a
Puccinellia distans	♃, H	v, z, h, vo		wi, a
„ *maritima*	♃, H	v, z, H, vo		wi, a
„ *pseudo distans*	♃, H	v, z, h, VO		wi, a
„ *retroflexa*	♃, H	v, z, h, vo		wi, a
Secale cereale	⊙⊙, H	Au, z, h, m		wi, a
Setaria glauca	⊙, T	v, z, h, M	a	wi, a
„ *viridis*	⊙, T	v, z, h, M	a	wi, a
Trisetum flavescens	♃, H	V, h		wi, (a)
Triticum junceum	♃, G	v, H		wi, a
„ *litorale*	♃, G	v, h, m		wi, a
„ *repens*	♃, G	v, z, h, m	a, wr, r	wi, a
„ *vulgare*	⊙, ⊙⊙, T-H	Au, z, h, m		wi, a
LEMNACEAE				
Lemna gibba	♃, Hy	v, z, H		wi, i
„ *minor*	♃, Hy	v, z, H, VO		wi, i
„ *trisulca*	♃, Hy	v, z, H		wi, i
TYPHACEAE				
Typha angustifolia	♃, G	Zw, z, h, vo		wi, (i)
„ *latifolia*	♃, G	Zw, z, h, vo		wi, (i)

V	VI	VII				VIII			IX	X
Voorkomen op zilte terreinen buiten de polder	Voorkomen in het omland	Voorkomen in de polder 1930	1931	1932	1933	Vitaliteit	Zaailing aggregaat	Uitlooper aggregaat	Vindplaats	Zoutklasse
ho	ma	x	e	e	e	x fr	Z w 10		zb, t, wr, zd, k	B
	G	x	et	et	et	x fr	Z w 15		t, zd, k	C
			2	2	2	x fr	Z w		zb	D
	G	x	eh	d	d	x fr	Ma		o	B
ho	ve	x	d	d	d, a	x fr	Ma		o	B
			1	1	1	x fr	Z w		zb	D
					e	x fr			I, k	D
	sp		e	e	e	• fr		z w	ko, w, zd, k	C
	G		e	e	e	x fr			t, zd, k	D
			1	1		x fr			zb	D
ho	G		e	et	et	x fr			zb, wr, zd, k	D
l	sp		1	1		x fr	Z w		zb	B
ri	ve	x	d	d, a	b	x fr		s t 50	o	A
ho	ve	x	d	b	c	x fr	S t 20		o	B
	sp			1		x fr			zb	D
	sp				3	x fr			kr, ko, zd, k	D
ho	ve	x	eh	d	d, a	x fr		s t 3	o	C
ho	ve	x	d	d ,a	b	x fr	S t 20		o	B
zi	ve	x	d	b	b	x fr	S t 30		o	A
	ve	x	e	e	e	• fr	Z w	z w 1	o	A
zi					1	x fr	S t		kw	B
zi	ve	x	eh	b	b	x fr	S t 30		o	A
	G		et	et	et	x fr	Z w		t, zd, k	C
					e	x fr			I, zd, k	D
					e	x fr			I, zd, k	D
	sp			1		x fr			zb	D
zi	sp	x	2			x fr		z w	zb	D
l	ve		e	e	e	x fr		m a 1	zb, t, wr, zd, k	A
ho	ve		e	et	et	x fr	Z w 20	m a 2	o	B
	G		et	et	et	x fr	Z w		t, zd, k	C
	ma	x	d	d	d				ka	B
	ve	x	d	d	d, a	x	St		ka, w, kav	B
	ma	x	d	d	d				ka	B
	sp		et	et	et	x fr		m a 5	w, kw, kav, zd, k	C-B
	sp		eh	eh	eh, a	x fr		s t 15	w, kw, kav, zd, k	B

Crepis biennis, waarvan één exemplaar in 1933 op ontzilt terrein gevonden werd, werd niet in de soortenlijst opgenomen, daar de determinatie onzeker was. In 1934 werden nog gevonden:

	vindplaats:	aantal vindplaatsen:
Aethusa Cynapium	I	e
Avena fatua	wr	1
Carex leporina	wr, zb	1
Carex muricata	ko	e
Diplotaxis muralis	wr, I	e
Elymus arenarius	wr	1
Epilobium tetragonum	t	1
Erucastrum gallicum	wr, zd	1
Festuca gigantea	ko	e
Hieracium vulgatum	t	1
Hypochoeris glabra	I	1
Juncus glaucus	ko	1
Lepidium Draba	wr, t	3
Melandrium noctiflorum	I	
Mycelis muralis	wr	1
Oxalis acetosella	wr	1
Rumex salicifolius	kr	3
Senecio erucifolius	ko	1
Senecio fluvatilis	ko	1
Sisymbrium orientale	wr, zb	1

In 1935:

Cirsium palustre	kr	1
Hyoscyamus niger	wr	1

Verklaring van de teekens in Bijlage I gebruikt.

Kolom I. Levensvorm.

⊙ = éénjarige soort
⊙⊙ = tweejarige of overwinterende soort
♃ = meerjarige soort
ħ = hout-gewassen
T = Therophyt
T-H = overwinterende Therophyt, de meeste 2, soms meer generaties per jaar
H = Hemikryptophyt
Hy = Hydrophyt
G = Geophyt

P = Phanerophyt
Ch = Chamaephyt

Kolom II. Verspreidingstype.

Anemochoren.
Zw = Diasporen met zeer doelmatige verspreidingsmiddelen
V = „ „ matig „ „
v = „ „ weinig „ „
Zoöchoren
Z = Typisch op verspreiding door vogels en dieren aangewezen
z = Toevallig zoöchoor, b.v. epizoöchorie, endozoöchorie bij fijne zaden enz.
Hydatochoren.
H = Diasporen kunnen eenige weken tot jaren drijven
h = „ „ „ uren „ dagen „
Au = Soorten met zeer beperkte verspreiding, meerendeels Autochoren, zoo- als „Ballisten", „Selbstableger", „Schleuderer", enz.
M = Vrij zeker alléén door menschen in de polder gebracht
m = Vrij zeker, behalve door andere agentia, ook door menschen aangevoerd.
VO = Waarschijnlijk alléén door vogels in de polder gebracht
vo = Waarschijnlijk, behalve door andere agentia, ook door vogels in de polder gebracht

Kolom III. Onkruidtype.

a = onkruid op akkers.
wr = „ langs wegranden, en overeenkomstige standplaatsen met stijve- bodem
we = onkruid van weiden
r = „ van ruderaalplaatsen bij huizen, mesthoopen, e.d.

Kolom IV. Bestuivingstype.

Ontwikkeling der vruchten treedt op:
wi = bij windbestuiving,
i = bij insectenbestuiving,
a = bij autogamie
g = bij geitonogamie
Het plaatsen van de letters tusschen haken beteekent, dat het effect van deze bestuivingswijze in den regel slechts gering is.

Kolom V. Voorkomen op zilte terreinen buiten de polder

l = zoute schor en slik
ho = hooge schor vrij sterk ontzilt
b = brakke schor
ri = rietschor
zi = meestal alleen voorkomend op zilte terreinen buiten directe zeeinvloed
w = meestal alleen in zilte binnenwateren
d = dijk, binnen bereik van het spatten der brekende golven

Kolom VI. Voorkomen in het omland van de polder.

ve = veel in het omland van de polder voorkomend
ma = matig veel in het omland van de polder voorkomend

sp = weinig tot sporadisch in het omland van de polder voorkomend
G = Cultuurgewas, dat veel gezaaid wordt in of buiten de polder
w = veel op Wieringen

Kolom VII. Voorkomen in de polder

x = geeft de aanwezigheid der soort in 1930
e = enkele vindplaatsen tot 20, cijfers geven het aantal vindplaatsen
et = 20 tot 100 vindplaatsen
eh = 100 tot 1000 vindplaatsen
d = duizende exemplaren
a = zwak gezelschap-vormend of zeer plaatselijk sterk sociaal
b = matig tot sterk gezelschap-vormend doch niet algemeen sociaal
c = gezelschap-vormend over groote arealen en zeer algemeen
De soorten b en c bepaalden het aspect der vegetatie

Kolom VIII. Vitaliteit en reproductie.

+ = goed ontwikkelde planten
• = mager ontwikkelde planten
fr = fructificeerend
fl = slechts tot bloei gerakend
fol = niet tot bloei gerakend
St, Ma, Zw, geven aan respectievelijk sterke, matig sterke en zwakke ijle zaailing aggregaten; st, ma, zw idem uitlooper-aggregaten, de cijfers achter deze teekens geven de maximale uitbreiding van de aggregaten bij benadering

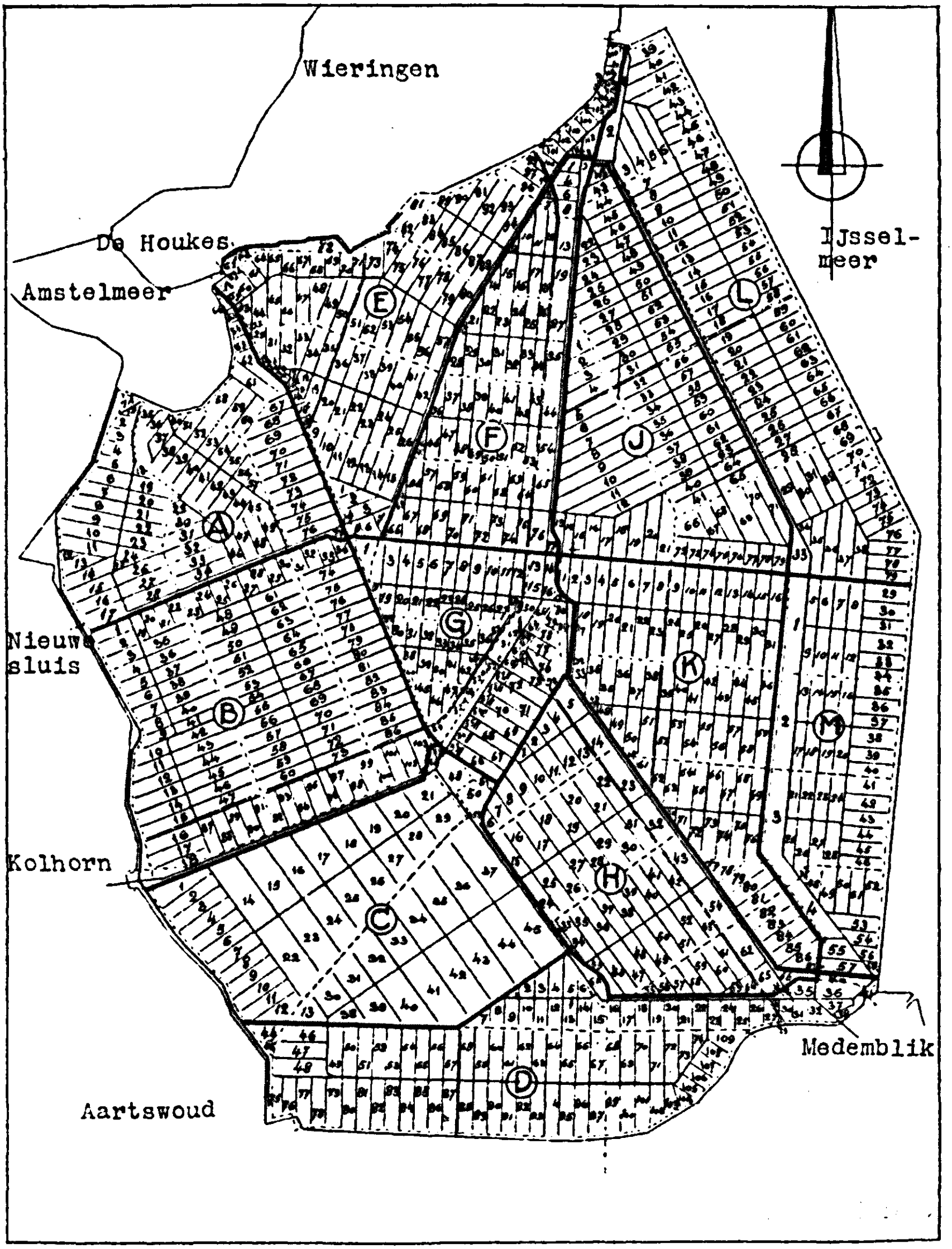
Kolom IX. Vindplaatsen in de polder

k = kleien en zwaardere zavels
zd = zanden en zeer lichte zavels
o = op allerhande standplaatsen voorkomend
zb = zand- en schelpbanken, snel ontzilt
S = *Senecio vulgaris*-weide in 1931, snel ontzilte zanden, zavels en kleien
t = de rest van het niet ingezaaide terrein, zoowel zout als ontzilt
w = zoete wellen
kw = kwelstrook langs de dijk Medemblik—Den Oever
ka = kanalen
kav = kavelslooten
kr = kanaalranden, vaak snel ontzilt en voetpaden
kb = kanaalbagger
ko = kanaaloever, behalve natuurlijke zaadaanvoer door het water, diasporenaanvoer met het materiaal der beschoeiing: riet, wilgen, twijgmat, rietmat, stroo, hout, steen
wr = wegranden, adventiefterreinen, stapelplaatsen, losplaatsen, dorpen, e.d.
I = alleen op ingezaaid land

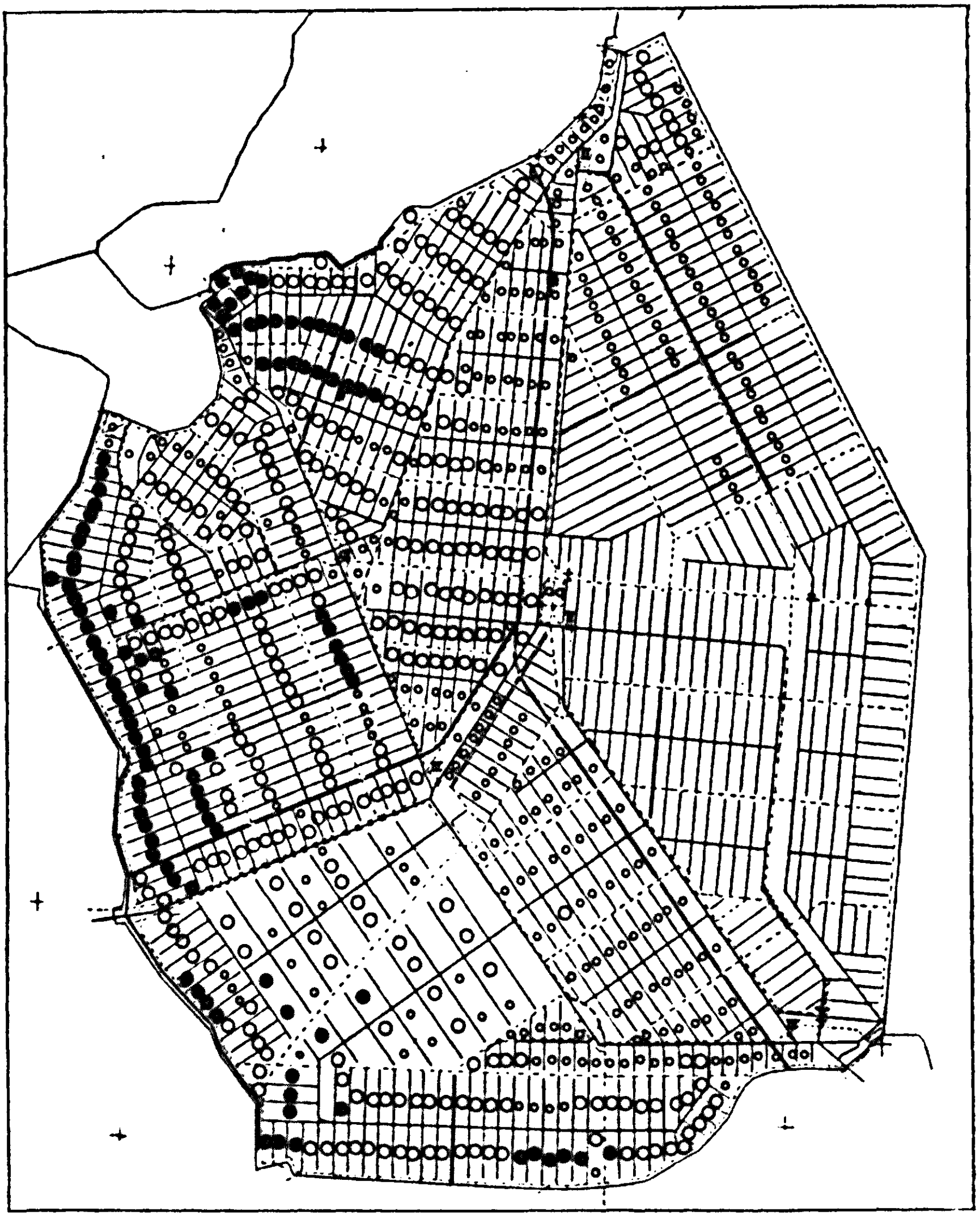
De laatste 9 vindplaatsen worden alleen vermeld, als zij qua vindplaats voor de soorten min of meer typisch zijn

Kolom X.

Soort nog aangetroffen bij zoutconcentraties van:
A = meer dan 20 gram
B = nog bij 15 gram
C = nog bij 10 gram
D = nog bij 5 gram
} NaCl per liter bodemvocht in de laag van 10—25 cm.
in den regel op vrijwel ontzilte standplaats

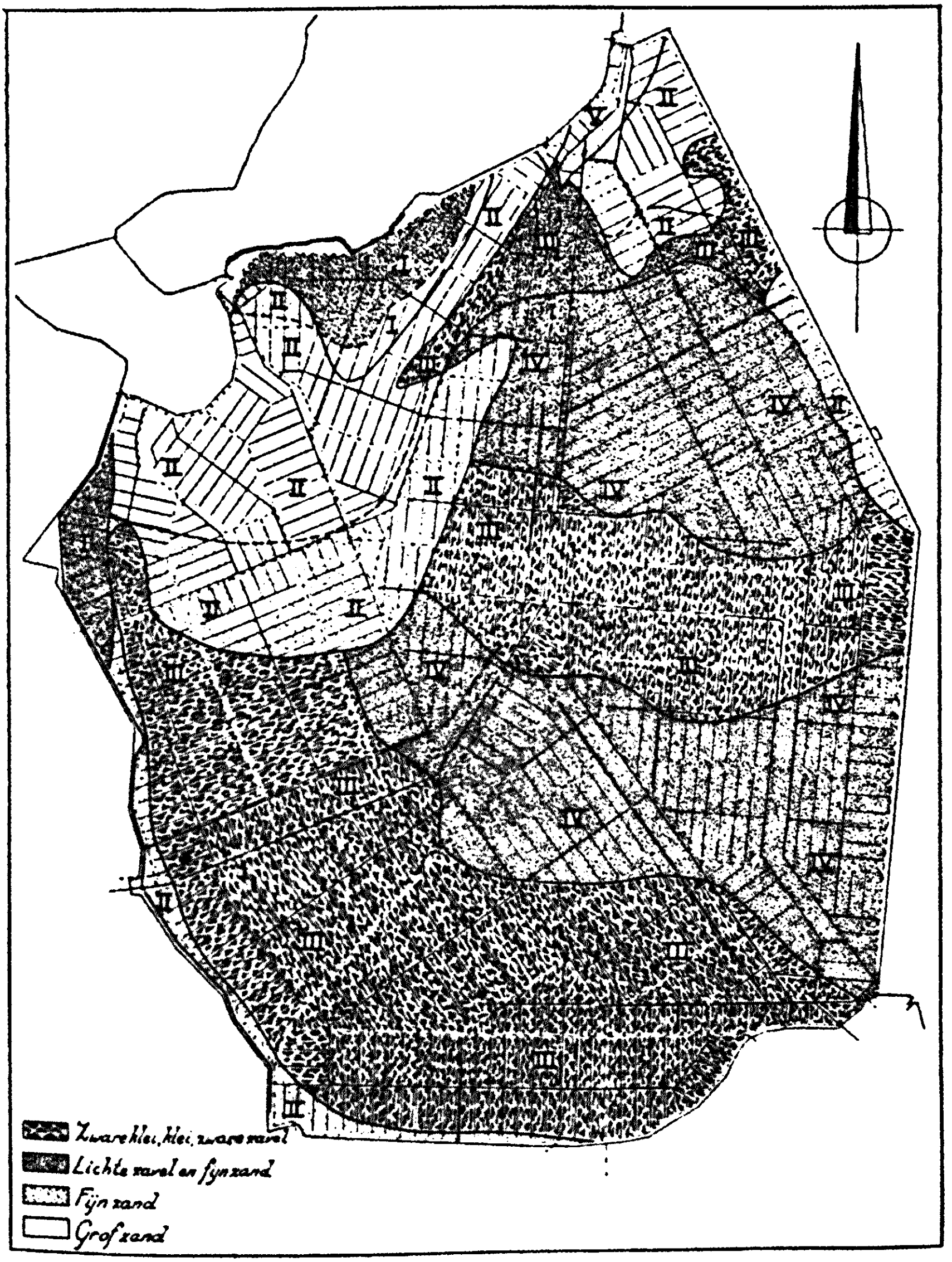


Kaart I. Secties en kavels. Voor plaatsnamen binnen de polder zie Kaart XI.



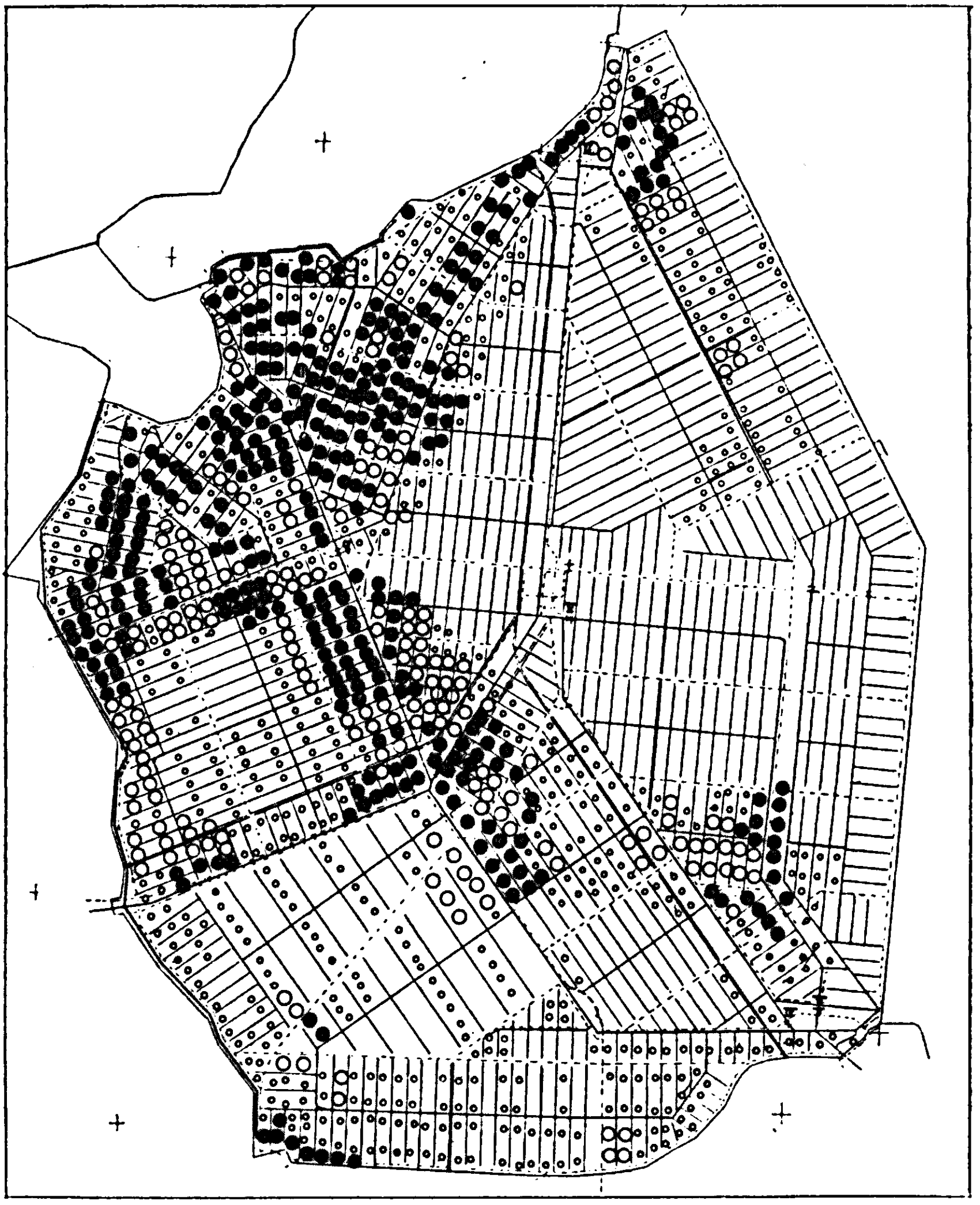
Kaart II. Voortschrijden der begreppeling.

● Begreppeld tot 1 Januari 1931.
o „ van 1 Januari 1931 tot 1 Juli 1931.
∘ „ van 1 Juli 1931 tot 1 Januari 1932.
Blanco „ in 1932.



Kaart III. Bodemkaart, schematisch voorgesteld door Z u u r.

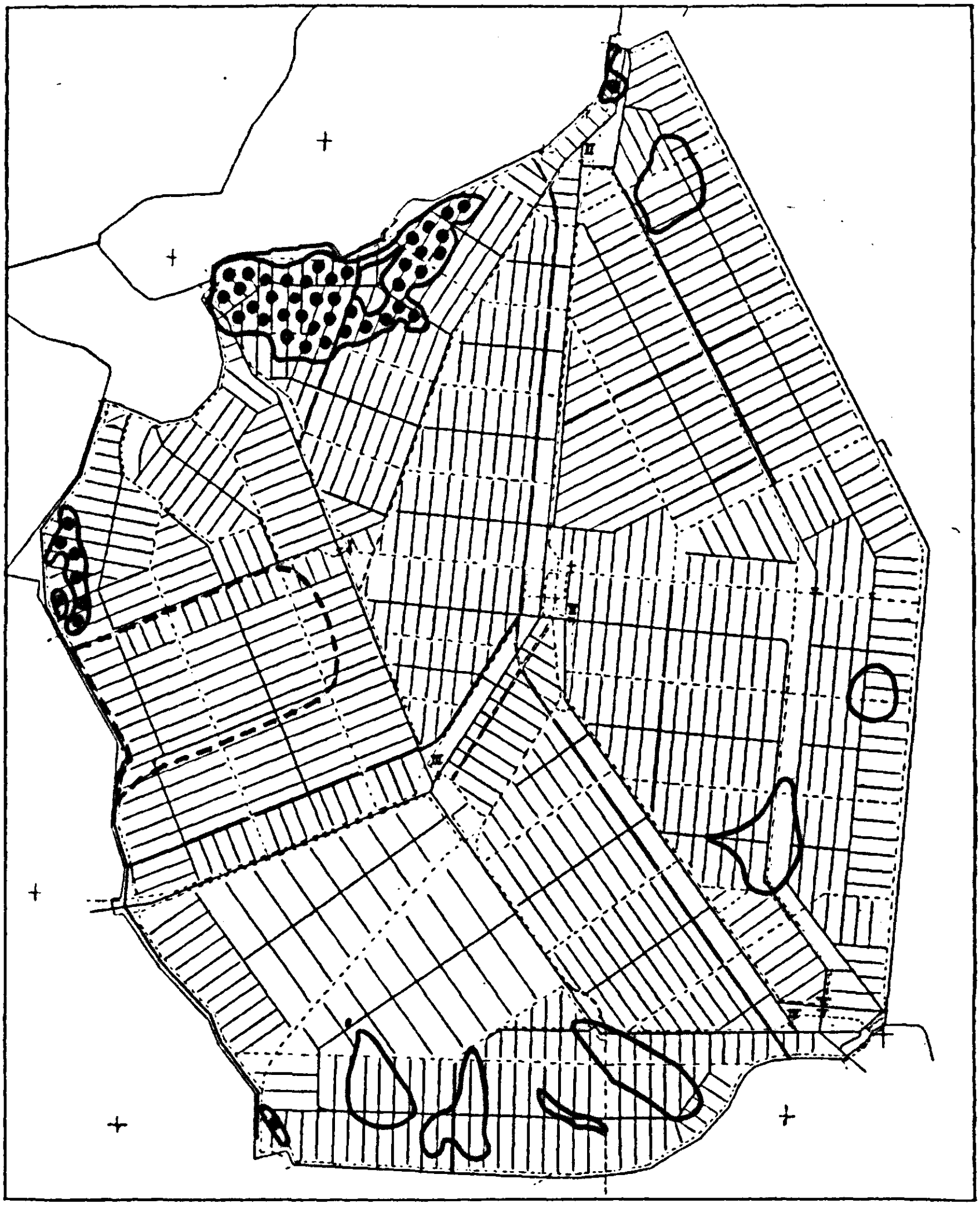
I Jong wadland.
II Jong diepwaterland.
III Oud kwelderland met overgangsland.
IV Oud wadland.
V Laagterrasland.



Kaart IV. Zoutkaart voorjaar 1932.

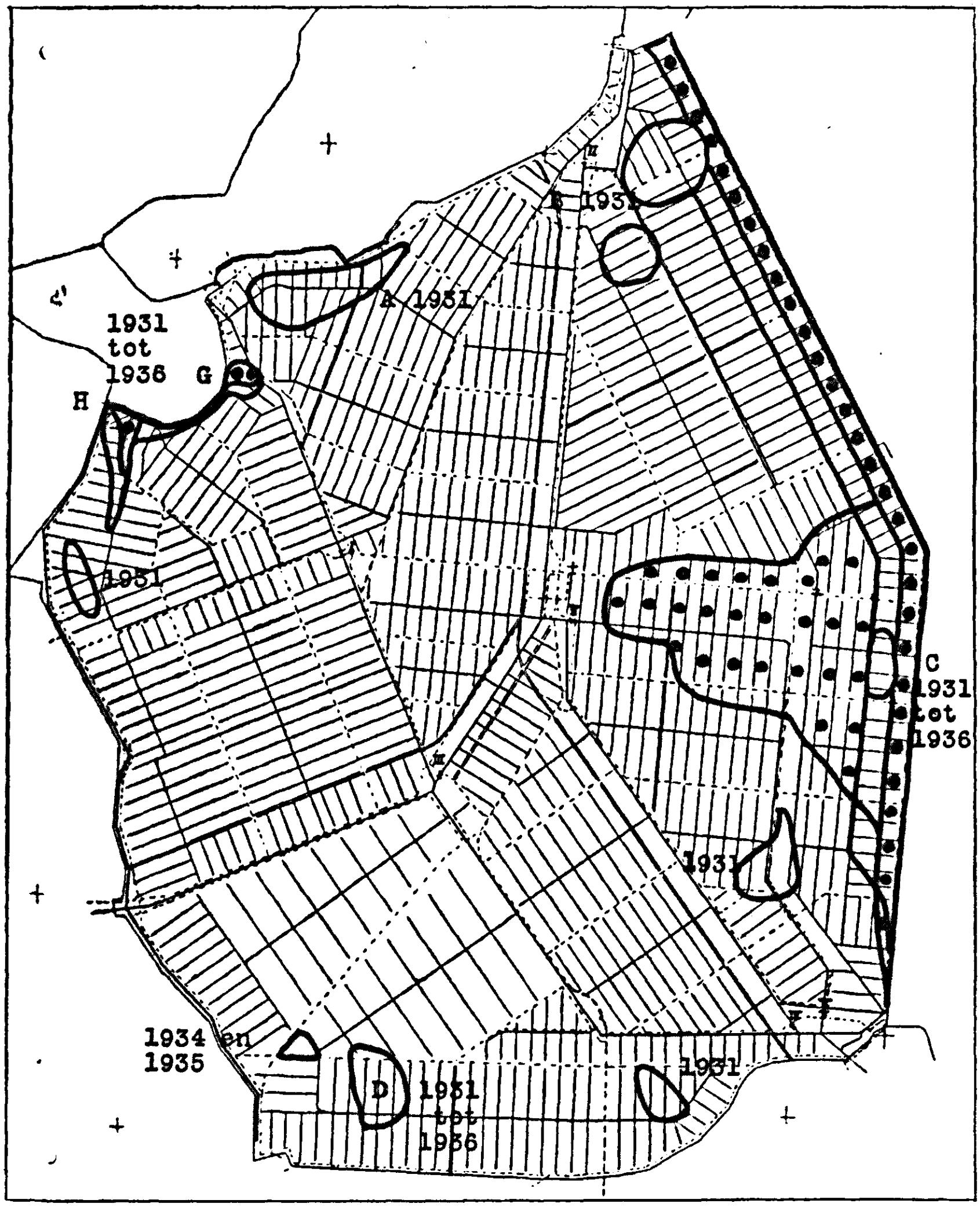
Keukenzout in grammen per liter bodemvocht in de laag van 0—20 cm.

●	0 — 3.5 g
o	3.5— 6.5 g
∘	6.5—12.5 g
Blanco	12.5 g



Kaart V. Zeebodemvegetatie.

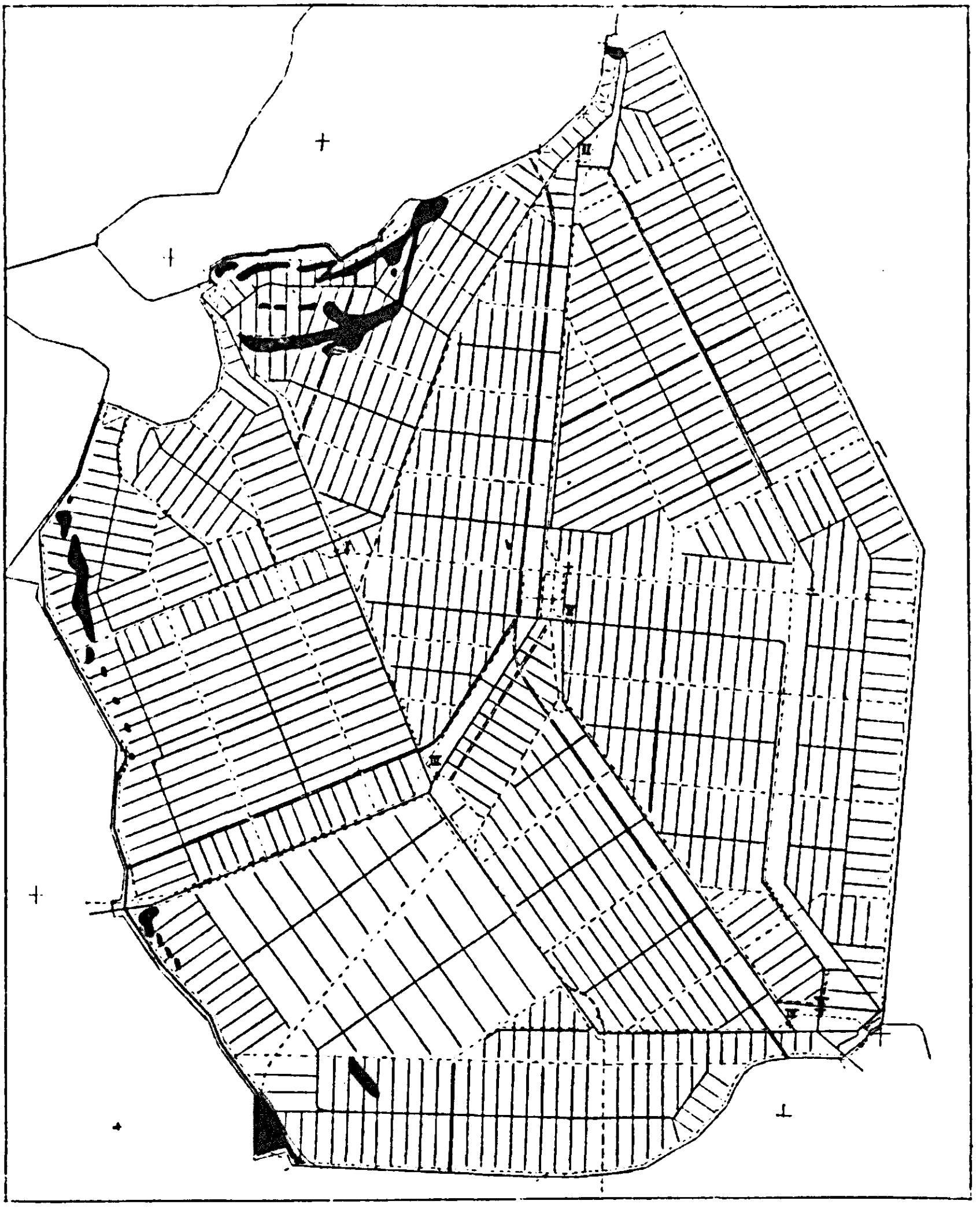
- ● Zostera-weiden.
- -- Ulva lactuca begroeiing.
- — Mosselbank-complexen.



Kaart VI. Vogelkolonies en groenwierbegroeiing.

— Vogelkolonies en plaatsen met veel broedvogels.

• Groenwierbegroeiing in ondiepe plassen.



Kaart VII. Vegetatiekaart 1930.
De eerste begroeiing door landplanten op zand- en schelpenbank-complexen, zwart aangegeven.

Kaart VIII. Vegetatiekaart 1931.

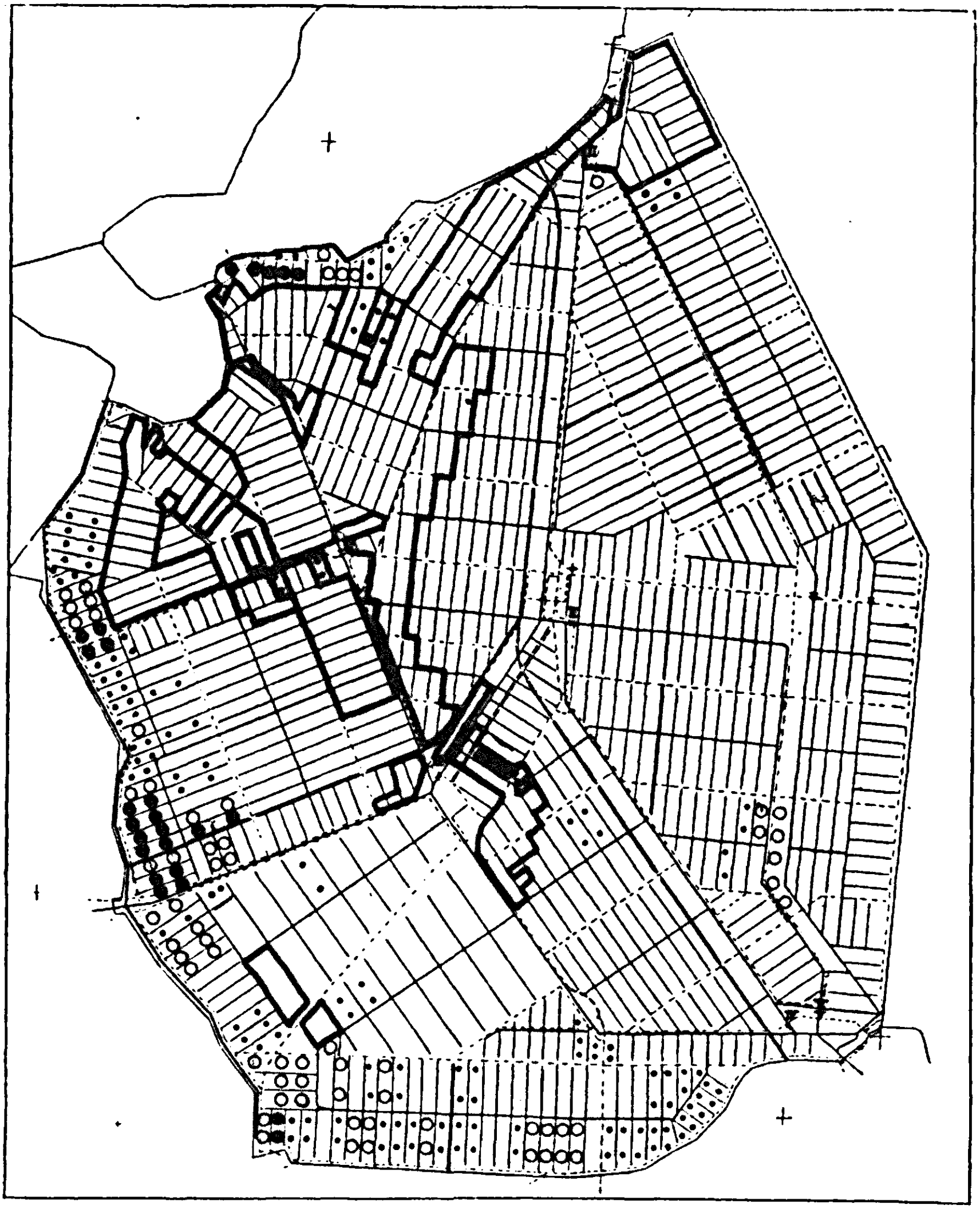
Zwart: Senecio vulgaris-gezelschap.

⊃ : Terreinen, voornamelijk gegroeid met het *Aster Tripolium* gezelschap.

▭ : Ingezaaid met landbouwgewassen.

Rest: *Atriplex littorale-*, *A. hastatum-* en *Suaeda maritima*-gezelschap; voornamelijk op de kustkavels.

Wit: Onbegroeid.



Kaart VIII a. Bedekkingsgraad der vegetatie in 1931.

- ● Vrij sterk begroeid, 40—60% van het oppervlak.
- o Matig begroeid, 20—40% van het oppervlak.
- • Weinig begroeid, tot 20% van het oppervlak.

Blanco Vrijwel niet begroeid.

Reeds voor landbouwdoeleinden bewerkt.

1932.

Kaart IX. Vegetatiekaart 1932.

Zwart: Glykyphyten-gezelschap; grootendeels nog *Senecio-vulgaris* gezelschap.

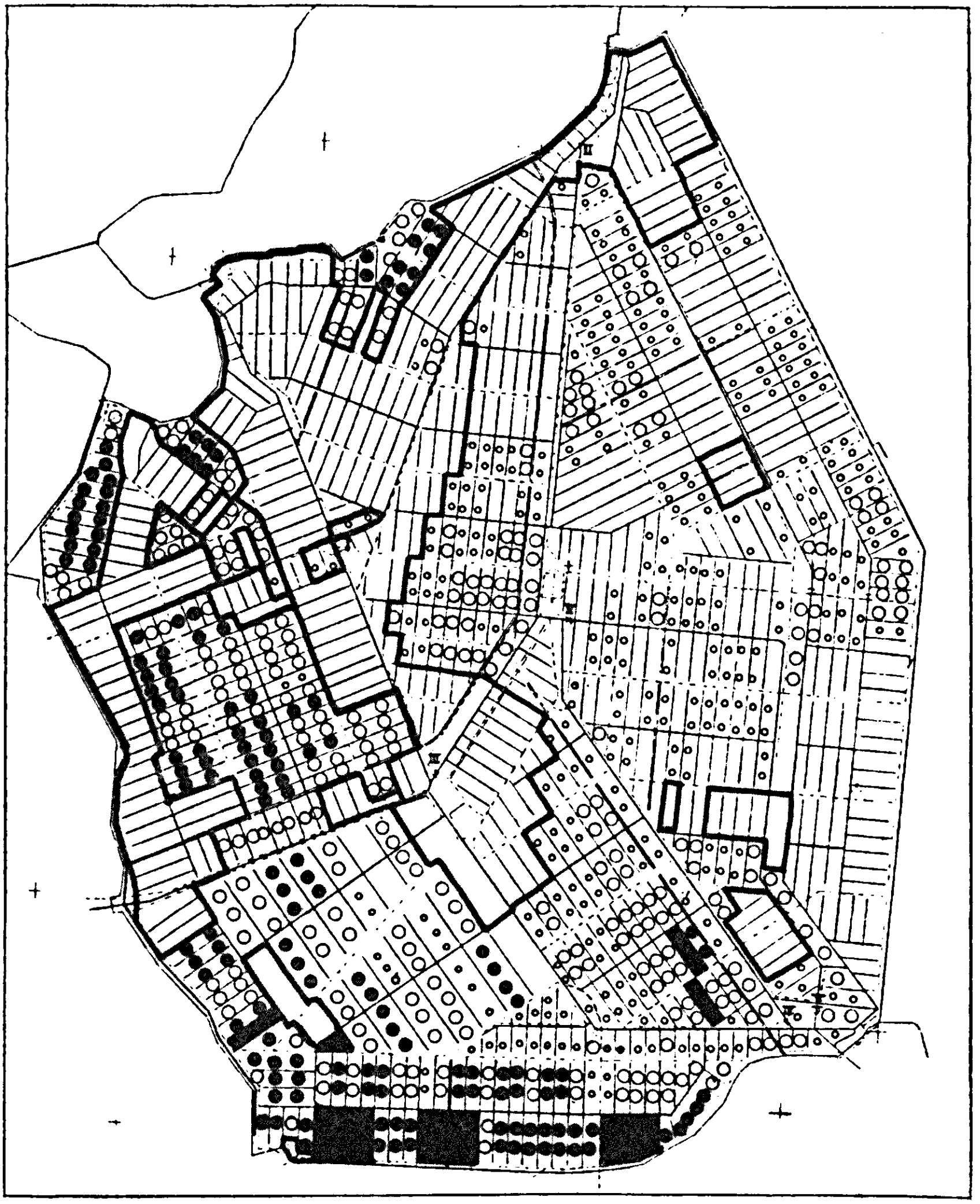
⬭ : Gebieden, voornamelijk begroeid met het *Atriplex hastatum* gezelschap.

ooo : Gebieden, voornamelijk begroeid met het *Atriplex littorale* gezelschap.

▭ : Ingezaaid met landbouwgewassen.

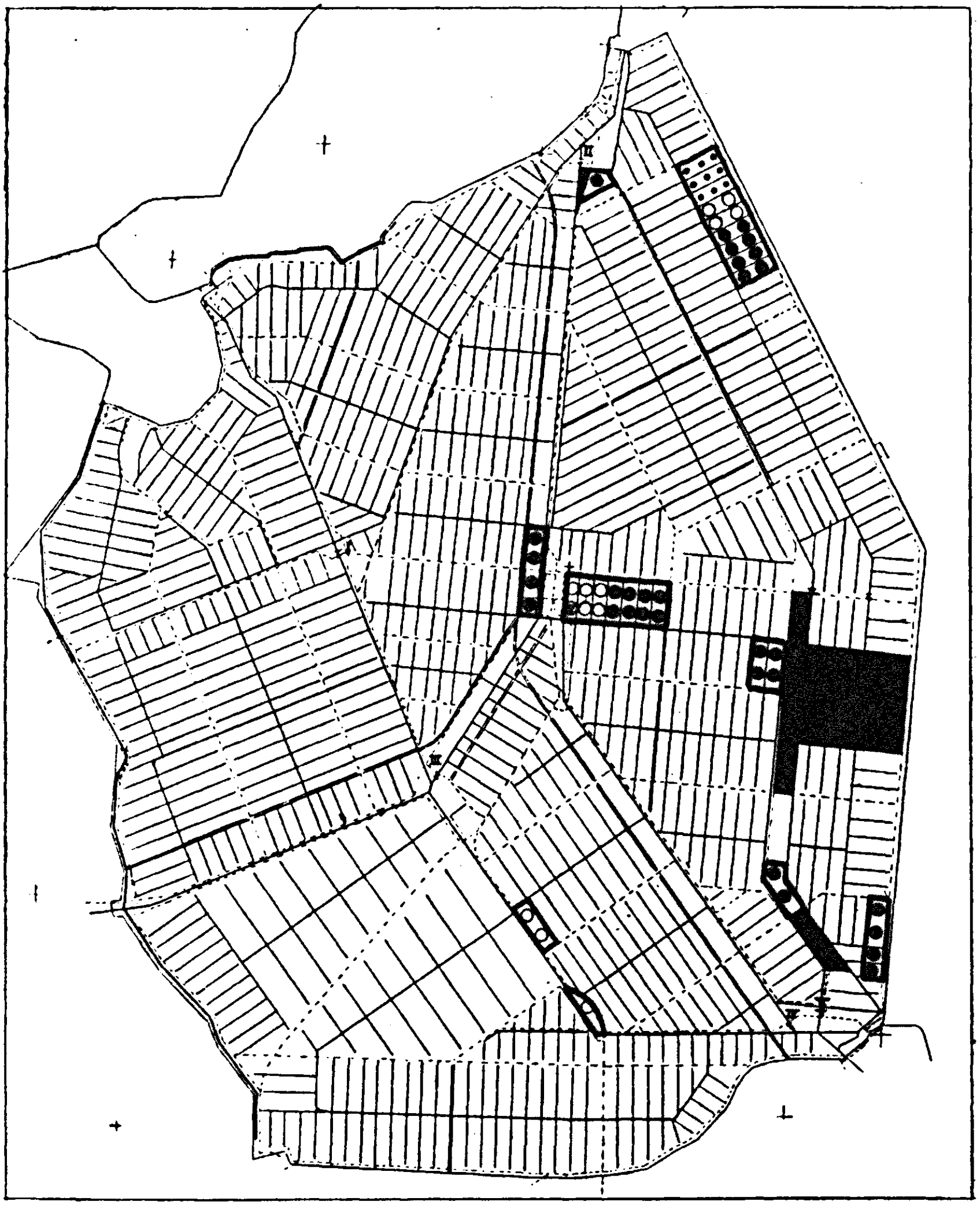
Rest: Voornamelijk begroeid met het *Aster Tripolium* gezelschap.

Wit: Onbegroeid.



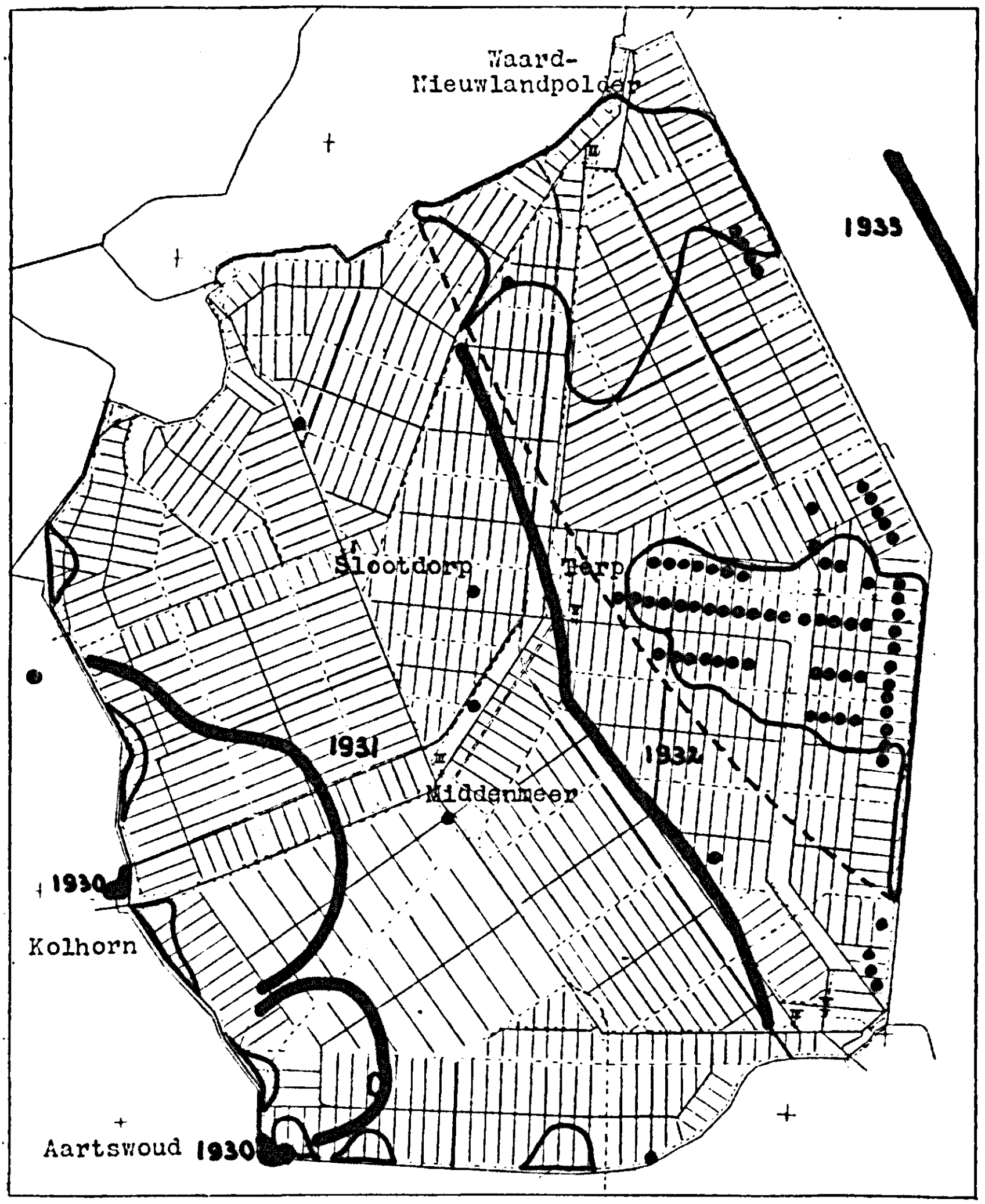
Kaart IX a. Bedekkingsgraad der vegetatie in 1932.

Zwart	Sterk begroeid, meer dan 60% van het oppervlak.
	Vrij sterk begroeid, 40—60% van het oppervlak.
o	Matig begroeid, 20—40% van het oppervlak.
∘	Weinig begroeid, tot 20% van het oppervlak.
Blanco	Vrijwel niet begroeid.
▭	Reeds voor landbouwdoeleinden bewerkt.



Kaart X a. Bedekkingsgraad der vegetatie in 1933.

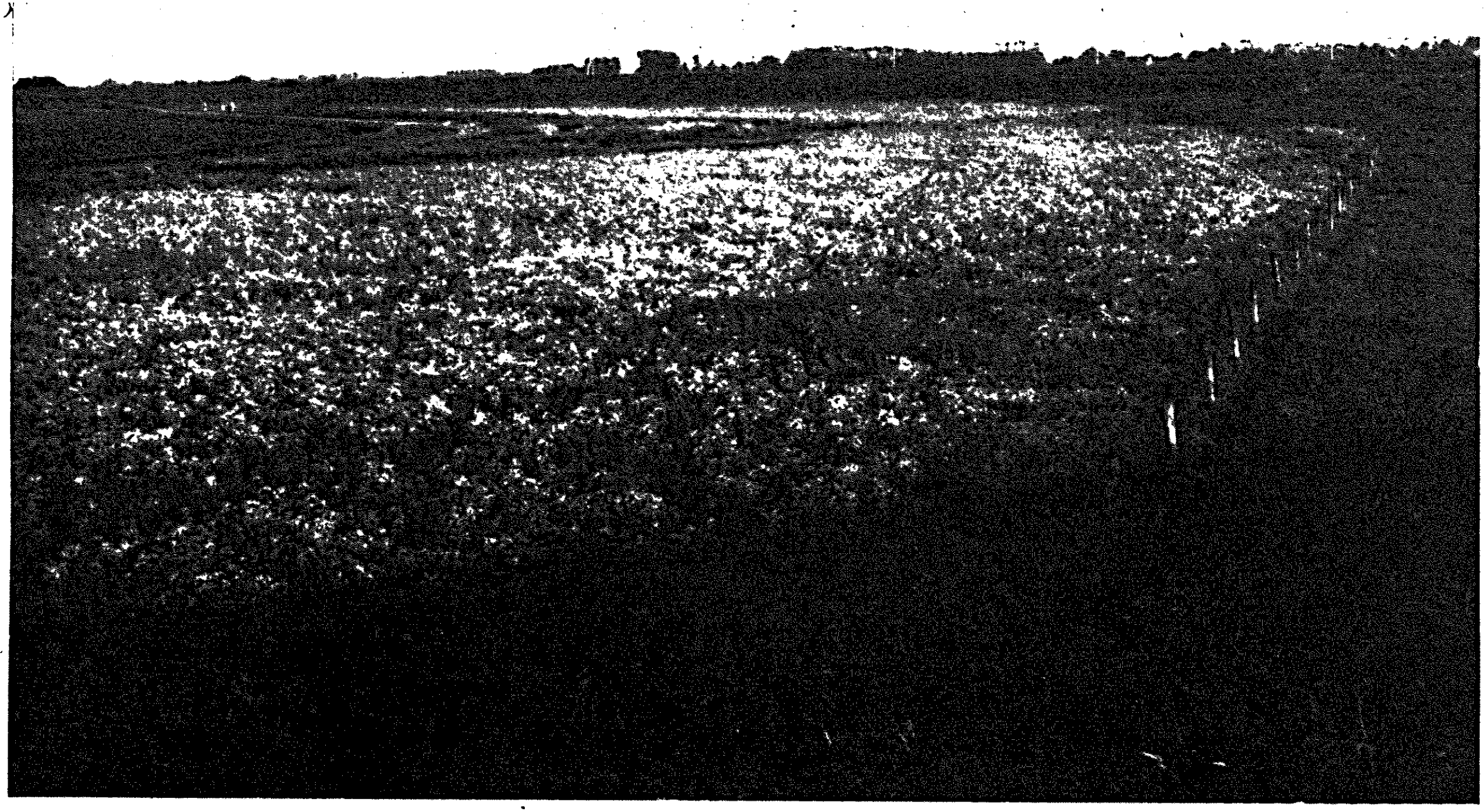
Zwart Sterk begroeid, meer dan 60% van het oppervlak.
● Vrij sterk begroeid, 40—60% van het oppervlak.
o Matig begroeid, 20—40% van het oppervlak.
∘ Weinig begroeid, tot 20% van het oppervlak.
Blanco Voor landbouwdoeleinden bewerkt.



Kaart XI. Haardprojecties van *Aster Tripolium* en *Phragmites communis;* verspreidingskaart van *Typha latifolia.*

- ▬ Uitbreiding van de zeeasterpopulatie, welke in drie jaar tijds vanuit de haarden bij Kolhorn en Aartswoud de polder doorschreed.
- ⬭ Plekken met sterke rietbegroeiing, projecties van rietvelden achter de oude dijken. De grootste projectie is die uit de Waard-Nieuwlandpolder naar het Z.Z.O.; de omvang van deze projectie is naar het Westen door een stippellijn begrensd.
- ⌒ Verspreiding van *Typha latifolia,* ongeveer overeenkomend met die van *Schoenoplectus Tabernaemontani.*

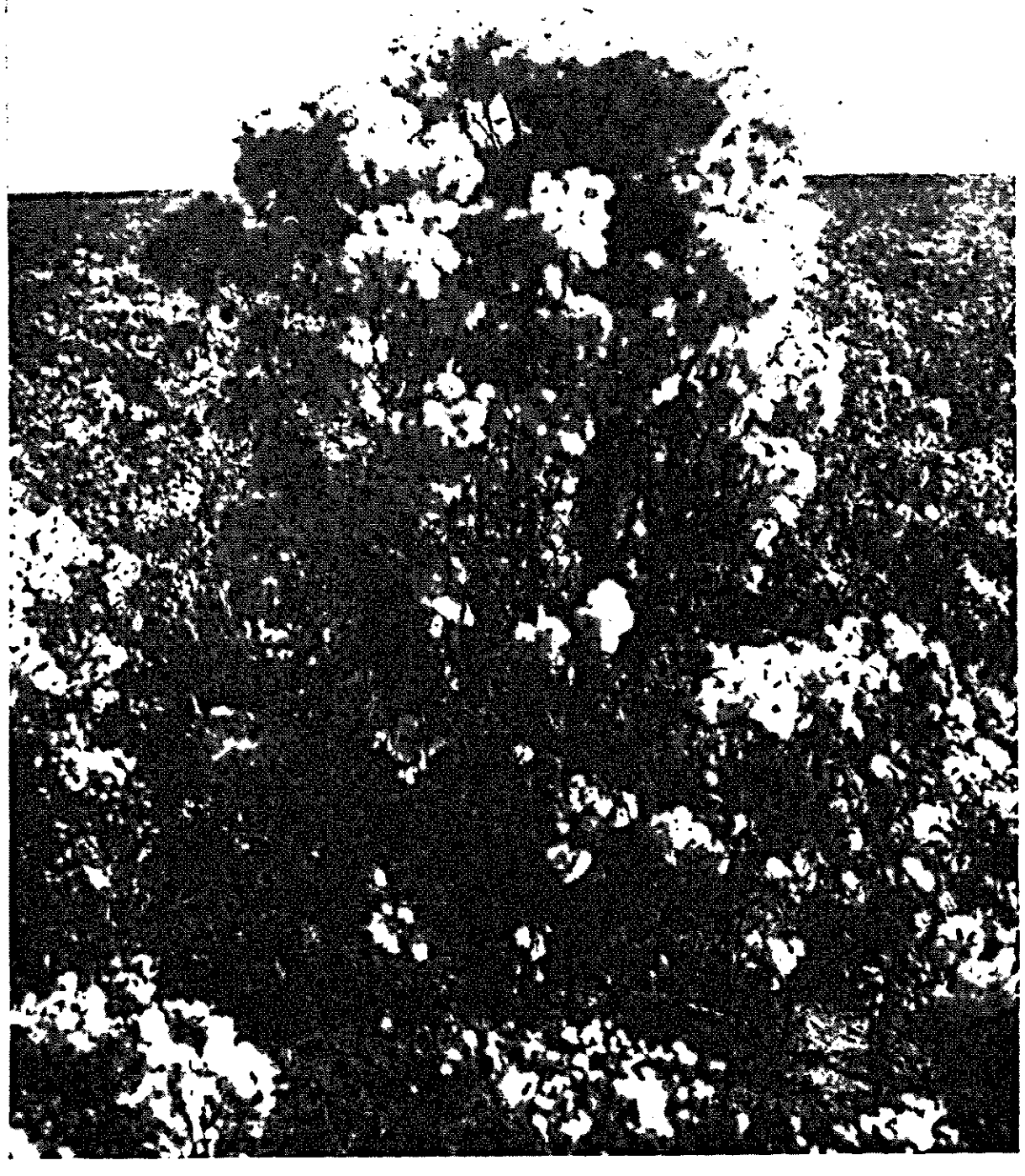
Afb. I. Hoek van Aartswoud; herfst 1931; zonatie v.l.n.r. *Salicornia herbacea* en *Suaeda maritima*, *Aster Tripolium*, *Agrostis stolonifera*. Foto Wit.



Afb. II. Hoek van Aartswoud; herfst 1932; zonatie v.l.n.r. *Aster Tripolium*, *Agrostis stolonifera* en diverse andere grassen.

Afb. III. Hoek van Aartswoud; herfst 1933; zonatie v.l.n.r. *Phragmites communis*, zeer gemengde weide.

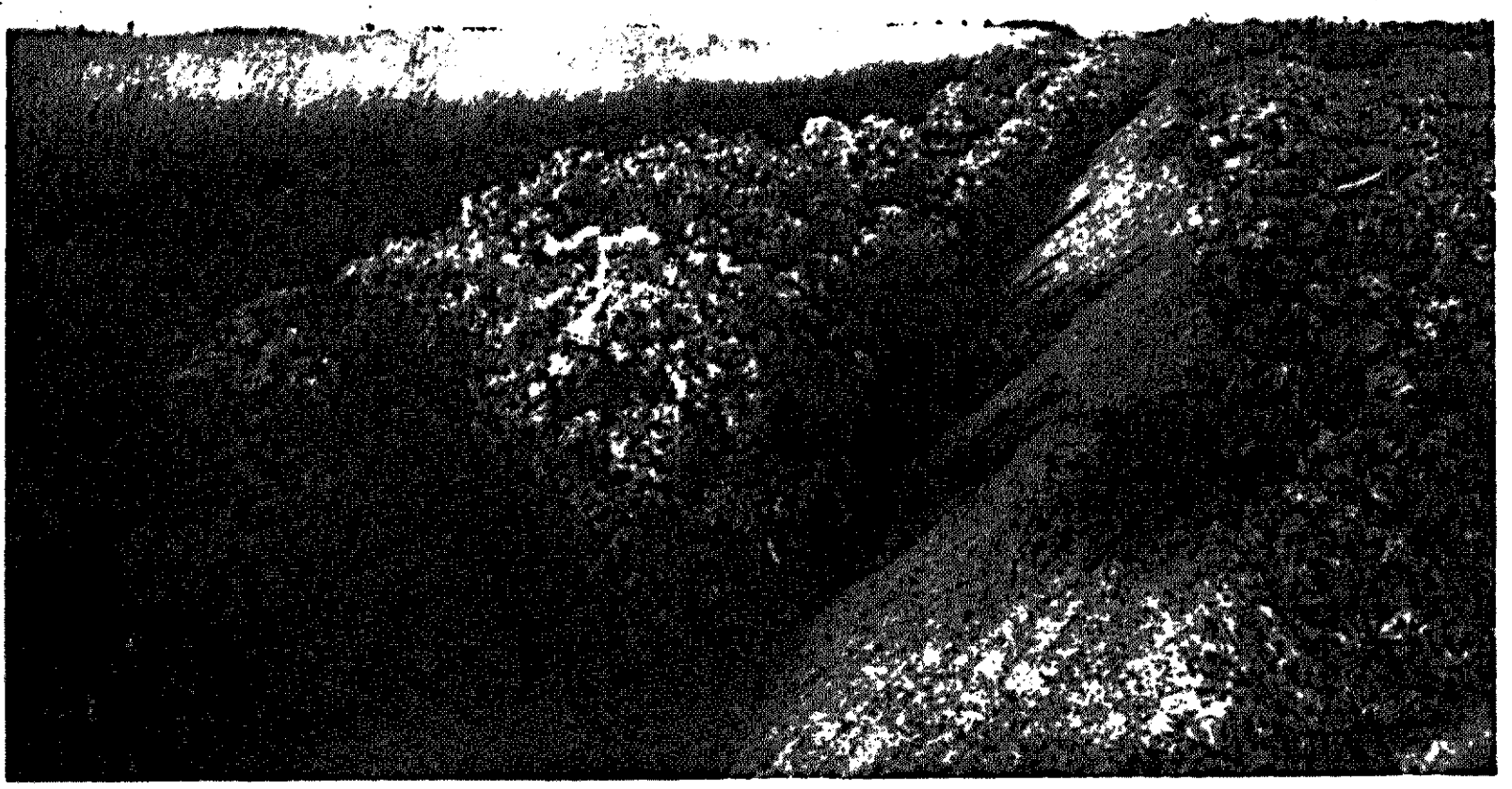
Afb. IV. Bloei van *Aster Tripolium,* de koningin van de Wieringermeer.



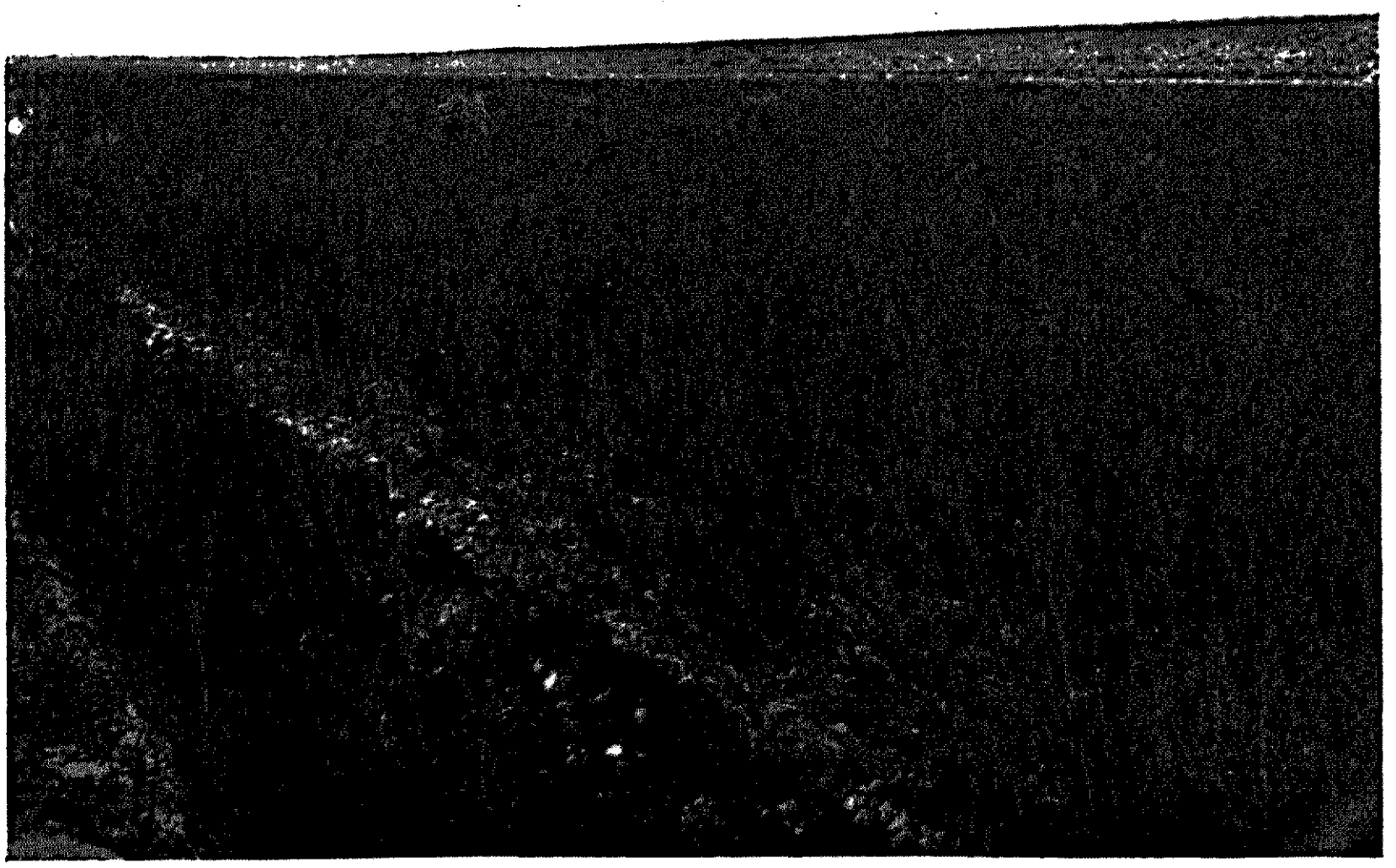
Afb. V. *Aster Tripolium;* een tweejarige plant in volle vruchttooi; de zeeaster begroeiing beslaat hier de volle diepte van de foto (2½ km).

Afb. VI. Weelderig eerstejaarsgezelschap van *Aster Tripolium*, in bloei.

Afb. VII. Weinig vitaal tweedejaars gezelschap van *Aster Tripolium*, de plan-



Afb. VIII. Zeeaster in kavelsloot, bij de uitmonding van een zoete wel; op het water *Lemna minor;* links de noodmengselweide *(Lolium perenne),* bedoeld als onkruid-bestrijding.



Afb. IX. Uitgestrekte *Atriplex littorale* velden in de Sectie D; Sept. 1932;

Afb. X. Kiemplanten van *Atriplex littorale* langs de oppervlakkige barstjes.

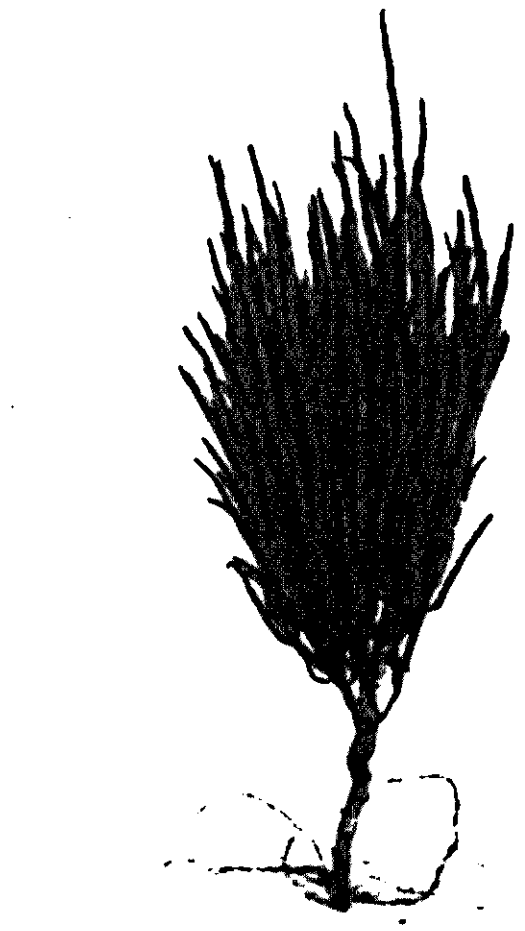
Afb. XI. *Suaeda maritima* gezelschap; ± 3 ha groot; in twee jaar tijds ontstaan uit één plant; op de achtergrond een zoete wel, begroeid met riet,

Afb. XII. Gezelschap van *Atriplex hastatum*, op de achtergrond het electrisch gemaal „De Lelie".

Afb. XIII. Zaailing-aggregaat van *Salicornia herbacea*, No. 1, in het 4e jaar; de vorm bleef constant.

Afb. XIV. Zaailing-aggregaat van *Salicornia herbacea*, No. 16, in het 3e jaar; de vorm bleef constant. Op de achtergrond een zoete wel met riet begroeid.

Afb. XV. Aggregaat van *Salicornia herbacea*, No. 12, in het eerste jaar ongeveer 5000 zaailingen van één moederplant over 500 m verspreid. Foto W i t.



No 1

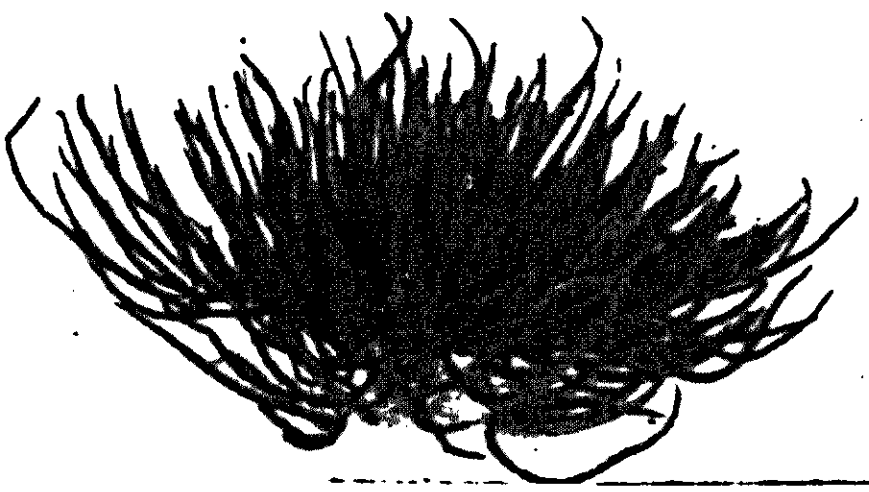
No 2

No 4

Afb. XVI. A. Vormen van *Salicornia herbacea* L.

No 5

No 6



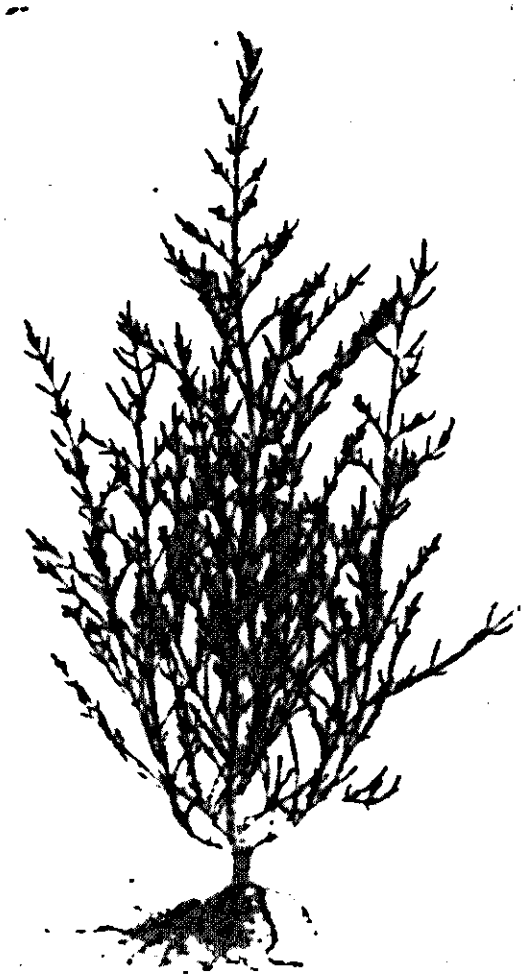
No 7

No 8

Afb. XVI. B. Vormen van *Salicornia herbacea* L.

No 10

No 11



No 12

Afb. XVI. C. Vormen van *Salicornia herbacea* L.

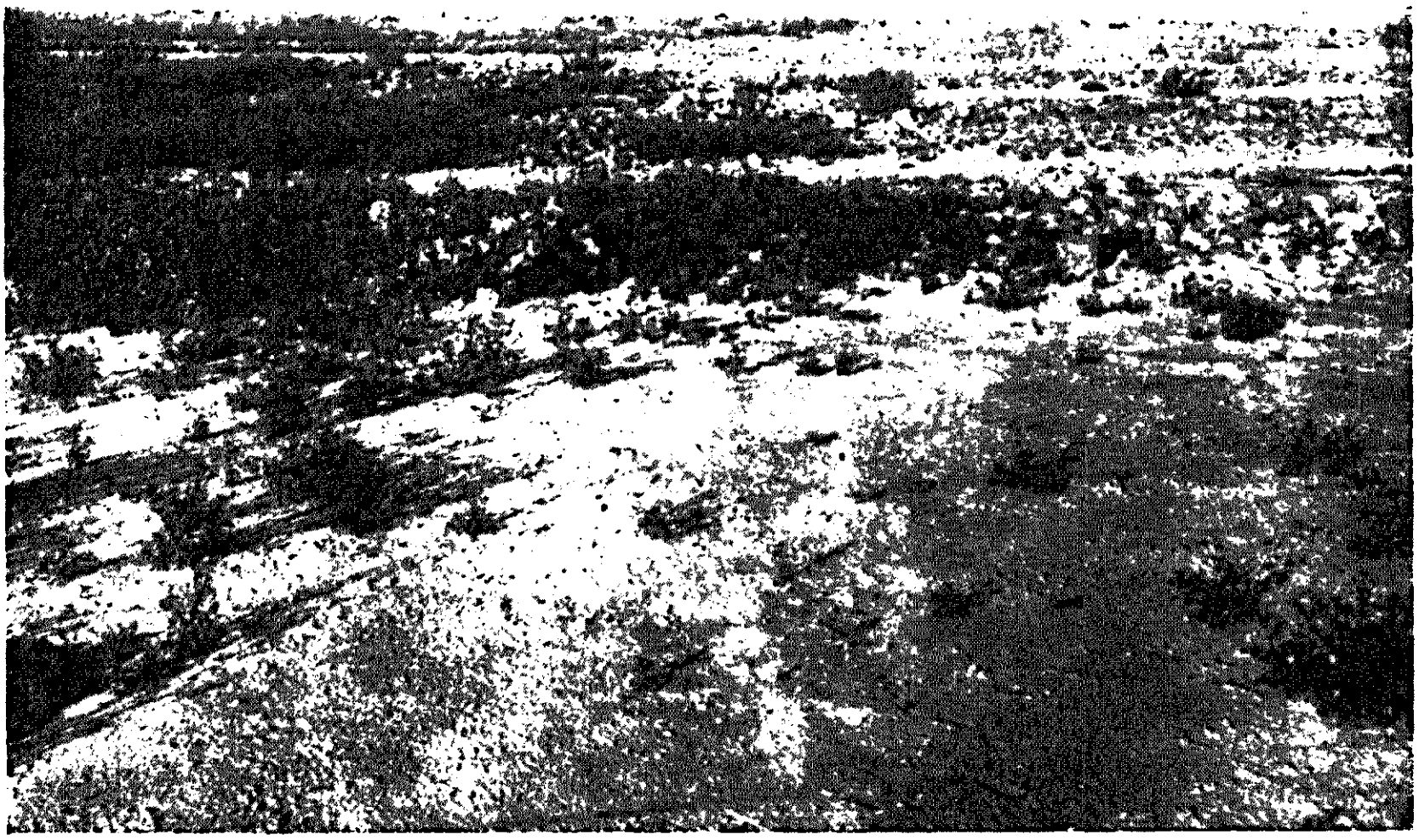
No 14

No 13

No 15

No 16

Afb. XVI. D. Vormen van *Salicornia herbacea* L.



Afb. XVII. *Senecio vulgaris* gezelschap op vrijwel ontzilte grond; de onbegroeide bodem bevat nog 18 gram NaCl per liter bodemvocht in de laag van 10—25 cm. Foto Wit.

Afb. XVIII. Concurrentie van *Atriplex hastatum* en *Senecio vulgaris;* kruiskruid mijdt alle levende *Chenopodiaceae.* Foto Wit.

Afb. XIX. *Senecio vulgaris* rondom afgestorven *Atriplex littorale;* onder het skelet 0—3 gram, voorgrond 10—15 gram NaCl per liter bodemvocht in de laag van 10—15 cm.

Afb. XX. Degeneratie van *Senecio vulgaris* in drie opeenvolgende generaties; v.r.n.l. Mei—Juni, Juli en Augustus generatie.

Afb. XXI. Afgesneden planten van *Suaeda maritima*, doorsnede 1½ m, met duizenden zaden van *Aster* en van andere planten; het type van een steppenruiter. Foto Wit.

Afb. XXII. Reservaat Kavel K 8, door zware regenval blank staand; op de achtergrond zoete welbanen, begroeid met *Phragmites*, *Scirpus*, *Aster*, enz. (1932).

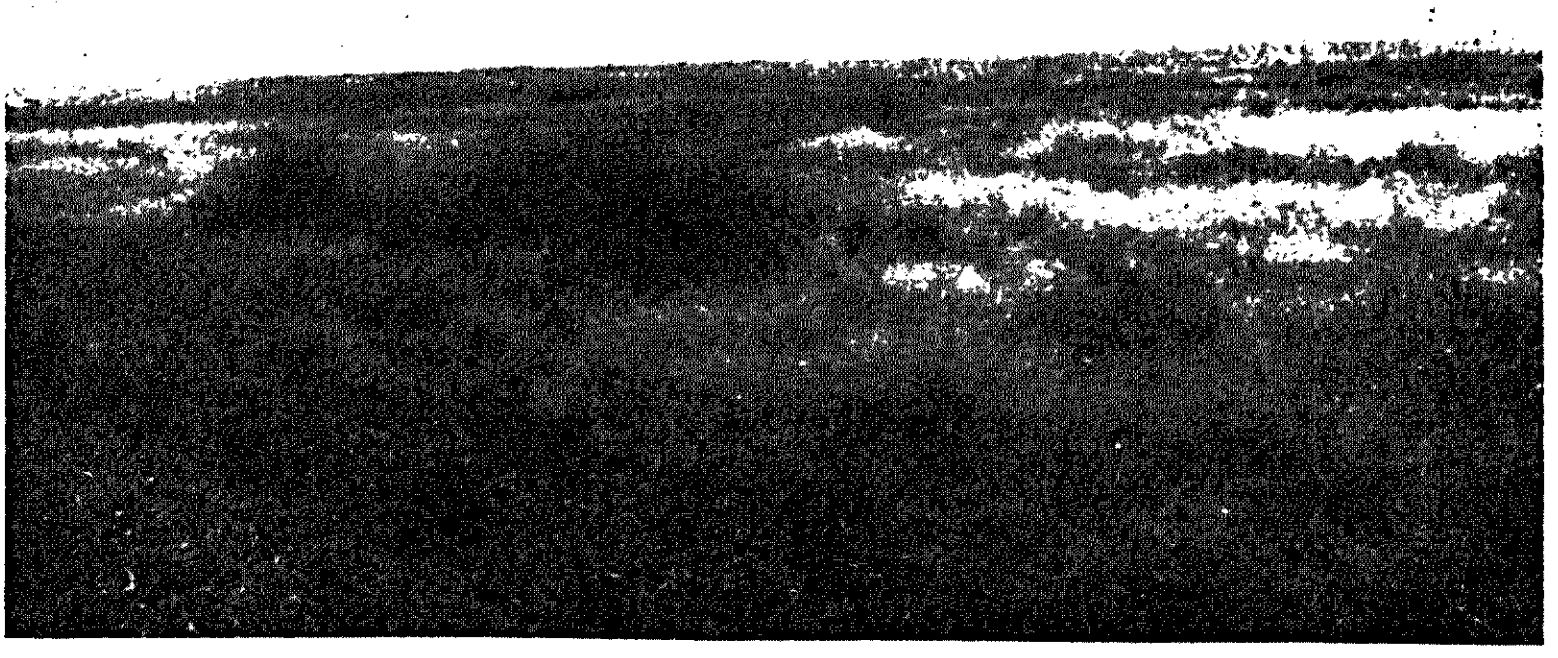
Afb. XXIII. Détail van een zoete wel-baan (1932); bodem op de voorgrond zeer zout.

Afb. XXIV. *Schoenoplectus Tabernaemontani* en *Typha latifolia* in het wellengebied; beide waarschijnlijk aangevoerd door vogels. Foto Prof. Dr. J. Jeswiet.

Afb. XXV. Wierbegroeiing — *Enteromorpha* en *Vaucheria* — in de kwelstrook langs de dijk Medemblik—Den Oever.

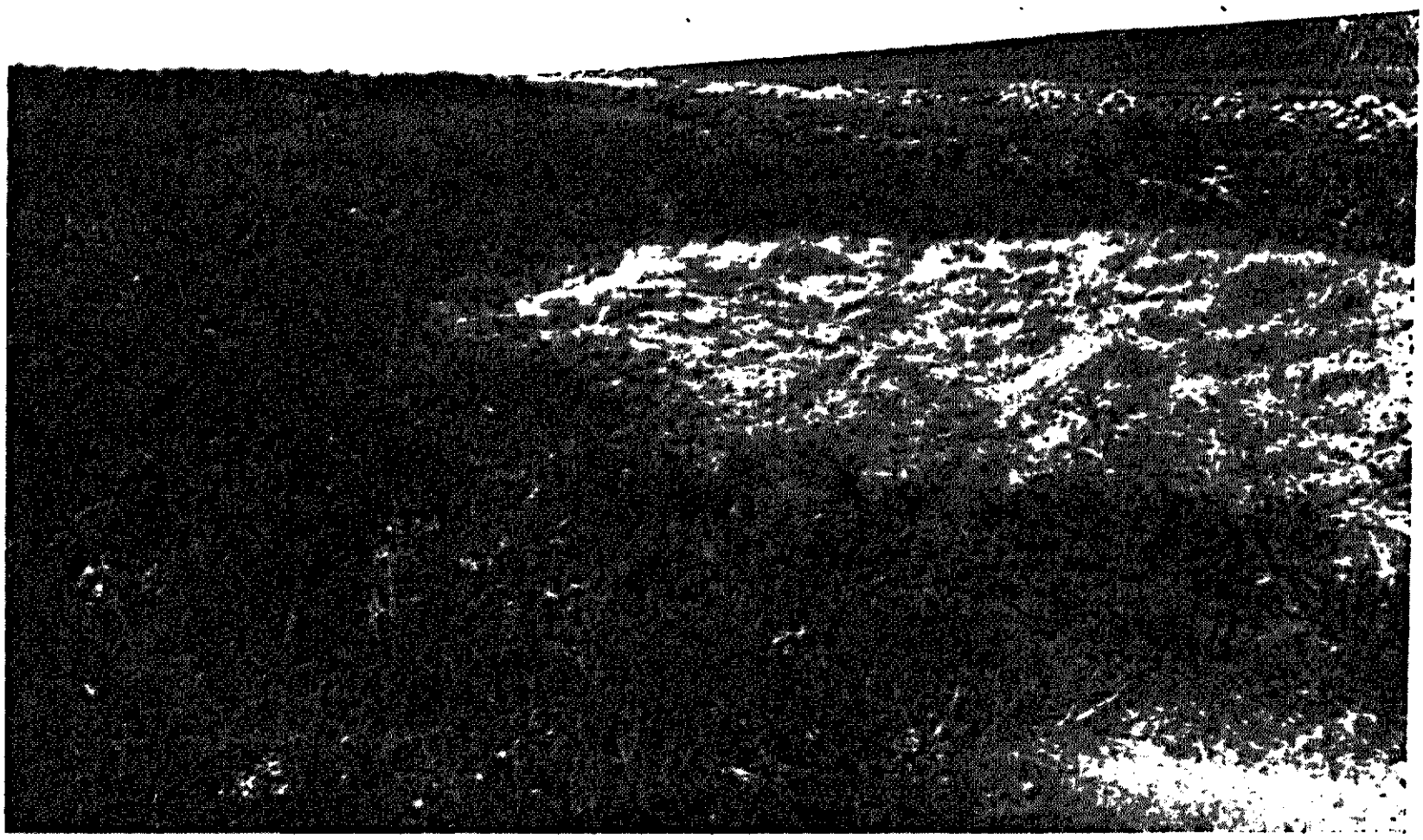
Afb. XXVI. Derde stadium; *Poa annua, Poa trivialis*-weide; slechts de tweejarige *Aster Tripolium* planten kwamen nog tot ontwikkeling.

Afb. XXVII. Derde stadium; complex van aggregaten van *Puccinellia distans*, *Poa annua*, *Phragmites*, enz.; rechtopstaand *Salix alba* en *Epilobium hirsutum*.

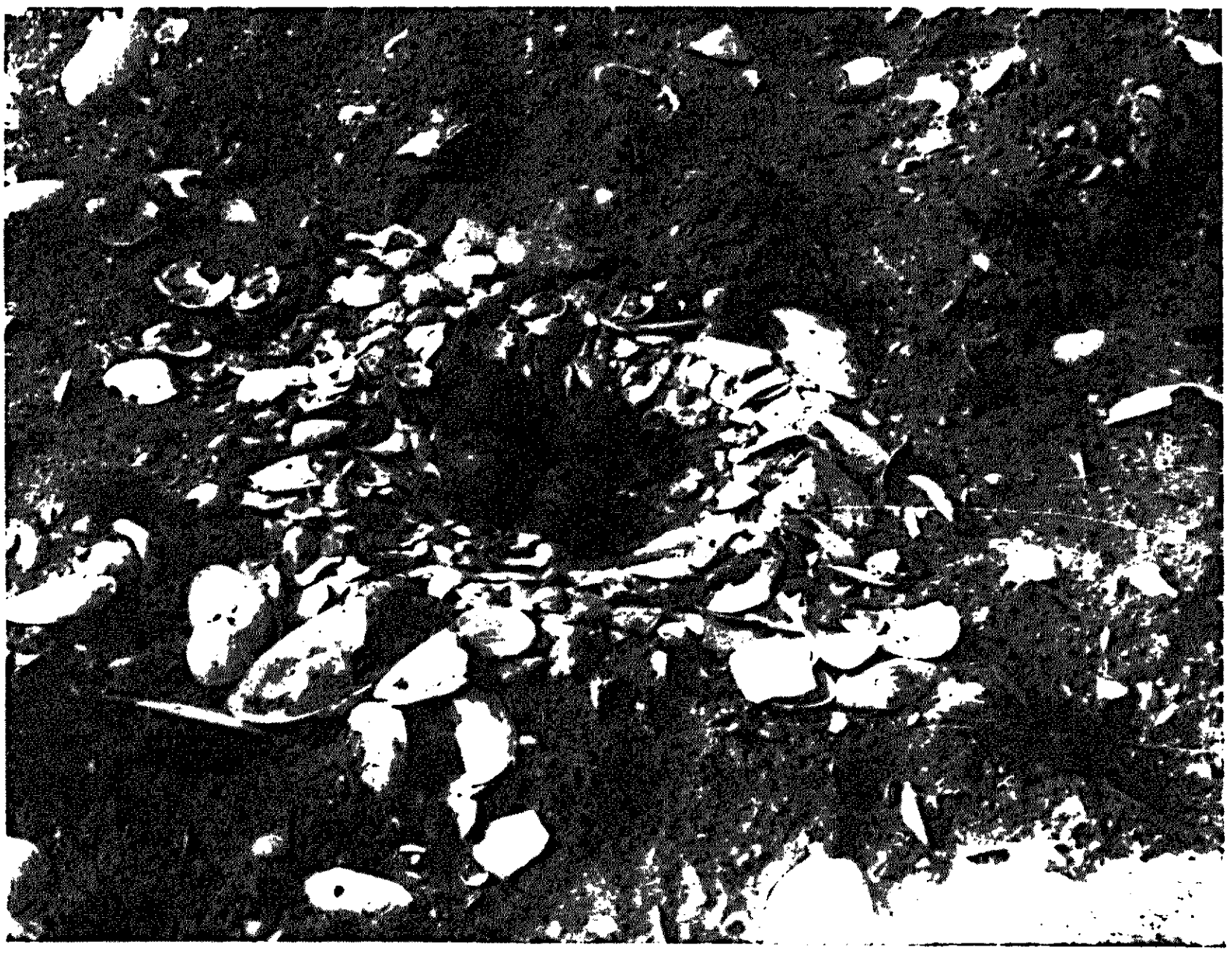


Afb. XXVIII. Weide van *Puccinellia distans* met veel *Spergularia salina* begrensd door *Aster Tripolium* in de kwelstrook benoorden Medemblik; de vindplaats van *Puccinellia pseudo-distans*. Foto A. Companjen.

Afb. XXIX. Derde stadium; weide van *Agrostis stolonifera, Puccinellia distans* en diverse andere grassen op een zandbank. Foto Prof. Dr. J. Jeswiet.



Afb. XXX. Concurrentie tusschen een *Puccinellia distans* aggregaat en *Aster Tripolium.*



Afb. XXXI. Nest van een kluut *(Recurvirostra avosetta* L.) op de vogelkavel M 34.

Afb. XXXII. Nest van een vischdiefje (*Sterna hirundo* L.) tusschen zeeaster planten op de vogelkavel M 34; op de voorgrond het wiervilt.