

MEDEDELINGEN VAN DE LANDBOUWHOGESCHOOL TE WAGENINGEN/NEDERLAND  
52 (6) 167-206 (1952)

ETHOLOGISCHE SYNOECOLOGIE VAN ENKELE  
ONKRUIDASSOCIATIES IN NEDERLAND

SYNÉCOLOGIE ÉTHOLOGIQUE DES ASSOCIATIONS MESSICOLES  
ET RUDÉRALES DES PAYS-BAS

(AVEC RÉSUMÉ)

door (par)

G. SISSINGH

Laboratorium voor Plantensystematiek en -geographie der Landbouwhogeschool,  
Wageningen, Nederland

(Ontvangen/Reçu 28.8.'52)

INHOUD

	P.
I. Inleiding en probleemstelling . . . . .	167
II. Levensvormen en levensvormenspectra . . . . .	169
III. Bloeicurven . . . . .	185
IV. Verspreidingsoecologie . . . . .	193
Résumé . . . . .	201
Literatuurlijst . . . . .	205

HOOFDSTUK I

INLEIDING EN PROBLEEMSTELLING

Na in een voorgaande publicatie (SISSINGH, 41) een sociologisch-systematische beschrijving van de onkruidassociaties in Nederland te hebben gegeven, heeft het oorspronkelijk in de bedoeling gelegen, in de onderhavige studie de synoecologie dier associaties te behandelen.

Daartoe door een financiële bijdrage van het HESSELINK VAN SUCHTELEN-fonds in staat gesteld, heeft schrijver dezes in de zomer en het najaar van 1944 - in samenwerking met Ir P. TIDEMAN - een honderdtal grondmonsters, behorende tot een zeventigtal bodemprofielen van verschillende, goed getypeerde en nauwkeurig beschreven onkruidassociaties uit alle delen van Nederland verzameld, welke daarna op het landbouwscheikundig laboratorium van Prof. J. HUDIG zouden worden onderzocht. Door de bombardementen van de geallieerde strijdkrachten op 17 September 1944 op de Wageningse berg uitgevoerd, is dit

2011054

laboratorium verwoest en gingen tevens alle grondmonsters verloren. De analyses, onder leiding van Dr Ir J. J. DUYVERMAN volgens de methode MORGAN-VENEMA van een deel der monsters gemaakt, waren niet voldoende, om daaruit belangrijke conclusies te trekken, te meer, daar de bijbehorende slibanalyses nog niet waren uitgevoerd.

De benoeming van de schrijver in December 1945 tot houtvester in de houtvesterij „De Graafschap” ontnam hem de mogelijkheid, het begonnen onderzoek naar de mesologische synoecologie der onkruidassociaties voort te zetten. Daarom moest hij zich in het volgende beperken tot de „ethologische synoecologie” (foutievelijk spreekt men ook van „biologie”) der associaties.

Uitgaande van de overweging, dat de milieufactoren van de groeiplaats zich weerspiegelen in het levensvormenspectrum (BRAUN-BLANQUET, 3), worden in hoofdstuk II voor de verschillende onkruidassociaties de levensvormenspectra berekend. Hierbij is gebruik gemaakt van de indeling in levensvormen, zoals die door RAUNKIAER (30 t/m 32) werd gegeven, waarbij de groep der therophyten naar behoefte verder werd onderverdeeld. Nadat voor iedere soort de levensvorm was vastgesteld (zie hiervoor: SISSINGH, 41, blz. 217 t/m 224 „Levensvorm, verspreidingstype en sociologische waardering der voornaamste onkruiden”) werden de levensvormenspectra berekend aan de hand van een methode, die door SCHWICKERATH (36, 39) was uitgewerkt. Door vergelijking der zo verkregen spectra onderling kunnen nu conclusies worden getrokken over de eisen, die de verschillende associaties aan het milieu – en wel in het bijzonder het microklimaat – stellen. Tevens wordt hierbij een inzicht verkregen in de syngenesen en de ontwikkelingsstadia, die de diverse associaties vertegenwoordigen.

In hoofdstuk III is getracht de levenscyclus der associaties aan de hand van phaenologische data vast te leggen. De verschillende onkruidgemeenschappen der *Rudereto-Secalinetea* hebben ieder hun eigen levenscyclus en vegetatieperiode, welke samenhangt met het land van herkomst van de associatie en de selectie, die het milieu uitoefent. Het best bekende phaenologische stadium is de bloei en om nu een indruk te krijgen van de levensloop der associaties, zijn met behulp van de bloeitijden, zoals deze in de flora's (13, 14, 26) staan vermeld, „bloEICURVEN” opgesteld. Door vergelijking van de bloEICURVEN onderling, krijgt men een indruk van de wijze, waarop de verschillende associaties de levenscyclus doorlopen.

Tenslotte is in hoofdstuk IV getracht een inzicht te verkrijgen in de verspreidingsoecologie en de rol, die de verschillende agentia (water, wind, mens en dier) daarbij spelen. Hiertoe werden met behulp van de literatuur (11, 33, 52), aangevuld met eigen waarnemingen, van alle in de tabellen voorkomende soorten de diasporen bestudeerd en de verspreidingstypen vastgesteld (zie: SISSINGH, 41, blz. 217 t/m 224), waarna de disseminatiespectra der associaties werden berekend. Onderlinge vergelijking der spectra leert ons wetenswaardigs omtrent de invloed der verschillende agentia op de disseminatie.

Hoewel door het bovenstaande de ethologische synoecologie nog geenszins is uitgeput – hoe interessant zou het bijvoorbeeld niet zijn de levensvormenspectra in de zin van IVERSEN (vgl. WESTHOFF, 52) te berekenen en deze in verband te brengen met de waterhuishouding der onkruidassociaties? – heb ik gemeend, het hierbij te moeten laten. Indien deze studie in staat is de belangstelling voor de sociologie en in het bijzonder de synoecologie der onkruidassociaties te wekken, is immers het gestelde doel reeds volledig bereikt.

## LEVENSVORMEN EN LEVENSVORMENSPECTRA

Daar de associaties in de zin van BRAUN-BLANQUET in het algemeen niet alleen floristisch en genetisch, maar ook synoecologisch gekarakteriseerde vegetatie-eenheden zijn, heeft de vergelijkende studie der levensvormenspectra van de verschillende plantenassociaties goede resultaten opgeleverd (1, 5, 8, 21, 22, 42, 43, 44, 52 e.a.). De milieufactoren van de standplaatsen weerspiegelen zich immers in de bijbehorende levensvormenspectra: „Jede Pflanzengesellschaft besteht aus der Vereinigung einer bestimmten Auswahl von Lebensformen. Jeder Standort bevorzugt bestimmte Lebensformengruppen und schlieszt andere nahezu völlig aus.” (BRAUN-BLANQUET, 3).

Uitgaande van deze overweging moet het de moeite waard zijn, ook de levensvormen der onkruiden te bestuderen en de levensvormenspectra der onkruidassociaties te berekenen.

WARMING (49) geeft een uitstekende definitie van de levensvorm, die als volgt luidt: „Ved Livsform (Vegetationsform) forstaaer jeg den Form, som Plantens (Individets) vegetative Legeme er iklaedt i Harmoni med Omverdenen, under dens Livsførelse fra Vuggen til Graven, fra Spiringen af Frø, til Døden intraeder” (Onder levensvorm (vegetatievorm) versta ik die vorm, die het vegetatieve lichaam van de plant (van het individue) vertoont in harmonie met de buitenwereld (het milieu), waarin zich de levensprocessen afspelen, van de wieg tot aan het graf, van de kieming tot aan de zaadrijping, tot aan de dood).

BRAUN-BLANQUET (3) zegt hierover: „Unter dem Begriff der „Lebensform” fassen wir Lebewesen zusammen, deren Gesamtbau mehr oder weniger deutlich ausgeprägte gleichartige Anpassungserscheinungen an den Lebenshaushalt aufweist.”

Door de buitengewoon grote vormenrijkdom van de natuur zou een indeling naar alle mogelijke aanpassingen <sup>1)</sup> van de planten een ingewikkeld systeem nodig maken, indien men al deze vormen tot hun recht zou willen laten komen. Men heeft daarom reeds vroeg getracht, volgens enkele eenvoudige kenmerken een systeem te ontwerpen. RAUNKIAER (30, 31) deed de meest gelukkige keuze door als richtsnoer de aanpassing aan het ongunstige jaargetijde te nemen. Zijn systeem, later enigszins gewijzigd door BRAUN-BLANQUET (3) vindt men in verschillende leerboeken weergegeven (zie BRAUN-BLANQUET 3, DE LEEUW 7, en MELTZER en WESTHOFF 25).

De voornaamste door RAUNKIAER onderscheiden levensvormen zijn de therophyt (eenjarige plant, annuel), de geophyt (onderaards overwinterende plant), de hemicryptophyt (aan de aardoppervlakte overwinterende plant), de chamaephyt (boven, doch in de nabijheid van de grond overwinterende dwergstruiken), de phanerophyt (op grote afstand van de grond in de lucht overwinterende bomen, struiken en lianen), de hydrophyt (waterplant) en enkele andere meer. Ieder dezer levensvormen kan naar behoefte in sub-vormen worden onderverdeeld. De hier gevolgde indeling luidt als volgt:

<sup>1)</sup> Aanpassing is hier niet gedacht als een actieve eigenschap van de plant. Het milieu dicteert „dat wens ik toe te laten” en selecteert. Deze selectie wordt door de plant ondergaan, een passieve aanpassing aan het milieu als resultaat van de strijd om het bestaan.

## THEROPHYTEN

- Ta Therophyta aestivalia (zomerannuellen)
- Th Therophyta hiernalia (winterannuellen)
- Tb Therophyta biannuella (tweejarige planten)
- Te Therophyta epeteia (in zomerdracht overwinterende annuellen)

## GEOPHYTEN

- Gb Geophyta bulbosa (knolgeophyten)
- Grh Geophyta rhizomata (wortelstokgeophyten)
- Gr Geophyta radicigemma (wortelknopgeophyten)

## HEMICRYPTOPHYTEN

- Hs Hemicryptophyta scaposa (schachtplanten)
- Hr Hemicryptophyta rosulata (rozetplanten)
- Hc Hemicryptophyta caespitosa (horstplanten)
- Hsc Hemicryptophyta scandentia (klimplanten)

## HYDROPHYTEN

- HH Hydrophyta radicania (wortelende waterplanten)

## CHAMAEPHYTEN

- Chr Chamaephyta reptantia (kruipende planten)
- Chv Chamaephyta velantia (dwergstruiken)

## PHANEROPHYTEN

- MP Macrophanerophyta (bomen)
- NP Nanophanerophyta (struiken)
- Psc Phanerophyta scandentia (lianen)

De meeste van deze levensvormen werden reeds vroeger onderscheiden en men vindt ze bij vele auteurs [RAUNKIAER (30, 31), ALLORGE (1), BRAUN-BLANQUET (3, 7), TÜXEN (42), LIBBERT (21 t/m 23), QUANTIN (29), DIEMONT (8), ELLENBERG (10), BLONDEL (2), WESTHOFF (52) enz.] terug. Alleen aan de groep der therophyten werd tot nog toe weinig aandacht besteed. Daar deze echter in onze klasse (*Rudereto-Secalinetea*) een zéér voorname, zo niet de hoofdrol speelt, bleek het nodig haar nader onder de loupe te nemen.

De therophyten hebben in het algemeen een korte levensduur, welke varieert van luttele weken tot een à anderhalf jaar. Sommige van hen zijn in staat de periode van zaad tot zaad in een à twee maanden te doorlopen en zodoende meerdere generaties per jaar voort te brengen. De verschillende generaties leven in verschillende jaargetijden en dus onder sterk uiteenlopende klimaatsomstandigheden. Sommige van hen zijn zo onafhankelijk van klimaatsinvloeden, dat men practisch het gehele jaar door groene en zelfs bloeiende individuen kan aantreffen. Het zijn de in zomerdracht overwinterende annuellen of *therophyta epeteia* (Te)<sup>1)</sup>. Voorbeelden van deze groep zijn: *Stellaria media*, *Poa annua*, *Senecio vulgaris*, *Lamium purpureum*, *Capsella bursa-pastoris*, *Viola tricolor* ssp. *arvensis*, *Veronica agrestis* enz.

Andere groepen van therophyten worden gevormd door die annuellen, welke slechts één generatie per jaar voortbrengen. Al naar gelang de levensduur wisselt tussen enkele weken of maanden en meer dan een jaar onderscheidt men hen in annuellen en biannuellen.

De annuellen, welke per jaar slechts één, of bij uitzondering een tweede, generatie voortbrengen, zijn in hoge mate aan de invloeden van het klimaat onderhevig. Ons klimaat kent voor hen een ongunstige periode, die zij als zaad doorbrengen. Voor sommige van hen is deze ongunstige periode de winter. Hoge temperaturen of wel narijping gedurende de koude periode (dormancy)

<sup>1)</sup> Een nieuwe term, welke ik aan Dr W. C. DE LEEUW te danken heb.

zijn nodig om het zaad te doen kiemen (FEEKES, mnsr.). De planten kiemen in het voorjaar of de voorzomer, bloeien en fructificeren in de zomer. Het zijn de zgn. zomerannuellen of *therophyta aestivalia* (Ta). Voorbeelden er van zijn: *Echinochloa crus-galli*, *Setaria*-, *Digitaria*-, *Polygonum*-, *Chenopodium*-, *Atriplex*- en *Bidens*-soorten.

Voor een andere groep vormt juist de droge zomer het ongunstige jaargetijde. De soorten, die tot deze groep behoren kiemen in de late zomer of herfst, brengen de winter als rozet door en bloeien en fructificeren in het daaropvolgende voorjaar, om tegen de zomer af te sterven. Het zijn de winterannuellen of *therophyta hivernalia* (Th). Voorbeelden er van zijn *Erophila verna*, *Arabidopsis thaliana*, *Teesdalia nudicaulis*, *Holosteum umbellatum*, *Alopecurus myosuroides*, *Anthoxanthum aristatum*, *Veronica triphyllos*, verschillende papavers enz. De meeste van hen zijn facultatief winterannuel, doch enkele zijn dit obligaat, b.v. *Bromus*-soorten (*Bromus mollis* en *B. secalinus*). Deze komen, ook indien zij reeds vroeg in de zomer kiemen, in hetzelfde jaar niet meer tot bloei en moeten – alvorens tot bloei te geraken – eerst een koude periode als rozet hebben doorgemaakt.

Zeer nauw verwant aan de groep der obligate winterannuellen is die der biannuellen. In tegenstelling tot de winterannuellen, die in enkele maanden de levenscyclus doorlopen, hebben de biannuellen een levensduur van één tot anderhalf jaar. Overigens is de overeenkomst zeer groot: zij kiemen in het voorjaar of de zomer, soms ook in de herfst van het ene jaar, overwinteren als rozet en bloeien en fructificeren in het volgende jaar, om tegen de herfst van dat jaar af te sterven. Het verschil met de winterannuellen is hierin gelegen, dat men hier gedurende een deel van het jaar twee generaties naast elkaar kan aantreffen, nl. de rozet en de volwassen plant. Dit verschil is m.i. echter niet essentieel, zodat ik hen – zulks in tegenstelling tot BRAUN-BLANQUET (3, blz. 249) die ze tot de hemicryptophyten rekent – als *therophyta biannuella* (Tb) bij de therophyten zou willen aansluiten. Voorbeelden ervan zijn: *Erigeron canadensis*, *Oenothera biennis*, *Digitalis purpurea*, *Lepidium*-, *Sisymbrium*- en *Melilotus*-soorten, *Berteroa incana*, *Melandrium album* enz.

Niet steeds heeft een soort in de verschillende associaties dezelfde levensvorm. Hierop werd reeds door BRAUN-BLANQUET (3, blz. 257) gewezen.

Van sommige winterannuellen (Th) zoals b.v. *Centaurea cyanus*, *Papaver rhoeas*, *Sinapis arvensis* en *Vicia hirsuta* kan een gedeelte van het zaad direct na het rijpen kiemen en zodoende kan men vertegenwoordigers van deze groep ook een enkele maal in de zomerannuelle *Chenopodietalia*-associaties aantreffen. Omgekeerd kunnen ook zomerannuellen (Ta) zoals b.v. *Euphorbia helioscopia*, *Lycopsis arvensis*, *Matricaria inodora*, *Sonchus asper* en *S. oleraceus* direct na de zaadrijping in het najaar kiemen en dan, in zachte winters, in zomerdracht overwinteren (Te), terwijl het ook kan voorkomen, dat onder normale omstandigheden in zomerdracht overwinterende annuellen (Te) in bijzonder strenge winters afsterven en dan tot zomerannuellen (Ta) worden [vergelijk KORSMO (20) en WEHSARG (50).]

Er blijken dus soorten te zijn, wier individuen op een bepaalde standplaats in grote meerderheid tot een bepaalde levensvorm behoren, terwijl een klein aantal planten, hetzij geregeld, hetzij onder abnormale weersomstandigheden, strikt genomen tot een andere levensvorm zouden moeten worden gerekend. Het rekening houden met deze uitzonderingen zou het beeld der spectra echter veeleer vertroebelen dan verhelderen, nog daargelaten, dat zulks in de practijk

onuitvoerbaar zou zijn. In dergelijke gevallen is hier dan ook voor iedere soort één bepaalde levensvorm aangehouden, teneinde zodoende de levensvormenspectra der verschillende associaties onderling vergelijkbaar te doen zijn.

Een ander voorbeeld van levensvormwisseling geeft ons *Rumex acetosella*, welke soort in de *Corynephorretalia*-associaties als schachthemicrocryptophyt (Hs) optreedt, terwijl zij zich in de akkers als wortelknopgeophyt (Gr) gedraagt en dus een aanpassing aan het ploegen en eggen vertoont. In dergelijke gevallen moeten de exemplaren van een bepaalde soort dus in het ene milieu voor 100% tot een andere levensvorm gerekend worden dan in het andere. Het is dan dus mogelijk verschillende levensvormen vast te stellen al naar gelang de associatie, waarin de soort voorkomt, wisselt. In zulke gevallen is daarmee wél rekening gehouden.

Thans iets over de levensvormenspectra. Voor het berekenen van het levensvormenspectrum van een plantengEZELSchap zijn verschillende methoden in gebruik (TÜXEN en ELLENBERG, 250). De tot voor kort algemeen gebruikte methode bestaat uit het berekenen van de soorten der verschillende levensvormen als percentage van het totaal aantal soorten [ALLORGE (1), TÜXEN (229), LIBBERT (21, 22), QUANTIN (29), BRAUN-BLANQUET (5) e.a.].

Volgens sommige plantensociologen [SCHWICKERATH (36 t/m 38), KLIKA, TÜXEN en ELLENBERG (44), ELLENBERG (10)] kleeft aan deze methode het nadeel, dat het voor de kenschetsing van synoecologische verhoudingen geenszins onverschillig is, in welke hoeveelheden (abundantie en dominantie) de verschillende levensvormen optreden. Genoemde auteurs betrekken daarom de volgens de schaal van BRAUN-BLANQUET geschatte dominantie der soorten in de berekening. Hierbij wordt aan ieder cijfer der zesdelige Braunsche schaal (+ - 5) een bepaalde waarde toegekend. TÜXEN en ELLENBERG (44) hebben voorgesteld aan de cijfers de middelwaarden der procentuele dekkingsintervallen toe te kennen, terwijl SCHWICKERATH (36) meent de waarde van de cijfers zelf te kunnen nemen, waarbij hij aan + de waarde  $\frac{1}{4}$  toekent. In een knappe verhandeling toont SCHWICKERATH (39) aan, dat deze waarden x volgens de logarithmische functie  $y = a \log (x - x_0)$  van de middelwaarden y zijn af te leiden. Men krijgt dus:

TABEL 1

Dominantie-schaal volgens Braun-Blanquet	Interval der dekkingsgraden Tx. et Ellenb.	Middelwaarden Tx. et Ellenb.	Interval der dekkingsgraden Schwickerath	Waardering vlg. Schwickerath
5	75-100	87,5	$\frac{3}{4} - 1$	5
4	50- 75	62,5	$\frac{1}{2} - \frac{3}{4}$	4
3	25- 50	37,5	$\frac{1}{4} - \frac{1}{2}$	3
2	5- 25	15,0	$\frac{1}{15} - \frac{1}{4}$	2
1	0,2- 5	2,5	$\frac{1}{60} - \frac{1}{15}$	1
+	0- 0,2	0,1	$0 - \frac{1}{60}$	$\frac{1}{4}$
<i>Echelle de dominance d'après Braun-Blanquet</i>	<i>Intervalle du degré de dominance d'après Tüxen et Ellenberg</i>	<i>Valeur moyenne Tx. et Ellenberg</i>	<i>Intervalle du degré de dominance d'après Schwickerath</i>	<i>Appréciation d'après Schwickerath</i>

De drie hier genoemde methoden werden door mij onderling op hun bruikbaarheid vergeleken. Daarbij is gebleken, dat de methode van SCHWICKERATH verre de voorkeur verdient boven de beide andere. Immers terwijl de eerste methode in het geheel geen rekening houdt met de dominantie der soorten,

wordt bij de methode van TÜXEN en ELLENBERG de betekenis van de dominantie overschat, terwijl de waardering van de presentie geheel in het gedrang komt. De methode van SCHWICKERATH ter bepaling van het levensvormenspectrum houdt het midden tussen de beide voorgaande en laat zowel dominantie als presentie tot hun recht komen. De in tabel 2 (blz. 174) gegeven biologische spectra zijn dan ook alle volgens de methode van SCHWICKERATH berekend <sup>1)</sup>.

Beschouwen wij thans figuur 1<sup>2)</sup>, waarin de spectra van enkele associaties zoals het *Papaveretum argemone*, het *Chrysanthemo-Sperguletum*, het *Malachieto-Bidentetum*, het *Plantaginetum-Lolietum*, het *Berteroetum incanae* en het *Balloteto-Arcietum* als even zovele typische vertegenwoordigers der verschillende, tot onze klasse behorende, orden respectievelijk verbonden: *Secalinetalia*, *Chenopodietalia*, *Bidentetalia*, *Potentilletalia* en *Onopordetalia* (*Onopordion* en *Arction*) in beeld zijn gebracht. Het valt direct op, dat het in hoofdzaak twee levensvormen zijn – nl. de therophyten en de hemicryptophyten – die in de onkruidgezelschappen een hoofdrol spelen. In vergelijking daarmee treden andere levensvormen zoals geophyten, chamaephyten en phanerophyten sterk op de achtergrond. De op z'n minst twee maal per jaar geploegde akkers (*Secalinetalia* en *Chenopodietalia*) herbergen bijna uitsluitend therophyten (75–95 %). Hetzelfde geldt voor de vloedmerken aan de zee kust (*Cakiletalia maritimae*) en in iets mindere mate ook voor de vegetatie der rivieroeveren (*Bidentetalia*: 60–70 % therophyten).

Naarmate de ruderaal associaties hoger ontwikkeld, langer van levensduur en bestendiger zijn, maakt de therophyt plaats voor andere levensvormen. De daling van het therophytenpercentage kan men in de *Potentillo-Polygonetalia* gezelschappen reeds duidelijk waarnemen (*Plantaginetum-Lolietum* met plm. 60 % therophyten). In de associaties van het *Onopordion* wisselt het percentage therophyten nog tussen 45 en 75 %, in die van het *Arction* tussen 25 en 60 %. In het *Tanaceto-Artemisietum* bedraagt het nog slechts 23 %. Nog armer aan therophyten zijn de *Atropetalia*-gezelschappen.

Gepaard aan deze daling van het therophytenpercentage met de toename van de levensduur en de bestendigheid der onkruidgezelschappen gaat een stijging van het percentage der hemicryptophyten. Terwijl laatstgenoemde levensvorm in de akkerassociaties (met 2–10 %) nog nagenoeg ontbreekt, loopt haar percentage in het *Bidention* reeds op tot 15 à 25 %. In de orde der *Onopordetalia* stijgt het plotseling zeer sterk (*Onopordion* 15–30 %; *Arction*: 30–55 %). Het hoogste percentage hemicryptophyten vindt men in het *Tanaceto-Artemisietum* (54 %).

Iedere orde en ieder verbond wordt door een eigen levensvorm of levensvormencombinatie gekenschetst. Voor de orde der *Secalinetalia* is de wintertherophyt kenmerkend. Uitgesproken geldt dit voor het *Scleranthion annui*, waar de winterannuel overheerst (Th). In het *Eu-Secalinion* deelt zij de voorname plaats met de zomertherophyt (Th/Ta).

In de orde der *Chenopodietalia* zijn het de zomertherophyt en de in zomer dracht overwinterende therophyt, die haar kenschetsten (Ta/Te).

De *Cakiletalia maritimae* zijn een typische zomerannuelenorde (Ta). In de

<sup>1)</sup> Dezelfde methode is met goed resultaat toegepast door WESTHOFF (52) na overleg tussen hem en schrijver dezes.

<sup>2)</sup> Voor het vervaardigen van de figuren breng ik hier gaarne dank aan de heer B. J. VAN TONGEREN, tekenaar-lithograaf in algem. dienst aan de Landbouwhogeschool te Wageningen.

TABEL 2. Levensvormenspectra berekend volgens de methode van SCHWICKERATH

Orde (ordre)	Secalinetalia		Chenopodietalia					Potentillet.	Onopordetalia				
Verbond (alliance)	Scleranthion	Secalinion	Pan. Set.	Polygono-Chenopodion			Chen-mur.	Polyg. avic.	Arction		Onopordion.		
Associaties (associations)	Arnosereto-Scleranthetum (typicum) Papaveretum argemone (typicum) Legousietum speculum-venetis (type)	Linarietum spuriae sherardietosum Linarietum spuriae equisetosum	Echinochloeto-Setarietum (typicum)	Chrysanthemo-Sperguletum (typicum) Mercurialetum annuae Veroniceto-Lamietum	Oxaleto-Chenopodietum gnaphalictosum Oxaleto-Chenopodietum stachyctosum	Chenopodieto-Urticetum urentis (typicum)	Plantagineto-Lolietum (typicum)	Hordeetum murini (typicum) Lappa notha-Ballota nigra-associatie Tanaceteto-Artemisietum (typicum)	Melilotetum albae Beteoetum incanae (typicum) Bromus tectorum-Corispermum-associatie Echlieto-Verbasectum				
Ta	15 14 16	35 47	64	56 46 27 52 40	60	44	36 17 9	3 13 27 3					
Te	13 13 12	4 9	21	23 36 52 26 32	27	19	17 10 3	2 6 7 12					
Th	60 66 59	40 21	2	4 3 1 2 -	-	-	1 - 2	6 3 25 2					
Tb	- - -	- - -	-	- - - - -	4	3	5 8 9	53 30 14 28					
Gb	- - - 1	1 1	-	- - - - -	-	-	- - -	- - - -					
Grh	- 1 3	2 7	1	7 7 6 6 11	1	-	2 4 1	10 4 4 4					
Gr	2 2 5	6 11	3	7 6 10 8 13	1	-	4 8 18	8 21 12 10					
Hs	10 2 3	10 2	9	2 1 2 2 1	3	11	24 41 46	15 12 6 15					
Hr	- 1 1	- 2	-	1 1 1 3 2	3	22	6 4 5	1 4 1 13					
Hc	- - -	- - -	-	- - - - -	-	-	2 1 3	- 6 2 2					
Chr	- 1 -	2 -	-	- - 1 1 1	1	1	3 5 4	1 1 - 4					
Chv	- - -	- - -	-	- - - - -	-	-	- - -	1 - 2 6					
HH	- - -	- - -	-	- - - - -	-	-	- - -	- - - -					
NP	- - -	- - -	-	- - - - -	-	-	- 1 -	- - - -					
MP	- - -	- - -	-	- - - - -	-	-	- - -	- - - -					
Psc	- - -	- - -	-	- - - - -	-	-	- 1 -	- - - 1					
T	88 93 87	79 77	87	83 85 80 80 72	91	66	59 35 23	64 52 73 45					
G	2 3 9	9 19	4	14 13 16 14 24	2	-	6 12 19	18 25 16 14					
H	10 3 4	10 4	9	3 2 3 5 3	6	33	32 46 54	16 22 9 30					
Ch	- 1 -	2 -	-	- - 1 1 1	1	1	3 5 4	2 1 2 16					
HH	- - -	- - -	-	- - - - -	-	-	- - -	- - - -					
P	- - -	- - -	-	- - - - -	-	-	- 2 -	- - - 1					
Totaal	100 100 100	100 100	100	100 100 100 100 100	100	100	100 100 100	100 100 100 100					

*Bidentetalia* nemen naast de zomertherophyten ook de hydrophyten een voorname plaats in (Ta/HH).

Kenmerkend voor de *Potentilletalia*-orde is de rozet-hemicryptophyt (Hr), voor de *Onopordetalia* de schacht-hemicryptophyt (Hs). In het *Arction*-verbond deelt deze levensvorm de voornaamste plaats met de zomerannuel (Hs/Ta); in het *Onopordion* met de biannuel (Hs/Tb).



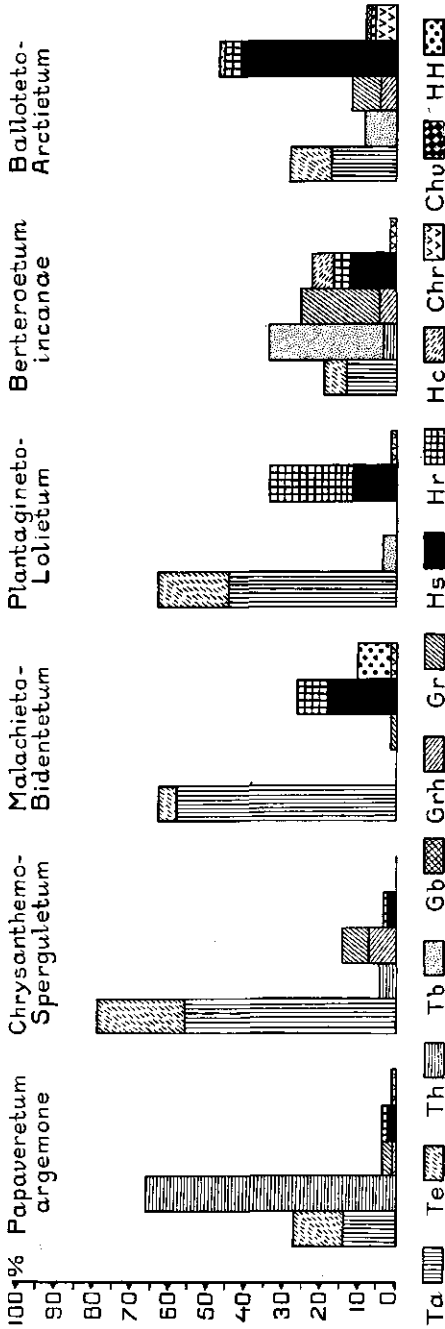


Fig. 1. Levensvormenspectra van een aantal onkruidassociaties, die als typische vertegenwoordigers van de tot de klasse der Rudereto-Secalinetea behorende orden: Secalinetalia, Chenopodietalia, Bidentetalia, Potentillo-Polygonetalia en Onopordetalia (verbonden: Onopordon en Arction) kunnen gelden.  
 (Spectres biologiques de quelques associations messicoles et rudérales, représentants des différents ordres de la classe Rudereto-Secalinetea: Secalinetalia, Chenopodietalia, Bidentetalia, Potentillo-Polygonetalia, Onopordetalia (alliances: Onopordon et Arction)).

In de op een veel hogere trap van ontwikkeling staande *Atropetalia* zijn het de hemicryptofyt (H) en de phanerofyt (P), die om de voorrang strijden.

De onkruidgezelschappen der akkerassociaties (orden: *Secalinetalia* en *Chenopodiotalia*) zijn – zoals wij reeds hebben gezien – uitgesproken therofytengezelschappen. Deze levensvorm verdeelt zich hier over drie ondergroepen, nl. de zomer-, winter- en in zomerdracht overwinterende therofyt. Welke van deze drie groepen de voornaamste genoemd moet worden, is afhankelijk van het klimaat (jaargetijde) en dus van de levenscyclus van het cultuurgewas. Onder de cultuurgewassen, die in het late najaar of het vroege voorjaar worden gezaaid en in de zomer worden geoogst (*Secalinetalia*) zijn het vooral de wintertherofyten; in de hakvruchtgezelschappen (*Chenopodiotalia*), die in de zomer – na het schoffelen en wieden – pas de gelegenheid krijgen zich te ontwikkelen, vooral de zomertherofyten, die op de voorgrond treden. Het levensvormenspectrum der herfstgewassen (stoppelknollenvegetatie) wordt in hoofdzaak uit in zomerdracht overwinterende therofyten gevormd. Teneinde dit te illustreren volgen hieronder de spectra van een drietal vegetaties, welke in verschillende jaargetijden op dezelfde grond voorkomen. De maanden waarin de opnamen werden gemaakt zijn respectievelijk Juni, September en Maart.

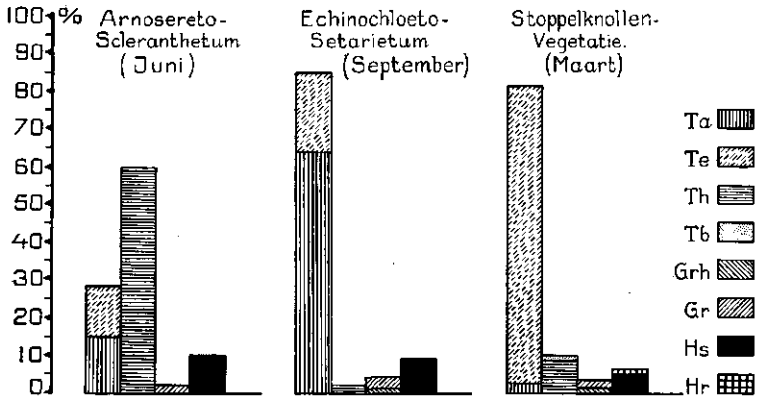


Fig. 2. Wisseling van het levensvormenspectrum met de jaargetijden op zandgrond.  
(*Changement saisonier du spectre biologique sur sol sablonneux*).

In vergelijking met de therofyten spelen de geofyten een ondergeschikte rol. Toch is deze groep in onze akkers ook van belang. In ons atlantische klimaat zijn het vooral de wortelknop-geofyten (*Agropyron repens*, *Cirsium arvense*, *Convolvulus arvensis*, *Sonchus arvensis* en *Tussilago farfara* enz.), die zich bijzonder op de akker thuisvoelen. Hun kruipende wortelstokken en onderaardse uitlopers worden bij het ploegen uiteengereten. De zodoende door de bouwvoor verspreide wortelstukken lopen op de knoppen weer uit en waarborgen op deze wijze de soortvermeerdering langs vegetatieve weg.

Bolgeofyten komen in onze Nederlandse akkers weinig voor. In warmer, zuidelijker streken daarentegen treedt deze levensvorm meer op de voorgrond en in de mediterrane akkeronkruidassociaties van het *Secalinion*- en *Diplo-taxidion*-verbond spelen bijvoorbeeld de geslachten: *Muscari*, *Gagea* en *Tulipa* een voorname rol.

De levensvorm der rhizoomgeofyten (Grh) vindt men vooral op vochtige

akkers. Men krijgt echter sterk de indruk, hier met een relictflora te doen te hebben.

Hemicryptophyten en chamaephyten zijn in de akkeronkruidgezelschappen slechts zelden aanwezig en de soorten, die deze groep vertegenwoordigen, zijn met uitzondering van een enkele (*Agrostis stolonifera* var. *prorepens*) alle min of meer toevallig.

#### SECALINETALIA, SCLERANTHION ANNUI EN EU-SECALINION

Deze nauw verwante en daarom in één orde (*Secalinetalia*) ondergebrachte verbonden worden gekenmerkt door een hoog percentage wintertherophyten (Th). Deze levensvorm vertoont een sterke voorkeur voor onze graancultures. Zij is vermoedelijk ontstaan als resultaat van de bebouwing door ongewilde selecties van variaties, wier levensloop correspondeert met die van de éénjarige cultuurgewassen (rogge, haver, gerst, tarwe, vlas, enz.), wier zaden vóór de oogst rijp worden en samen met de oogst worden ingezameld, dan wel voordien afvallen en in de grond een narijingsperiode doormaken (verg. RAUNKIAER, 31). Hun oorspronkelijke vaderland vinden de wintertherophyten voor een groot deel in de steppe. Hier vinden zij in de winter en het vroege voorjaar gunstige levensvoorwaarden, terwijl zij er de droge zomermaanden als zaad doorbrengen. Onze uitgestrekte landbouwterreinen worden wel als „cultuursteppe” aangeduid, een zinspeling, die op het overeenkomstige microklimaat betrekking heeft. Zij vindt weerklank in de onderling vergelijkbare levensvormenspectra, die in beide gevallen rijk zijn aan winterannuellen.

Het hoogste percentage wintertherophyten vinden we in de associaties van het *Scleranthion annui*. In de typische subassociaties der gezelschappen van dit verbond wisselt dit percentage tussen 60 en 70 %. In het *Eu-Secalinion* is het percentage veel geringer; in het *Linarietum spuriae* wisselt het tussen 20 en 40 %. Hieruit zou men kunnen concluderen, dat het microklimaat van het *Scleranthion annui* op onze arme zandgronden méér overeenkomst vertoont met dat der steppe, dan dat van het *Eu-Secalinion* op de zware en daardoor beter waterhoudende leemgronden.

Gepaard aan een hoog percentage wintertherophyten gaat een laag percentage zomertherophyten. In de typische vorm der associaties van het *Scleranthion* (de vochtige subassociaties wijken iets af), bedraagt dit percentage plm. 15 %. In het *Linarietum spuriae* (*Eu-Secalinion*) is het percentage zomertherophyten aanmerkelijk hoger (35–50 %). De zware, humeuze, colloïdrijke gronden, waarop het *Eu-Secalinion*-verbond voorkomt, houden in de zomer het vocht langer vast dan de gemakkelijk verdrogende zandgronden, die het *Scleranthion annui* dragen. Het microklimaat is er voor de zomerannuellen niet zo ongunstig als op de lichte zandgronden, waar de onkruiden na het maaien vrijwel direct verdrogen. Op de klei kunnen zij zich – in de stoppel – nog lange tijd handhaven waarbij hun zaden nog tot rijping komen.

Het percentage in zomerdracht overwinterende therophyten (Te) is in de orde der *Secalinetalia* vrij gering en in ieder geval véél kleiner dan in de orde der *Chenopodietalia*. Dit hangt waarschijnlijk samen met de omstandigheid, dat de soorten van deze groep van huis uit bijna alle zomertherophyten zijn, die in ons milde, atlantische klimaat in de zachte winters niet tot afsterven komen.

Andere levensvormen dan de therophyten spelen in de orde der *Secalinetalia* slechts een zeer geringe rol. De geophyten zijn er voornamelijk door wortelknopgeophyten vertegenwoordigd. Echter is de levenscyclus van het *Scleran-*

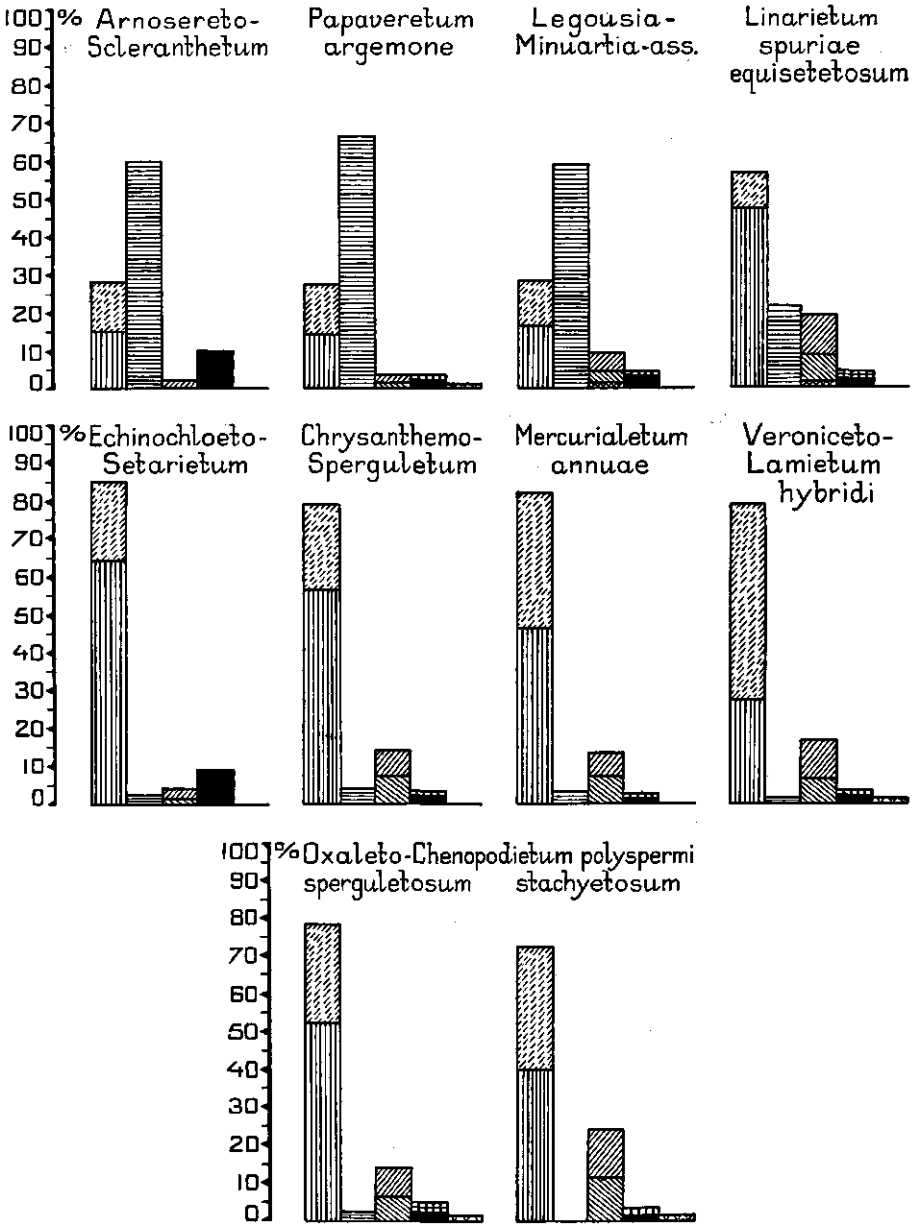


Fig. 3. Levensvormenspectra der akkeronkruidassociaties, (Spectres biologiques des associations messicoles). (Voor de betekenis van de hatching zie blz. 175)

*thion annui* voor de meeste van hen niet erg gunstig, zodat zij zich individueel niet sterk kunnen vermeerderen. Een uitzondering hierop maken de jonge ontginingsgronden (*Arnosereto-Scleranthetum juncetosum* var. met *Sonchus arvensis*), waar – tengevolge van het sterk gestoorde bodemprofiel – de waterhuishouding voor enkele van hen: *Sonchus arvensis*, *Tussilago farfara* en *Cirsium arvense*, juist uitgesproken gunstig schijnt te zijn.

De waterhuishouding van de leem- en klei-gronden, die het *Linarietum spuriae* (*Eu-Secalinion*) dragen, is voor de geophyten gunstiger, doch ook hier maakt deze levensvorm zelden meer dan 25 % van het spectrum uit.

Wat betreft de hemicryptophyten en chamaephyten, deze overblijvende en gedeeltelijk bovengronds overwinterende planten voelen zich op de twee of meer maal per jaar bewerkte akkers niet thuis. Indien zij zich een enkele maal toch nog enigszins kunnen uitbreiden, is dit óf een gevolg van hun aanpassingsvermogen (*Rumex acetosella* en *Holcus mollis* in het *Arnosereto-Scleranthetum*) dan wel van de geringe zorg van de boer, welke zich uit in slordige bewerking van de grond en slechte zuivering van het veelal zelf verbouwde zaaigraan (*Linarietum spuriae sherardietosum* in Zuid-Limburg). Ook kan het zijn, dat men met een relictflora te doen heeft, zoals het geval is in pas gescheurde weilanden.

#### CHENOPODIETALIA

Evenals de associaties der *Secalinetalia* zijn die der *Chenopodietalia* uitgesproken therophytenassociaties. Hier zijn het echter zomerannuellen (Ta) en in zomerdracht overwinterende eenjarigen (Te), die er de hoofdmassa der therophyten vormen. Dit is direct begrijpelijk: in tegenstelling met de graanvruchtgezelschappen zijn de hakvruchtassociaties zomerassociaties, die hun levensloop in het voorjaar beginnen en deze eerst laat in de herfst tegen het invallen van de strenge nachtvorsten afsluiten.

#### PANICO-SETARION

Het hoogste percentage zomertherophyten (64 %) vindt men in het *Echinochloeto-Setarietum*, in ons land de vertegenwoordiger van het *Panico-Setarion*. De voor dit verbond karakteristieke, annuelle graminëen hebben voor hun ontwikkeling en zaadrijping veel licht en warmte nodig en vinden het voor hen gunstige microklimaat alleen in de hakvruchtassociatie der arme droge zandgronden naar behoren verwezenlijkt. Vaak treden zij er faciesvormend op.

Naast de zomertherophyten vinden in het *Echinochloeto-Setarietum* ook de in zomerdracht overwinterende annuellen een plaats. Deze annuellengroep is voor alle associaties der *Chenopodietalia* min of meer kenmerkend; zij speelt echter in het atlantische *Polygono-Chenopodion* (zie beneden) een grotere rol, dan in het continentaal getinte *Panico-Setarion*.

Dat de hemicryptophyten in het *Echinochloeto-Setarietum* nog met 9 % vertegenwoordigd zijn is een gevolg van het vaak faciesvormend optreden van *Rumex acetosella*, welke soort – als regel hemicryptofyt – zich hier als wortelknopgeofyt gedraagt.

#### POLYGONO-CHENOPODION

Ook in dit verbond nemen de zomertherophyten een voorname plaats in. Het percentage (25–60 %) is echter reeds belangrijk lager dan in het *Panico-*

*Setarion* en neemt af, naarmate de grond waarop de associatie voorkomt zwaarder wordt.

Naast de zomertherophyten spelen in de *Polygono-Chenopodion*-associaties ook de in zomerdracht overwinterende annuellen zoals: *Poa annua*, *Stellaria media*, *Senecio vulgaris*, *Lamium*- en *Veronica*-soorten een rol. Hun aantal neemt – zulks in tegenstelling met de zomertherophyten – toe met het zwaarder worden der gronden. Een en ander moge uit onderstaand overzicht blijken:

TABEL 3

Associatie	Ta	Te
PANICO-SETARION:		
<i>Echinochloeto-Setarietum</i> . . . . .	↑ 64 %	↓ 21 %
POLYGONO-CHENOPODIUM:		
<i>Chrysanthemo-Sperguletum</i> . . . . .	56 %	23 %
<i>Mercurialetum annuae</i> . . . . .	46 %	36 %
<i>Veroniceto-Lamietum hybridi</i> . . . . .	27 %	↓ 52 %

De in zomerdracht overwinterende therophyten komen gewoonlijk eerst laat in het jaar tot volledige ontwikkeling. Zij kiemen in de nazomer of in de herfst en naarmate de zomerannuellen tengevolge van het vergevorderde jaargetijde afsterven, nemen zij hun plaats in. In de winter vindt men op dezelfde akkers, die in het voorjaar het *Arnosereto-Scleranthetum* of in het najaar het *Echinochloeto-Setarietum* dragen, een uit overwinterende, vaak de gehele winter door bloeiende, uit annuellen bestaande vegetatie, waarin de levensvorm der therophyten epeteia (Te) overheerst (zie blz. 176). Hun aantal is na zachte winters véél groter dan na strenge en zo kunnen onder gunstige omstandigheden ook *Euphorbia helioscopia*, *Erysimum cheiranthoides*, *Lycopsis arvensis* en *Sonchus asper* overblijven. In het vroege voorjaar kan men de vertegenwoordigers van deze groep ook in roggeakkers aantreffen, doch vele van hen sterven, als het koren in de aren schiet, waarschijnlijk tengevolge van licht- en vochtgebrek af, b.v. *Stellaria media*, *Lamium amplexicaule*, *L. purpureum* en *Fumaria officinalis*. Ook de *Veronica*-soorten (*V. agrestis*, *V. persica*, *V. opaca* en *V. polita*) vertonen dit verschijnsel en laten een duidelijke tweetoppige bloeicurve – met maxima in April–Mei en Augustus–October zien. Vandaar dat men deze soorten in de *Secalinetalia*-opnamen, die voornamelijk in Juni–Juli werden gemaakt, niet of nauwelijks terugvindt.

Hierboven heb ik getracht aannemelijk te maken, dat de in zomerdracht overwinterende therophytenvorm een aanpassing is aan het atlantische klimaat. Hierop wijst de afkeer van dit type voor extreme temperaturen (droge zomer en koude winter), welke onder meer moge blijken uit zijn optimale ontwikkeling in voor- en najaar (tweetoppige bloeicurve). De oorzaak van de afname van het percentage dezer therophyten op onze arme zandgronden is dus vermoedelijk te zoeken in een voor hen ongunstig microklimaat aldaar (verg. GEIGER, 12, p. 132 e.f.). Dit wordt te waarschijnlijker indien men bedenkt, dat onze droge zandgronden het continentale *Panico-Setarion* dragen, terwijl de zware leem en kleigronden het atlantische *Polygono-Chenopodion* herbergen.

Na de therophyten komen in de tweede plaats de geophyten. Men verdeelt hen wel onder in bolgeophyten (Gb), rhizoom- (Grh) en wortelknopgeophyten (Gr). Van deze drie groepen zijn de wortelknopgeophyten het best aan het

leven op de akker aangepast en derhalve ook het sterkst vertegenwoordigd. De levensvorm is, evenals de therophyt min of meer karakteristiek voor de *Rudereto-Secalinetea*-klasse.

In het algemeen kan de wortelknopgeophyt uitdroging slecht verdragen. Met hun onderaardse uitlopers zoeken zij de ondoorlatende, vochthoudende lagen op en men vindt deze levensvorm derhalve bij voorkeur op de zwaardere en vochthoudende gronden. De toename van het percentage wortelknop-geophyten met het zwaarder worden der gronden enerzijds en met het vochtiger worden daarvan anderzijds moge uit onderstaand overzicht blijken:

TABEL 4

Associatie (association)	droog (sec)	vochtig (humide)
<i>Echinochloeto-Setarium</i> . . . . .	3	-
<i>Chrysanthemo-Sperguletum</i> . . . . .	7	6
<i>Oxaleto-Chenopodietum spergularietosum</i> . . . . .	-	8
<i>Mercurialetum annuae</i> . . . . .	6	-
<i>Oxaleto-Chenopodietum stachyetosum</i> . . . . .	-	13
<i>Veroniceto-Lamietum hybridi</i> . . . . .	10	-

Het aantal rhizoomgeophyten op onze akkers is gering. De vertegenwoordigers van deze groep, zoals b.v. *Equisetum arvense*, *Mentha arvensis*, *Stachys palustris* en *Polygonum amphibium* zijn als relictten uit in de successie aan de *Rudereto-Secalinetea*-gezelschappen voorafgaande vegetaties te beschouwen. Dit neemt echter niet weg, dat zij zich onder voor hen gunstige omstandigheden enorm kunnen uitbreiden (*Equisetum arvense* b.v.).

De derde ondervorm, de bolgeophyt, speelt in de hakvruchtgezelschappen in het geheel geen rol.

Hemicryptophyten (3-5 %) en chamaephyten (0-1 %) horen in onze akkers niet thuis en komen daar ook nagenoeg niet voor. Slechts enkele (*Agrostis stolonifera* v. *prorepens* (Hs), *Achillea millefolium* (Hs) en *Cerastium arvense* (Chr) of *Cerastium caespitosum* (Chr) kan men er nog al eens onder de begeleidende soorten van de hakvrucht-associaties aantreffen. Op de samenstelling der biologische spectra heeft dit echter weinig invloed.

#### CHENOPODION MURALIS

Het *Chenopodium muralis* is evenals de beide voorgaande verbonden van onze orde ook een annuellen-verbond, al staat het dan ook op een hogere trap van ontwikkeling, zoals moge blijken uit het daarin voorkomen van biannuellen (4 %) en zelfs enkele hemicryptophyten (6 %). In ons land wordt het vertegenwoordigd door het *Chenopodiето-Urticetum urentis*, waarvan het spectrum op blz. 183 is afgebeeld.

#### POTENTILLO-POLYGONETALIA, POLYGONION AVICULARIS

Orde en verbond worden hier door één associatie - het tredplantengezelschap of *Plantaginetο-Lolietum* - vertegenwoordigd. Het biologische spectrum ervan is in figuur 1 afgebeeld. Het gezelschap is al zéér eenvoudig van opbouw. Alleen therophyten, hemicryptophyten en in geringe mate ook chamaephyten spelen er een rol. De therophyten zijn er zowel zomerannuellen (*Matricaria matricarioides*, *Coronopus procumbens* en *Polygonum aviculare*) als in zomerdracht overwinterende eenjarigen (*Poa annua*, *Capsella bursa-pastoris*). De

hemicyptophyten zijn er meest rozet-hemicyptophyten (*Plantago major*, *Potentilla anserina*, *Taraxacum officinalis* en *Leontodon autumnalis*). Deze levensvorm is zéér karakteristiek, zowel voor de *Potentillo-Polygonetalia* als voor het *Polygonion*. In de dicht aan de bodem aangedrukte rozet kunnen wij een aanpassing<sup>1)</sup> aan de ongunstige groeiplaats zien. Niet alleen is deze levensvorm bij uitstek tegen tred bestand, doch bovendien is hij in staat de vegetatieperiode meer dan welke andere levensvorm ook uit te buiten (zie blz. 186). Om deze reden hebben verschillende therophyten (*Matricaria matricarioides*, *Coronopus procumbens*, *Capsella bursa pastoris* en *Poa annua*) er de rozetvorm aangenomen. Naast rozetplanten vindt men er ook enkele schachtplanten (Hs, b.v. *Lolium perenne*), horstplanten (Hc, b.v. *Agrostis tenuis*) en kruipende planten (Chr, b.v. *Trifolium repens*), doch deze spelen in vergelijking met de andere een ondergeschikte rol. Geophyten ontbreken in het *Plantagineto-Lolietum* geheel. Het bodemprofiel van het tredplantengezelschap is zó vast, dat dit alleen een zéér oppervlakkige beworteling (tot 3 à 5 cm) toelaat. Vandaar dat in dit gezelschap geen geophyten kunnen optreden.

#### ONOPORDETALIA

De *Onopordetalia*-associaties hebben reeds een vrij hoge ontwikkelingstrap bereikt. In de levensvormenspectra komt dit tot uiting door het terugtreden van de therophyten (10–60 %), welke plaats maken voor biannuellen (*Onopordion*: 15–55 %) of hemicyptophyten (*Arction*: 30–55 %).

#### ONOPORDION

Kenmerkend voor de levensvormenspectra van dit verbond zijn de biannuellen (Tb). Deze groep wordt hier vertegenwoordigd door soorten zoals: *Melilotus officinalis*, *M. albus*, *Berteroa incana*, *Sisymbrium Loeselii*, *S. altissimum*, *Echium vulgare*, *Oenothera biennis*, *Verbascum thapsus* en *V. thapsiforme*, *Cynoglossum officinale*, *Erigeron canadensis*, *Lepidium campestre*, *Onopordon acanthium* enz.

De meeste biannuellen zijn van oosterse oorsprong. Hun levensvorm is een aanpassing aan een extreem klimaat met strenge winters en hete zomers; het continentale karakter van het *Onopordion* wordt door hen goed tot uitdrukking gebracht. Voor een groot deel zijn het graanadventieven, welke in ons land met Hongaarse, Russische en Amerikaanse granen zijn ingevoerd. Dit verklaart, waarom hun levensvorm zoveel overeenkomst met die der granen vertoont. De biannuellen immers gaan als rozet hun eerste winter in en bloeien en fructificeren pas in hun tweede levensjaar. Hoewel het geen therophyten in de gebruikelijke betekenis van het woord zijn, zou ik hen toch tot deze levensvormengroep willen rekenen, omdat zij in principe niet van de obligate wintertherophyten verschillen. Het ongunstige jaargetijde – de winter – brengen zij op dezelfde wijze door en het enigste verschil is gelegen in de levensduur, die hier gewoonlijk langer is dan één jaar.

In vergelijking met het percentage biannuellen (30–50 %) is dat der annuellen gering. Daarentegen vinden de hemicyptophyten in het verbond een plaats. Hun percentage wisselt van 15 tot 30 %.

Ook de geophyten spelen er een rol. Hun percentage wisselt in de verschillende spectra tussen 15 en 25 % en vooral in dat van het *Berteroetum incanae* is het zeer hoog. Dit is te danken aan de in dit gezelschap regelmatig optredende

<sup>1)</sup> Zie de voetnoot op blz. 169.



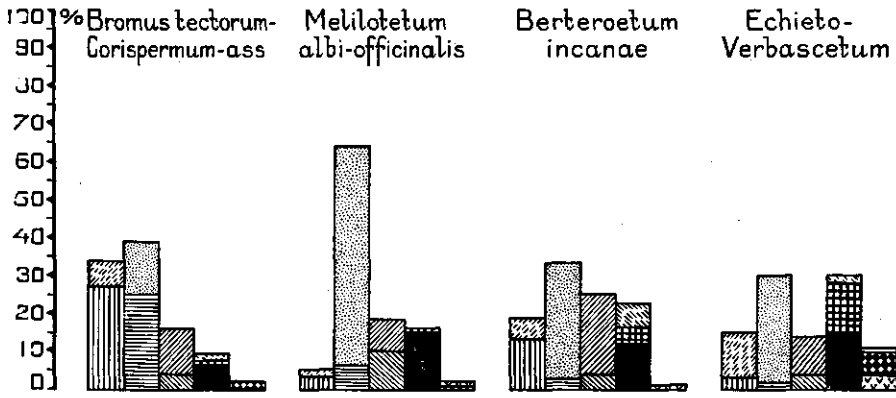


Fig. 4. Levensvormenspectra van het Onopordion.  
(Spectres biologiques de l'Onopordion).

(Voor de betekenis van de harcering zie blz. 175)

kweekfacies. Naast *Agropyron repens* hebben echter ook *Convolvulus arvensis*, *Poa pratensis* en *Linaria vulgaris* hun aandeel hierin. Oorzaak van het op de voorgrond treden der geophyten is waarschijnlijk het kunstmatige bodemprofiel (belt van opgeworpen grond) met een sterk gestoorde waterhuishouding.

*Chamaephyten* spelen in dit verbond een ondergeschikte rol. Het hoge percentage van deze levensvormen in de *Echioto-Verbascetum* (10%) moet waarschijnlijk aan onzuivere opnamen worden geweten.

Een aparte plaats in het *Onopordion* wordt ingenomen door de *Bromus tectorum-Corispermum hyssopifolium*-associatie. In het spectrum van dit gezelschap met een uitgesproken pionierkarakter spelen de annuellen (59%) – zowel zomer- (27%) als winter-annuellen (25%) – een grote rol, terwijl de biannuellen en hemicryptophyten er met 14 respectievelijk 9% slechts spaarzaam zijn vertegenwoordigd.

#### ARCTION

Was het *Onopordion* nog een biannuellen-verbond, in het *Arction* treden de hemicryptophyten meer op de voorgrond. Hun percentage in de verschillende spectra wisselt tussen 30 en 55%.

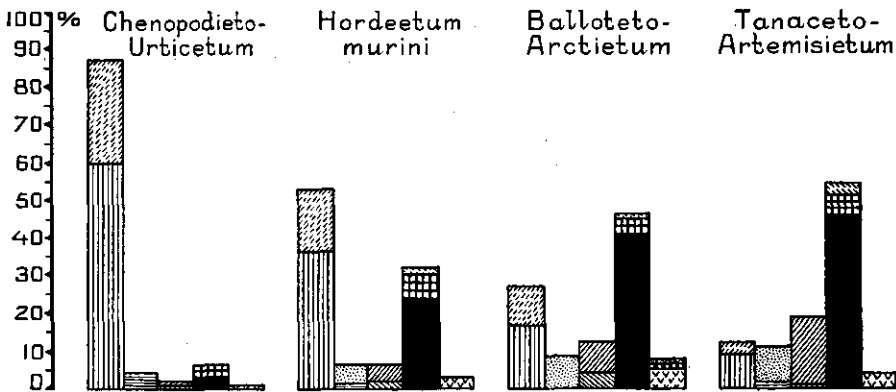


Fig. 5. Levensvormenspectra van het *Chenopodium muralis* en het *Arction lappae*.  
(Spectres biologiques du *Chenopodium muralis* et de l'*Arction lappae*).

De levensvormen-spectra van de *Arction*-associaties zijn in bovenstaande grafieken weergegeven. Zij worden hier voorafgegaan door het spectrum van het *Chenopodiето-Urticetum urentis*, de vertegenwoordiger van het in de successie aan het *Arction* voorafgaande *Chenopodion muralis*. In de volgorde, waarin zij hier zijn afgebeeld, vormen zij een reeks: *Chenopodiето-Urticetum* – *Hordeetum – Balloteto-Arctietum* – *Tanaceto-Artemisietum*. De voortschrijdende successie uit zich in een uitbreiding van het percentage hemicryptophyten. Een en ander moge uit onderstaand successie-schema blijken:

TABEL 5. Wijziging in het levensvormenspectrum tijdens de successie  
(*Changement du spectre biologique pendant la succession*)

Associatie	Ta+Te	Th+Tb	G	H	Ch
Tanaceto-Artemisietum	12	11	19	54	4
Balloteto-Arctietum	27	8	12	46	5
Hordeetum murini	53	6	6	32	3
Chenopodiето-Urticetum	87	4	2	6	1

Gepaard aan de uitbreiding der hemicryptophyten gaat die der geophyten, terwijl ook het percentage der chamaephyten – zij het in geringere mate – geleidelijk toeneemt.

De uitbreiding der hemicryptophyten, geophyten en chamaephyten gaat ten koste van de annuellen. Bedroeg het percentage annuellen in het *Chenopodiето-Urticetum* nog 87 %, in het *Tanaceto-Artemisietum* is dit reeds tot 12 % geslonken.

Het percentage biannuellen neemt geleidelijk toe, doch de toename houdt geen gelijke tred met die der hemicryptophyten.

Het levensvormenspectrum van het *Hordeetum murini* vertoont enige overeenkomst met dat van het *Plantagineto-Lolietum*. In beide associaties is de groep der therophyten met ongeveer 60 % vertegenwoordigd, terwijl de hemicryptophyten ruim 30 % van het spectrum uitmaken. In het *Hordeetum murini* zijn de hemicryptophyten echter overwegend schachtplanten, terwijl in het *Plantagineto-Lolietum* de rozetplanten overheersen.

Samenvattend kunnen wij constateren, dat de in de voorgaande hoofdstukken beschreven plantensociologische eenheden (associaties, verbonden en orden) ieder over een eigen, typerend levensvormenspectrum beschikken. Waar deze levensvormenspectra een weerspiegeling zijn van de levenshouding van de betreffende plantengemeenschappen, is de conclusie gerechtvaardigd, dat deze – op grond van floristisch-systematische overwegingen opgestelde plantengemeenschappen – ook synoecologisch goed gedefinieerde eenheden weergeven.

## HOOFDSTUK III

## BLOEICURVEN

In het voorgaande hoofdstuk over de levensvormen is er reeds op gewezen, dat de verschillende onkruidgemeenschappen van de *Rudereto-Secalinetea* ieder hun eigen levenscyclus en vegetatieperiode hebben. Dit is een gevolg van de selectie, welke het milieu uitoefent en de aanpassing<sup>1)</sup> van de onkruiden aan de groeiplaats. De vegetatie-periode der verschillende onkruidgezelschappen loopt sterk uiteen, al naar gelang deze tot verschillende orden behoren.

Zo wordt de vegetatieperiode der akkeronkruidassociaties sterk beïnvloed door het cultuurgewas en dus door de mens, die dit gewas verbouwt en bij het nemen van zijn cultuurmaatregelen zich richt naar de levensloop daarvan. Als resultaat van de bebouwing heeft onder de onkruiden in de loop der eeuwen een ongewilde selectie plaatsgevonden van variaties, wier levensloop met die van de cultuurgewassen correspondeert.

Verschillende onderzoekers [MALZEW (24), ROTHMALER (34) verg. ook JAHN (16a)] hebben er op gewezen, dat bijna ieder graangewas enkele, in levensloop geheel met haar overeenkomende onkruiden bezit, welke als begeleiders van deze gewassen min of meer kenmerkend zijn. Voorbeelden hiervan zouden zijn:

Gewas:	Onkruid:
rogge ( <i>Secale cereale</i> )	dreps ( <i>Bromus secalinus</i> )
	slofhakke ( <i>Anthoxanthum aristatum</i> )
haver ( <i>Avena sativa</i> )	oot ( <i>Avena fatua</i> )
vlas ( <i>Linum usitatissimum</i> )	vlasdolik ( <i>Lolium remotum</i> )
	paardengras ( <i>Bromus unioloides</i> )
	huttentut ( <i>Camelina sativa</i> )
	vlaswarkruid ( <i>Cuscuta epilinum</i> )

In groter verband kan men onder de landbouwgewassen twee groepen onderscheiden, nl. de winter en halm-vruchten (vlas, koolzaad en graangewassen zoals: rogge, haver, gerst en tarwe) en de zomer- en hakvruchten (aardappels, erwten, bonen, wortels, bieten en knollen). Ieder van deze beide groepen heeft een reeks van kenmerkende, begeleidende onkruiden, wier levenscyclus aan die der cultuurgewassen is aangepast:<sup>1)</sup> in de koren- en vlas-velden vindt men de winterannuellen, in de hakvruchten de zomerannuellen. Het verschil in levenscyclus der de cultuurgewassen begeleidende onkruidflora vormde o.m. de aanleiding tot het opstellen der orden *Secalinetalia* en *Chenopodietalia*.

De vegetatieperiode in de orden der *Bidentetalia* en *Cakiletalia* wordt eveneens geheel door het milieu – en wel meer in het bijzonder door de waterhuishouding daarvan bepaald. De gedurende een groot deel van de winter onder water staande groeiplaats, welke in het voorjaar slechts langzaam opdroogt en warmte opneemt, biedt eerst laat ontwikkelingsmogelijkheid voor de vegetatie. Reeds vroeg in het najaar wordt de vegetatieperiode weer afgesloten, doordat de najaarsstormen de groeiplaats doen overspoelen en zo aan de plantengroei abrupt een einde maken. Ook hier selecteerde het milieu uit de flora elementen met een passende vegetatieperiode.

De groeiplaatsen der *Potentillo-Polygonetalia* zijn door rozetplanten in bezit

<sup>1)</sup> Zie de voetnoot op blz. 169.

genomen, die zich aan de voor plantengroei ongunstige groeiplaats (zie blz. 182) hebben aangepast door een lange vegetatieperiode en een eveneens langdurige bloeiperiode.

In de *Onopordetalia* wordt de vegetatieperiode ogenschijnlijk het minst beïnvloed. Echter speelt hier het micro-klimaat en wel in het bijzonder de min of meer snelle verwarming der groeiplaats een belangrijke rol. Al naar gelang de mechanische samenstelling van de grond (zand of klei) en niet te vergeten de waterhuishouding van de groeiplaats, is de voor de plantengroei geschikte periode een andere.

Weer geheel anders is de oecologie van de kapvlakte. Onder de *Atropetalia*-planten vindt men enerzijds een groep soorten, welke grote behoefte hebben aan licht en warmte en zich in de volle zomer optimaal ontwikkelen, anderzijds een groep bosplanten, wier optimale ontwikkelingsperiode in het voorjaar valt.

Uit het bovenstaande mag men concluderen, dat iedere onkruidgemeenschap een voor haar karakteristieke, aan het milieu aangepaste levenscyclus of vegetatieperiode heeft. In het volgende is getracht, deze levenscyclus op een of andere wijze te karakteriseren.

Kenmerkende stadia in de levensloop van een plant zijn: het ontkiemen van het zaad, de ontwikkeling van de plant, het bloeien en vruchtzetten, de zaadrijping en het afsterven. De wetenschap, die zich bezig houdt met het vaststellen van deze stadia noemt men de phaenologie. Een van de meest opvallende phaenologische verschijnselen is de bloei. Met bloeiwaarnemingen heeft men zich dan ook reeds lang beziggehouden en het tijdperk der bloei vindt men in de meeste flora's aangegeven.

Teneinde een indruk van de levensloop der verschillende associaties der *Rudereto-Secalinetea* te krijgen, werden met behulp van bovengenoemde phaenologische gegevens „bloei-curves” opgesteld. Hierbij werd als volgt te werk gegaan: Voor iedere soort werd nagegaan, hoe vaak zij in de plantensociologische tabel voorkomt. Met behulp van enkele flora's werd de bloeitijd vastgesteld.

Hiertoe werd gebruik gemaakt van de schoolflora van HEIMANS, HEINSIUS en THYSSE (13), de beknopte schoolflora van HEUKELS en WACHTER (14) en het „Pflanzenbestimmungsbuch für Oldenburg-Ostfriesland und ihre Inseln” van MEYER, VAN DIEKEN en LEEGE (26). In de meeste gevallen komen de gegevens van deze drie flora's vrijwel overeen, in enkele gevallen wijkt de flora van MEYER, VAN DIEKEN en LEEGE enigszins af. Naar mijn mening moet dit niet zozeer worden toegeschreven aan klimaatsverschillen in de verschillende gebieden – die trouwens aan elkaar grenzen – dan wel aan een enigszins andere werkwijze van de Duitse onderzoekers, die meer de nadruk hebben gelegd op de „hoofdbloeiperiode” der plant, waar door zij in de meeste gevallen een scherper omschreven bloeitijd aangeven. De opgaven in de flora van HEUKELS en WACHTER zijn met „Mei-Herfst” of „Juli-Herfst” vaak wat vaag. In zulke gevallen werd aangenomen, dat de herfst tot en met October duurt. Indien verschillen tussen de Nederlandse en Duitse flora's optraden, werd aangenomen, dat de plant, gedurende de periode waarover het verschil zich uitstrekt, in de helft van het aantal gevallen dat zij voorkomt bloeit.

Men kan nu voor een bepaalde soortengroep van een associatie (b.v. de kensoortengroep, verbondskensoortengroep of zelfs de volledige soortencombinatie) nagaan het percentage der soorten van die groep, dat in een bepaalde maand bloeit en zodoende de bloeicurve berekenen. Voor de kensoortengroep van een tweetal associaties, nl. het *Papaveretum argemone* en het *Chrysanthemo-Sperguletum* volgt hieronder bij wijze van voorbeeld de berekening (tab. 6):

TABEL 6a. Associatie (association): *Papaveretum argemone*

Kensoorten (caractéristiques)	voorkomen in tabel	Nederl. flora's	Duitse flora's	J.	F.	M.	A.	M.	J.	J.	A.	S.	O.	N.	D.
				1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
<i>Papaver dubium</i> . . . . .	15	6-7	6-7	-	-	-	-	-	15	15	-	-	-	-	-
<i>Arabidopsis thaliana</i> . . . . .	14	4-5	4-5	-	-	-	14	14	-	-	-	-	-	-	-
<i>Veronica triphyllor</i> . . . . .	10	3-6	3-5	-	-	10	10	10	5	-	-	-	-	-	-
<i>Anthemis arvensis</i> . . . . .	10	6-9	6-9	-	-	-	-	-	10	10	10	10	-	-	-
<i>Myosotis versicolor</i> . . . . .	6	5-6	5-6	-	-	-	-	6	6	-	-	-	-	-	-
Totaal . . . . .	55	-	-	-	-	10	24	30	36	25	10	10	-	-	-
% bloeiende soorten (% espèces fleurissantes)	100	-	-	-	-	18	43	54	65	45	18	18	-	-	-

TABEL 6b. Associatie (association): *Chrysanthemo-Sperguletum*

Kensoorten (caractéristiques)	voorkomen in tabel	Nederl. flora's	Duitse flora's	J.	F.	M.	A.	M.	J.	J.	A.	S.	O.	N.	D.
				1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
<i>Stachys arvensis</i> . . . . .	12	7-10	7-10	-	-	-	-	-	-	12	12	12	12	-	-
<i>Chrysanthemum sogetum</i>	12	6-10	6-10	-	-	-	-	-	12	12	12	12	12	-	-
<i>Antirrhinum orontium</i> . . . . .	10	6-10	6-10	-	-	-	-	-	10	10	10	10	10	-	-
<i>Raphanus raphanistrum</i>	10	6-8	6-9	-	-	-	-	-	10	10	10	5	-	-	-
<i>Lycopsis arvensis</i> . . . . .	10	4-10	5-9	-	-	-	5	10	10	10	10	10	5	-	-
<i>Hypochoeris glabra</i> . . . . .	9	6-9	6-9	-	-	-	-	-	9	9	9	9	-	-	-
Totaal . . . . .	63	-	-	-	-	5	10	51	63	63	63	58	39	-	-
% bloeiende soorten (% espèces fleurissantes)	100	-	-	-	-	8	15	81	100	100	100	92	92	-	-

Op deze wijze zijn voor een aantal *Rudereto-Secalinetea*-associaties bloeicurves berekend en in figuur 6 en 7 als grafieken weergegeven.

In figuur 6 vindt men de grafische voorstelling van de bloeicurves van een vijftal associaties, die als typische vertegenwoordigers van de orden waartoe zij behoren kunnen gelden. In iedere grafiek zijn een tweetal bloeicurves getekend, nl. die van de verbond-kensoorten (----) en die van de volledige soortencombinatie (—) van het betrokken gezelschap.

In grafiek 2 vinden we de bloeicurves van het *Papaveretum argemone*, de meest typische vertegenwoordiger van de *Secalinetalia*-orde. Indien men deze vergelijkt met die van het *Chrysanthemo-Sperguletum* — een voor de orde der *Chenopodietalia* karakteristieke associatie — (grafiek 5), dan valt direct een duidelijk verschil in het oog in dien zin, dat de curves van het *Papaveretum argemone* hun maxima veel vroeger vertonen, dan die van het *Chrysanthemo-Sperguletum*. Geldt dit reeds duidelijk voor de bloeicurves der volledige soortencombinaties van beide plantengemeenschappen (toppen in Juni respectievelijk Juli), veel sterker uitgesproken is dit nog voor de bloeicurves der verbondskensoorten (toppen in Juni resp. Augustus). Dit verschijnsel is alleszins begrijpelijk, immers als de volledige soortencombinatie verschillen te zien geeft, zijn het de associatie-, verbonds- en orde-kensoorten, die deze verschillen in het leven roepen. De klassekensoorten en de begeleiders immers hebben beide nauw verwante associaties gemeen.

Vergeleken met de bloeicurves der *Bidentetalia* en *Onopordetalia* vertonen

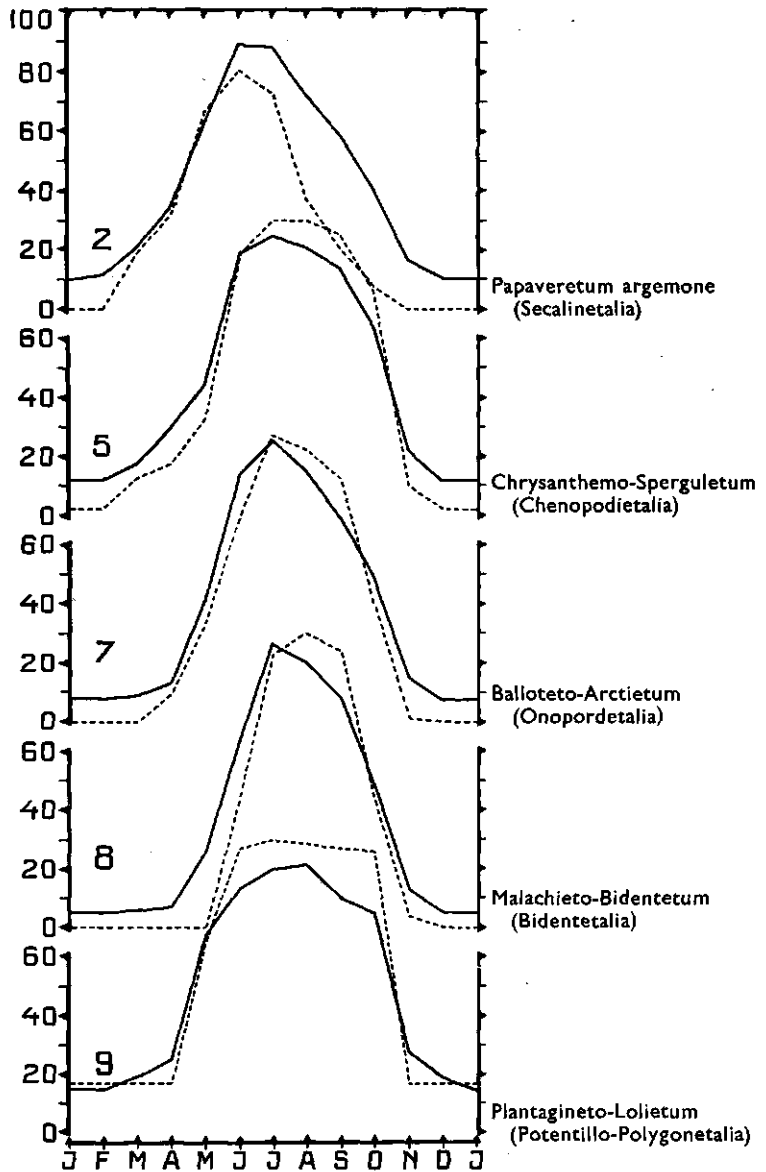


Fig. 6. Bloaicurven van een aantal onkruidassociaties, die als typische vertegenwoordigers van de tot de klasse der Rudereto-Secalinetea behorende orden: Secalinetalia, Chenopodietalia, Onopordetalia, Bidentetalia en Potentillo-Polygonetalia kunnen gelden.

(Courves de fleuraison de quelques associations messicoles messicoles et rudérales, représentant des différents ordres de la classe Rudereto-Secalinetea: Secalinetalia, Chenopodietalia, Onopordetalia, Bidentetalia, Potentillo-Polygonetalia).

die der *Chenopodietalia* duidelijk de invloed van de grondbewerking. Enerzijds komt deze tot uitdrukking in de gebroken ontwikkeling der bloeicurve in de voorzomer (knik in Mei), anderzijds in het late afsterven in het najaar (knik in October). Dit moet worden gezien als een compensatie van de door de grondbewerking verlate bloei. M.a.w. de grondbewerking veroorzaakt een verschuiving van de bloeicurves der *Chenopodietalia*-associaties naar rechts.

Grafiek 7 toont ons de bloeicurves van het *Balloteto-Arctietum*, hier de vertegenwoordiger der *Onopordetalia*. De door menselijk ingrijpen niet beïnvloede vegetatieperiode komt in de bloeicurves tot uiting in de brede basis daarvan en in de geleidelijke ontwikkeling van de bloei in het voorjaar en een eveneens geleidelijk afsluiten der bloeiperiode in de herfst. Voorts blijkt dit uit het vrijwel samenvallen van de bloeicurve der verbondskensoorten en die der volledige soortencombinatie, dit in tegenstelling met de gezelschappen der *Secalinetalia*-, *Chenopodietalia*- en *Bidentetalia*-orden, die zich alleen aan het klimaat van een bepaald jaargetijde hebben aangepast. Dit komt in de grafieken tot uitdrukking in een verschuiving der bloeicurve der verbond-kensoorten t.o.v. die der volledige soortencombinatie naar links (*Secalinetalia*) of naar rechts (*Chenopodietalia*) of wel in een vernauwing der basis van de curve (*Bidentetalia*).

Opvallend is hier de korte duur der maximale bloei, welke tot uitdrukking komt in de spitse top der curves. Dit is een gevolg van de hoge ontwikkelingstrap van het gezelschap, waarin de hemicryptophyten reeds een zeer belangrijke rol spelen. De hemicryptophyten immers zijn – wat betreft hun levenscyclus – eng gebonden aan de wisseling der seizoenen en bezitten veelal een nauw omschreven, korte bloeiperiode, dit in tegenstelling tot de therophyten, waarvan vele – vooral de in zomerdracht overwinterende therophyten, maar ook verschillende zomerannuellen – gedurende een groot gedeelte van het jaar, soms zelfs het gehele jaar door, bloeien (*Potentillo-Polygonetalia*).

Beschouwen wij thans grafiek 8. Hierin zijn weergegeven de bloeicurves van het *Malachieto-Bidentetum fluviatile*, de associatie die hier de orde der *Bidentetalia* vertegenwoordigt. Met de beide voorgaande grafieken vertoont zij weer duidelijk verschil. Wel vallen de toppen van de bloeicurves samen met die van het *Chrysanthemo-Sperguletum*, doch de curves zijn in hun geheel veel spits, dat wil zeggen de bloeiperiode is veel korter. Enerzijds brengt dit tot uitdrukking de latere ontwikkeling der associatie in de voorzomer (pas in Juni bloeien de eerste verbondskensoorten), anderzijds een eerder afsterven in de herfst. Dit is een gevolg van de groeiplaats, die gedurende de winter en soms zelfs nog ver in het voorjaar onder water staat en daarna nog lang koud en nat is, zodat de vegetatie zich eerst laat kan ontplooiën. Omgekeerd moet de vegetatieperiode met het oog op de hoge waterstanden in de herfst reeds weer vroeg worden afgesloten. Dit in tegenstelling met het *Chrysanthemo-Sperguletum*, waar de – in ons atlantisch klimaat eerst laat invallende – nachtvorsten een laat maar plotseling einde aan de bloei- en vegetatie-periode maken.

In verband met de korte vegetatieperiode is het *Malachieto-Bidentetum* ongeschikt voor het optreden van wintertherophyten (Th) en „in zomerdracht overwinterende therophyten” (Te). Het lage percentage „winterbloeiers” komt ook in de bloeicurve tot uitdrukking.

#### POTENTILLO-POLYGONETALIA AVICULARIS

In tegenstelling met de plantengezelschappen der *Bidentetalia* hebben die der *Potentillo-Polygonetalia* een buitengewoon lange vegetatieperiode en is in de

hiertoe behorende plantengesellschaften het percentage winterbloeiers zéér hoog. Zo kan men in het *Plantaginetum-Lolietum* in midden-November nog bloeiende individuen van *Poa annua*, *Stellaria media*, *Senecio vulgaris*, *Capsella bursa-pastoris* en *Matricaria matricarioides* aantreffen (LAUS, 137). Bij zacht weer bloeien een aantal van deze soorten eind-Januari of begin-Februari reeds weer. In deze verschuiving van de vegetatieperiode naar het winterhalfjaar moeten wij een aanpassing zien aan de gedurende de zomer voor plantengroei ongunstige groeiplaats. Het ondiepe en zeer vaste bodemprofiel droogt gedurende de zomermaanden zó sterk uit, dat de plantengroei erdoor wordt bemoeilijk (zie blz. 182). Vandaar, dat alleen de winterbloeiers – of althans de in zomerdracht overwinterende onkruiden (Te) zich op de *Potentillo-Polygonetalia*-stand plaatsen thuisvoelen.

#### AKKERONKRUIDASSOCIATIES

In figuur 7 zijn de bloeicurves van enkele akkerassociaties voorgesteld en wel zó, dat links de winter- of halmvrucht- en rechts de zomer- of hakvrucht-gesellschaften staan, terwijl vicariërende associaties op gelijke hoogte tegenover elkaar zijn gezet. Reeds bij een vluchtige beschouwing der grafieken treden de reeds eerder genoemde verschillen tussen *Secalinetalia*- en *Chenopodietalia*-bloeicurves duidelijk aan het licht. Bezieet men echter de curves nader, dan blijken ook de associaties onderling nog duidelijk de verschillen.

#### SECALINETALIA

De tot deze orde behorende associaties hebben alle een vroeg bloeioptimum in de maanden Juni–Juli.

#### SCLERANTHION ANNUI

De meest typische vertegenwoordiger hiervan is het bovengenoemde *Papaveretum argemone* (zie grafiek 2). Hier is de bloeicurve der verbondskensoorten ten opzichte van die der volledige soortencombinatie sterk naar links verschoven. Vooral de kensoorten van het *Papaveretum* zijn alle zeer typische wintertherophyten (Th), welke reeds vroeg in het voorjaar bloeien en zaad voortbrengen. De meeste van hen, zoals *Veronica hederaefolia*, *V. triphyllos*, *Arabidopsis thaliana* en *Myosotis versicolor* zijn tijdens het rijpen van het graan reeds lang afgestorven en nauwelijks meer terug te vinden. Vergelijkt men hiermee de bloeicurve van het *Arnosereto-Scleranthetum*, dan is deze in haar ontwikkeling enige weken later. Dit is te merkwaardiger, wanneer men bedenkt, dat het graan op de lichte zandgronden toch in het algemeen vroeger rijpt, dan op de zwaardere leemgronden. Het verschijnsel komt vooral in de associatiekensoorten-bloeicurve sterk tot uitdrukking. De kensoorten, die zoals we hebben gezien [zie SISSINGH (41) blz. 36] meest een atlantische verbreiding hebben, bloeien later dan de *Secalinion*-soorten van continentale herkomst. Misschien is in deze verlate bloei een aanpassing aan ons atlantische klimaat te zien.

#### EU-SECALINION

Dit verbond is in ons land slechts door één associatie – het *Linarietum spuriae* – vertegenwoordigd. De bloeicurves hiervan (zie grafiek 3) hebben betrekking op de subassociatie met *Equisetum arvense*.



De optimale bloei der verbonds-kensoorten valt in Juli, plm. 14 dagen later dan in de *Scleranthion*-associaties. Een verder verschil met de gezelschappen van laatstgenoemd verbond is het geringe percentage „winterbloeiërs”. Dit percentage neemt geleidelijk af, naarmate de grond zwaarder wordt. Een en ander moge uit onderstaand overzicht blijken:

TABEL 7

Associatie	Bodemtype	Grondsoort	Th	Te	Ta	% winte- bloeiërs
<i>Arnosereto-Scleranthetum</i> . . . .	diluv. zandgr.	zand	60	13	15	29
<i>Papaveretum argemone</i> . . . . .	leemh. zandgr.	leem	66	13	14	39
<i>Legousietum speculum-veneris</i> . . . .	oeverwal	zavel	59	12	16	34
<i>Linarietum sherardetosum</i> . . . . .	Limburgs krijt	löss	40	4	35	20
<i>Linarietum equisetetosum</i> . . . . .	komklei	klei	21	9	47	20

Men zou hieruit kunnen concluderen, dat de leemhoudende gronden in het voorjaar „kouder” zijn dan de zandgronden, te meer daar de *Chenopodietalia*-associaties het verschijnsel niet vertonen. In overeenstemming hiermee is de samenstelling der levensvormenspectra. Daarin ziet men bij toename van het slibgehalte der grond een duidelijke afname van het percentage wintertherophyten (Th) en in zomerdracht overwinterende therophyten (Te), terwijl het percentage zomerannuellen op de zwaardere gronden sterk toeneemt. In dit verband is het ook interessant te bedenken, dat het *Scleranthion* een midden-europees verbond – met associaties met een continentale (*Papaveretum*), atlantische (*Arnosereto-Scleranthetum*) en mediterrane inslag (*Legousietum speculum-veneris*) en het *Eu-Secalinion* een zuidelijk-mediterraan verbond is.

#### CHENOPODIETALIA

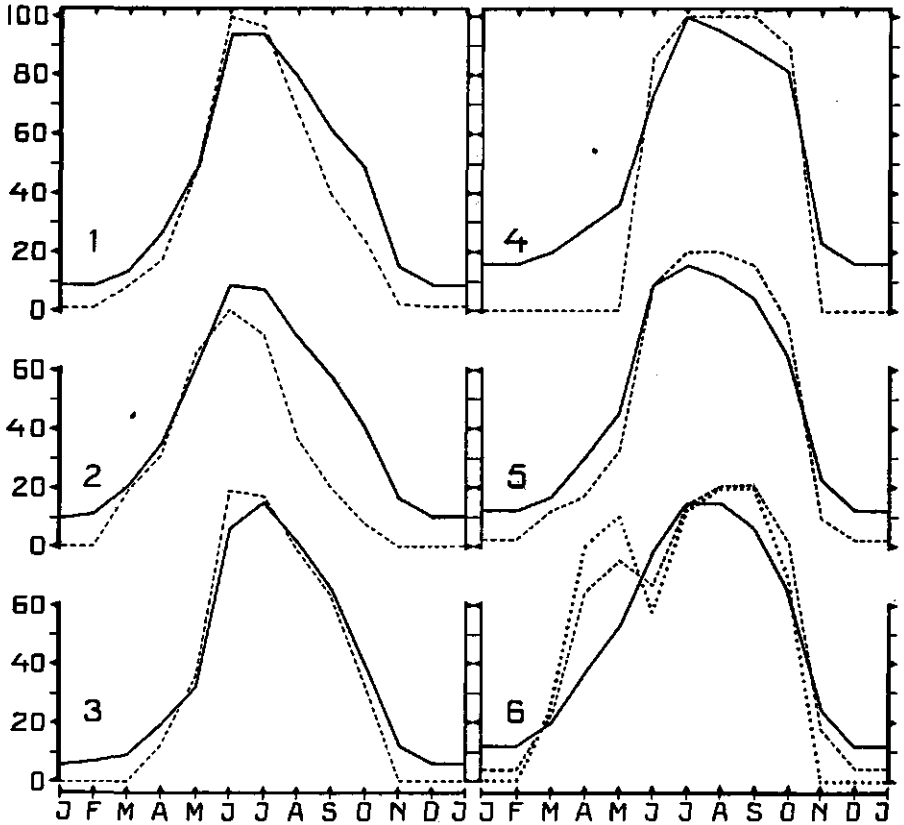
De rechterhelft van figuur 7 geeft ons de bloeicurves van de hakvrucht-associaties te zien. Deze vertonen alle een – aan de grondbewerking in de voor-zomer toe te schrijven – verlate bloei, welke zich uit in een verschuiving van de top der bloeicurve naar rechts en het optreden der karakteristieke knikken in de curves in de maanden Mei en October.

#### PANICO-SETARION

In ons land is de enige vertegenwoordiger van dit continentale verbond het *Echinochloeto-Setarietum*. De bloeicurves van deze associatie zijn in grafiek 4 neergelegd. In vergelijking met de associaties van het *Polygono-Chenopodion*-verbond is de ontwikkeling en bloei van deze associatie zeer laat. Dit komt tot uitdrukking in een verschuiving der bloeicurves naar rechts. Wij moeten hierin een aanpassing zien van het warmteminnende, continentale *Echinochloeto-Setarietum* aan ons koele, atlantische klimaat. Bij ons kan de associatie zich alleen in de warme zomermaanden ontplooiën.

#### POLYGONO-CHENOPODION

Van dit verbond zijn het *Chrysanthemo-Sperguletum* (grafiek 5) en het *Mercurialetum annuae* de typische vertegenwoordigers. De bloeicurves van deze beide gezelschappen vertonen grote overeenkomst. Die van het *Chrysanthemo-Sperguletum* werden op blz. 187 besproken.



1: *Arnoseretum-Sclerantheum*, 2: *Papaveretum argemone*, 3: *Linarietum spuriae*, 4: *Echinochloeto-Setarietum*, 5: *Chrysanthemo-Sperguletum*, 6: *Veroniceto-Lamietum hybridi*.

Fig. 7. Bloecurves van enkele akkeronkruidassociaties.  
(*Courbes de fleuraison de quelques associations messicoles*).

In vergelijking hiermee wijken die van het *Veroniceto-Lamietum hybridi* sterk af. In de eerste plaats valt daarbij het regelmatig verloop van de bloecurve der volledige soortencombinatie op. Deze vertoont namelijk niet de voor de *Chenopodietalia*-bloecurves zo karakteristieke knikken in de maanden Mei en October. Het min of meer regelmatige verloop is echter toeval. Het is te danken aan het feit, dat de knik in de maand Mei – ontstaan door de aanwezigheid van een groot aantal zomerbloeiers – wordt gecompenseerd door het optreden van een aantal voorjaarsbloeiers, of althans twee maal per jaar bloeiende soorten. Deze soortengroep – de *Veronica*-groep – is sterk vertegenwoordigd onder de associatie-kensoorten; vandaar het merkwaardige tweetoppige verloop van de kensoorten-bloecurve. Dit verklaart het feit, dat men het *Veroniceto-Lamietum hybridi* zowel in de graanvelden als in de hakvruchtakkers kan aantreffen.

De verbondskensoorten-bloecurve (zie grafiek 6) houdt het midden tussen de beide anderen; zij vertoont zowel de knik in de maand October als de tweede top in de maand April.

Het blijkt dus, dat wij in de bloeicurves een middel hebben gevonden om de onkruidgezelschappen te karakteriseren. De bloeicurve immers geeft ons een indruk van de bloeiperiode van het gezelschap, welke direct verband houdt met de vegetatieperiode daarvan.

De verschillende tot onze klasse behorende onkruid-associaties zijn alle „adventiefgezelschappen”, die oorspronkelijk uit verre landen met een geheel van het onze afwijkend klimaat en bodem stammen. Zij hebben zich in de loop der eeuwen hier ingeburgerd. Dit is mogelijk gebleken, doordat de onkruidgezelschappen in hoofdzaak zijn opgebouwd uit soorten met een korte levensduur (annuellen en biannuellen), die hun levenscyclus in een gedeelte van de vegetatieperiode kunnen doorlopen. Daardoor waren zij in staat uit de vegetatieperiode dat deel te kiezen, dat hun het beste paste, daar het het meest met dat van het land van herkomst overeenkomt. In dit verband gezien is de kennis van de vegetatieperiode en dus ook van de bloeiperiode der verschillende onkruidassociaties van belang, aangezien zij ons enig idee geeft in de oecologie en de herkomst dier associaties.

#### HOOFDSTUK IV

### VERSPREIDINGSOECOLOGIE

Définir pour chacune des associations étudiées les caractères de la dissémination, montrer dans quelle mesure le divers agents qui l'assurent interviennent dans leur développement et dans l'évolution générale de la végétation, tels sont les buts essentiels de notre étude.

MOLINIER et MÜLLER (21)

In dit hoofdstuk zal worden getracht enig inzicht te krijgen in de verspreidingsoecologie der hiervoor behandelde ruderales en segetale associaties en de rol, die de verschillende agentia (water, wind enz.) daarbij spelen.

De verspreidingsoecologie (disseminatie) heeft zich over verscheidene voor- aanstaande onderzoekers ontwikkeld: HILDEBRAND (16), KERNER (18), VOGLER (46), KIRCHNER (19), DINGLER (8), SERNANDER (40), MURBECK (28), ULBRICH (45), RIDLEY (33), SCHMIDT (35), MOLINIER et MÜLLER (27) e.a.. De literatuur is te omvangrijk, om haar hier nader te behandelen. In Nederland hebben slechts enkele onderzoekers [FEEKES (11), WESTHOFF (51, 52), DE VRIES (47, 48)] zich ermee bezig gehouden.

Bij een volledige verspreidingsoecologische bewerking van associaties [MOLINIER et MÜLLER (27), WESTHOFF (52)] wordt voor elke soort de diaspore beschreven. Onder diaspore (SERNANDER, 40) of verspreidingseenheid (VOGLER, 46) verstaat men het levensvatbare deel, dat van de plant wordt afgescheiden in dienst van de voortplanting, dus b.v. sporen, zaden, vruchten, planten of delen daarvan. Men deelt de diasporen in al naar de verspreiding bewerkende agentia (b.v. water, wind, mens, dier en de plant zelf) en de aan de diasporen ten dienste staande verspreidingsmiddelen (b.v. vruchtvlies, haarkransen, kurkweefsel) in één of meer verspreidingstypen: zoöchoren, anemochoren, hydatochoren, anthropochoren, autochoren en soorten zonder herkenbare verspreidingswijze. Deze zijn weer onder te verdelen 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 midde-len der plant, welke de verspreiding belemmeren, een plaats is gegeven. Deze systemen, waarvan de fijnere indelingen in hoofdzaak gebaseerd zijn op morpho-logische kenmerken in verband gebracht met de diverse verspreidingsagentia, zijn vaak zeer ingewikkeld, terwijl de „doelmatigheid” van de diverse typen vaak onvoldoende bekend is, zodat het effect der verspreiding niet altijd opge-helderd wordt.

Teneinde dit bezwaar te ondervangen heeft FEEKES (11) een eenvoudig systeem opgesteld, waarbij de onderverdeling 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 be-reiken.

Dit door FEEKES (11) – vergelijk ook WESTHOFF (52) – opgestelde systeem werd ook door mij gebruikt. Het volgt hieronder:

<i>Anemochoor</i>	V	(zwevers), zeer doelmatige verspreidingsmiddelen waardoor bij stormen de diasporen over km verspreid worden.
	v	(vliegers), matig doelmatige verspreidingsmiddelen, bij stormen honderden meters ver vliegend.
	v	weinig doelmatige verspreidingsmiddelen, zich als regel slechts enkele meters (hoogstens tientallen meters) ver verspreidend.
<i>Hydatochoor</i>	H	enige weken tot jaren drijvend.
	h	enige uren tot dagen drijvend.
<i>Anthropochoor</i>	A	effectief door de mens verspreid (b.v. vruchten, die aan kleren blijven hangen ( <i>Arctium</i> , <i>Galium</i> , <i>Bidens</i> ), klevende vruchten, die aan schoeisel blijven hangen ( <i>Plantago</i> , <i>Juncus</i> ) en zaden, die met het graan worden geoogst en uitgezaaid (diverse onkruiden: <i>Agrostemma githago</i> , <i>Lithospermum arvense</i> , <i>Vicia</i> -soorten), door de mens gegeten vruchten (bramen, framboos en bosbes) enz.
	a	min of meer toevallig door de mens verspreid, b.v. zaden, welke met modder aan het schoeisel worden vervoerd, vele adventieven e.d.).
<i>Zoöchoor</i>	Z	typisch endozoöchoor.
	z	min of meer toevallig zoöchoor, b.v. epizoöchorie, endozoöchorie bij fijne zaden etende vogels.
<i>Autochoor</i>	Au	Planten met een beperkte verspreiding (Autochoren als Ballisten, Schleuderer, Kriecher, Selbstbleger) en planten, waarvan geen verspreidingswijze bekend is.

Het blijkt in de meeste gevallen niet mogelijk het verspreidingstype van een plant zonder meer aan te geven. Het merendeel der soorten immers vertoont het verschijnsel der polychorie, d.w.z. dat hun diasporen aan een verspreiding door verschillende agentia zijn aangepast.

Van de meeste van onze akkeronkruiden is de verspreidingswijze bestudeerd. Gegevens hieromtrent werden ontleend aan RIDLEY (33), FEEKES (11) en WESTHOFF (52). Slechts van een klein aantal soorten werd de verspreidingswijze door mij experimenteel vastgesteld.

Heeft men eenmaal de diasporen van alle in een associatie voorkomende soorten bestudeerd en zodoende van iedere soort het verspreidingstype vastgesteld, dan kan men het disseminatiespectrum dier associatie bepalen. Voor de berekening van de disseminatiespectra staan ons verschillende methoden ter beschikking (zie blz 172). Daar is in de eerste plaats de methode, gebruikt door ALLORGE (7), TÜXEN (42), LIBBERT (21, 22), QUANTIN (29), BRAUN-BLANQUET (4)

e.a., welke bestaat uit het berekenen van het aantal soorten behorend tot een bepaald disseminatietype als percentage van het totaal aantal soorten. Aan deze methode kleeft echter het nadeel, dat geen rekening wordt gehouden met de hoeveelheden (abundantie en dominantie) waarin de soorten optreden. Toch is het duidelijk, dat – om een idee van de verspreidingswijze van een associatie te krijgen – het niet onverschillig is, of een plant daarin in grote hoeveelheden optreedt, dan wel of zij min of meer toevallig is komen aanwaaien. Wij geven daarom voor de berekening van de disseminatiespectra de voorkeur aan de methode, welke door SCHWICKERATH (36 t/m 38) werd uitgewerkt en die wij ook voor de berekening der levensvormenspectra hebben gebruikt. De methode werd op blz. 172 besproken. Met behulp daarvan werden de volgende disseminatiespectra voor de onkruidassociaties berekend (zie tabel 8).

TABEL 8. Disseminatiespectra berekend volgens de methode van SCHWICKERATH  
(Spectres de dissemination calculé d'après la methode de SCHWICKERATH)

Associatie	V	v	γ	H	h	A	a	Z	z	Au
Arnosereeto-Scleranthetum . . . . .	9	40	13	–	68	18½	21	10	54	25
Papavereeto-argemone . . . . .	3	42	23	–	50	29	19	3½	54	35
Legousietum speculum-veneris . . . . .	6	37½	34	1	50	25½	26	6	64	27
Linarietum spuriae . . . . .	11½	25	27	3	59	22	39	7	65	33
Echinochloeto-Setarietum . . . . .	3½	22	66	–	81	35	32	12	83	4
Chrysanthemo-Sperguleto . . . . .	17	15	36	–	63	25	21	6	81	15
Mercurialetum annuae . . . . .	16½	12	31	1	59	25	22	10	76	35
Veroniceto-Lamietum . . . . .	23	15½	39	1½	55	14	18	6	72	16
Oxaleto-Chenopodietum . . . . .	19	18	28	6	64	13	29	6	81	28
Chenopodieto-Urticetum . . . . .	9	25	52	½	87	15	38	26	71	3½
Plantaginetto-Lolietum . . . . .	2	58	32	1	72	36	30	17½	64	7
Hordeetum murini . . . . .	6½	20	64	1½	76	27	41	7	82	8
Balloteto-Arctietum . . . . .	6½	22	35	3½	72	35	43	24	46	30
Tanaceto-Artemisietum . . . . .	15	40	29	4½	80	42	39	7	51	12
Bromus-Corispermum-associatie . . . . .	17	43	34	2	82	37	28	7½	47	5½
Melilotetum albi-officinalis . . . . .	15	23	19	–	53	54	30	2	36	42
Berteroetum incanae . . . . .	3½	25	57	1	76	34	48	7½	55	14
Echieto-Verbascetum . . . . .	16½	29	46	6	53	15	35	19	52	1
Malachieto-Bidentetum . . . . .	1½	59	36	16	75	17½	43	3	71	–
Senecieto-Epilobietum . . . . .	28½	46½	12	5½	63	9	15	17	48	3½

De in deze tabel genoemde getallen geven weer de procentuele deelname van de in de associatie voorkomende soorten (individuen) aan de in het hoofd der tabel genoemde verspreidingswijzen. Dat het totaal de 100 % verre overschrijdt is het gevolg van polychorie.

De spectra berekend volgens bovenstaande methode zijn zonder meer niet makkelijk leesbaar, aangezien de doelmatigheid van de verspreiding daarin niet tot uitdrukking komt. Immers het is niet onverschillig of de diasporen van een plant door een bepaald agens over een grote, dan wel een kleine afstand worden verspreid. Teneinde de invloed van een agens op de verspreiding naar waarde te kunnen schatten werden tevens zgn. „doelmatigheidspectra” be-

rekend, waarbij de hoofdletters (doelmatige verspreiding over grote afstanden) op 10, de kleine letters (verspreiding over kleine afstanden) op 1 werden gewaardeerd en aan de cursieve letters (verspreiding over zéér kleine afstanden) de waarde 1/10 werd toegekend, terwijl de autochorie buiten beschouwing werd gelaten. Deze waardering op zichzelf is natuurlijk willekeurig, doch men krijgt op deze wijze toch een aardig inzicht in de invloed van de diverse agentia op de verspreiding. De volgens deze methode berekende „doelmatigheidsspectra” zijn hieronder weergegeven (tabel 9).

TABEL 9. Doelmatigheid van de verspreiding (*Rendement de la dissemination*)

Associatie	Wind (vent)	Water (eau)	Mens (homme)	Dier (animaux)
Arnosereto-Scleranthetum . . . . .	131	68	206	154
Papaveretum argemone . . . . .	74	50	309	89
Legousietum speculum-veneris . . . . .	101	60	281	124
Linarietum spuriae . . . . .	143	89	259	135
Echinochlocto-Setarietum . . . . .	64	81	382	203
Chrysanthemo-Sperguletum . . . . .	189	63	271	141
Mercurialetum annuae . . . . .	180	69	271	176
Veroniceto-Lamietum . . . . .	249	70	158	132
Oxaleto-Chenopodietum . . . . .	211	124	159	141
Chenopodieto-Urticetum . . . . .	120	92	188	331
Plantagineto-Lolietum . . . . .	81	82	390	239
Hordeetum murini . . . . .	91	91	311	152
Ballotetum-Arctietum . . . . .	90	107	393	286
Tanaceto-Artemisietum . . . . .	193	125	459	121
Bromus-Corispermum-associatie . . . . .	216	102	398	122
Melilotetum albi-officinalis . . . . .	175	53	570	56
Berteroetum incanae . . . . .	66	86	388	130
Echieto-Verbascetum . . . . .	199	113	185	242
Malachieto-Bidentetum . . . . .	78	235	218	101
Senecieto-Epilobietum . . . . .	333	118	105	218

De wetten van de disseminatie zijn – evenals die van de biologie in het algemeen – geen absolute; zij zijn vóór alles constateringen van frequentie. Wanneer een verschijnsel zich in 7, 8 of 9 van de 10 gevallen op dezelfde wijze openbaart, kan men de feiten, die dit veroorzaken, in de vorm van een „wet” uitdrukken. Uitzonderingen op deze wet kan men als toevalligheden beschouwen. Vele van onze akkeronkruiden danken hun huidige standplaats aan een min of meer toevallige verspreiding door de mens. Ware dit niet zo, dan zouden de disseminatiespectra van onze anthropogene onkruidassociaties de moeite van het uitrekenen niet waard zijn. Doch hoewel de anthropochorie daarin uit de aard van de zaak een grote rol speelt, overheerst deze verspreidingswijze – mede ten gevolge van de polychorie – niet en zijn zodoende de disseminatiespectra van de onkruidassociaties voldoende veelzijdig om belangwekkend, ja zelfs min of meer typerend te zijn.

In nevenstaande graphieken zijn verschillende spectra met elkaar geconfron-

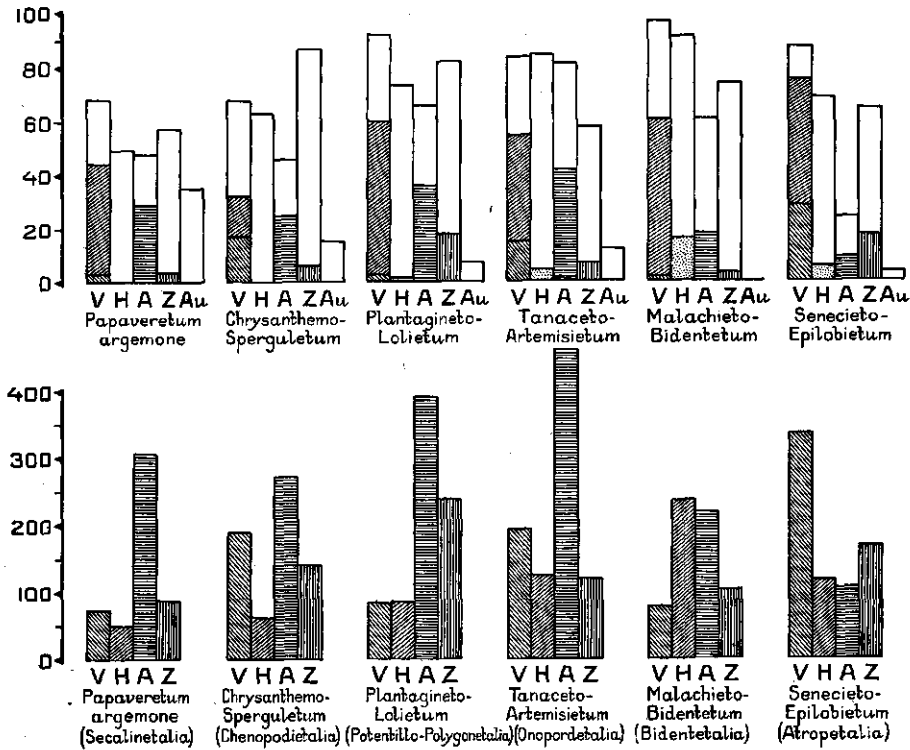


Fig. 8. Disseminatiespectra en doelmatigheid van de verspreiding van enige onkruidassociaties, die als typische vertegenwoordigers van de orden: Secalinetalia, Chenopodietalia, Potentillo-Polygonetalia, Onopordetalia, Bidentetalia en Atropetalia kunnen gelden. („Spectres de dissémination” et „spectres de rendement” (de la dissémination) de quelques associations messicoles et rudérales, représentant les ordres: Secalinetalia, Chenopodietalia, Potentillo-Polygonetalia, Onopordetalia, Bidentetalia et Atropetalia).

teerd. Figuur 8 geeft ons te zien de spectra van het *Papaveretum argemone*, het *Chrysanthemo-Sperguletum*, het *Plantagineto-Lolietum*, het *Tanaceto-Artemisietum*, het *Malachieto-Bidentetum* en het *Senecioto-Epilobietum* als evenzeveel vertegenwoordigers van de orden *Secalinetalia* respectievelijk *Chenopodietalia*, *Potentillo-Polygonetalia*, *Onopordetalia*, *Bidentetalia* en *Atropetalia*.

Bij een beschouwing van deze spectra valt op, dat vooral het *Tanaceto-Artemisietum* (*Onopordetalia*) en het *Plantagineto-Lolietum* in hoge mate anthropochoor zijn, zoals trouwens van deze de mens begeleidente „huisassociaties” te verwachten is. Hetzelfde geldt voor de *Secalinetalia*-associaties (*Papaveretum argemone*) waarvan de diaspora met het graan op de akker worden uitgezaaid. Ook de *Chenopodietalia*-associaties (*Chrysanthemo-Sperguletum*) zijn – hoewel minder uitgesproken – overwegend anthropochoor. Een maat voor de beïnvloeding door de mens is ook de autochorie. Immers de autochoren, waarvan de diaspora niet door water of wind worden verspreid en op eigen kracht slechts kleine afstanden kunnen afleggen, zijn voor de verspreiding vrijwel uitsluitend op de mens aangewezen.

Naast anthropochorie speelt in sommige „huisassociaties” ook de anemo-

chorie een rol. Dit geldt in het bijzonder voor het *Tanaceto-Artemisietum* (*Onopordetalia*) en het *Chrysanthemo-Sperguletum* (*Chenopodietalia*). Vooral haarkranszwevers treden in deze associaties op de voorgrond, terwijl in het *Papaveretum argemone* (*Secalinetalia*) en het *Plantagineto-Lolietum* de vliegers overwegen.

Een geheel ander spectrum vertonen de min of meer natuurlijke *Rudereto-Secalinetea*-associaties. Zo is b.v. het *Senecieto-Epilobietum* (*Atropetalia*) vrijwel uitsluitend op verspreiding door wind en vogels aangewezen, terwijl in het *Malachieto-Bidentetum* (*Bidentetalia*) de verspreiding door water (hydatochorie) de voornaamste plaats inneemt. Daarnaast speelt hier anthropochorie (en epizoöchorie) een rol, welke belangrijker wordt, naarmate de associatie meer aan de mens is gebonden (b.v. het *Polygoneto-Bidentetum tripartiti*).

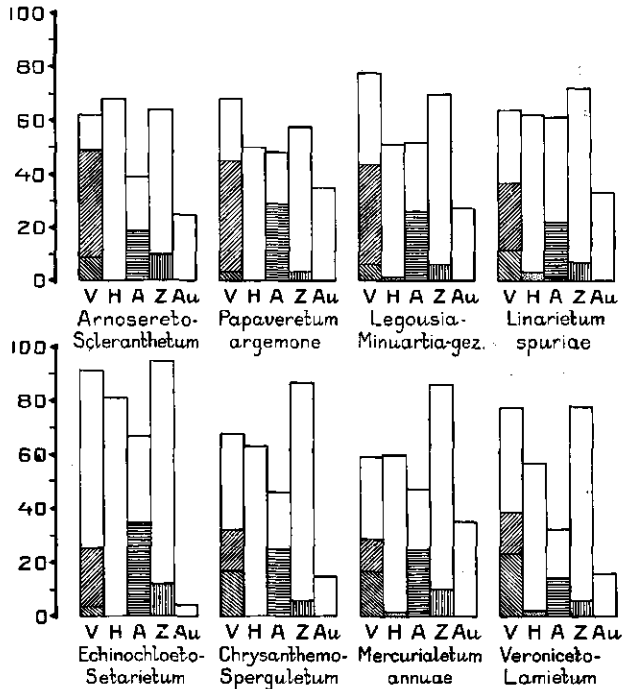


Fig. 9. Disseminatiespectra der akkeronkruidassociaties.  
(Spectres de dissémination des associations messicoles).

Figuur 9 geeft ons de disseminatiespectra der akkeronkruid-associaties te zien, terwijl in figuur 10 de doelmatigheid van de verspreiding in deze gezelschappen is weergegeven.

Alle associaties zijn anthropo-zoöchoor, de een meer dan de ander. Zeer uitgesproken geldt dit voor het *Echinochloeto-Setarietum*, waarvan de kensoorten zaad voortbrengen, dat gaarne door de vogels wordt gegeten.

Anemochorie vindt men vooral in de *Chenopodietalia*-associaties, in mindere mate in de *Secalinetalia*-gezelschappen. In laatstgenoemde orde spelen vooral de „vliegers” een rol, terwijl de „zwevers” zich tot de orde der *Chenopodietalia* beperken.



De autochoren – welke voor verspreiding over verre afstand op de mens zijn aangewezen, – zijn in de *Secalinetalia*-associaties met 25–35 % veel talrijker dan in de orde der *Chenopodietalia*, waar dit gemiddeld 15–20 % bedraagt. Een uitzondering vormt het *Mercurialetum annuae*, waarvan de kensoorten (*Mercurialis annua* en *Fumaria officinalis*) autochoor zijn en dus voor hun verspreiding van de mens afhankelijk zijn. Deze associaties is dan ook sterk aan de menselijke nederzettingen gebonden (zie SISSINGH (41) blz. 105).

Met het zwaarder worden van de grond neemt het aantal haarkranszwevers (*Cirsium arvense*, *Sonchus*-soorten enz.) toe. Een uitzondering maakt het *Arnosereto-Scleranthenetum* op onze lichte zandgronden, waarin één kensoort (*Arnosera minima*) het beeld vertroebelt.

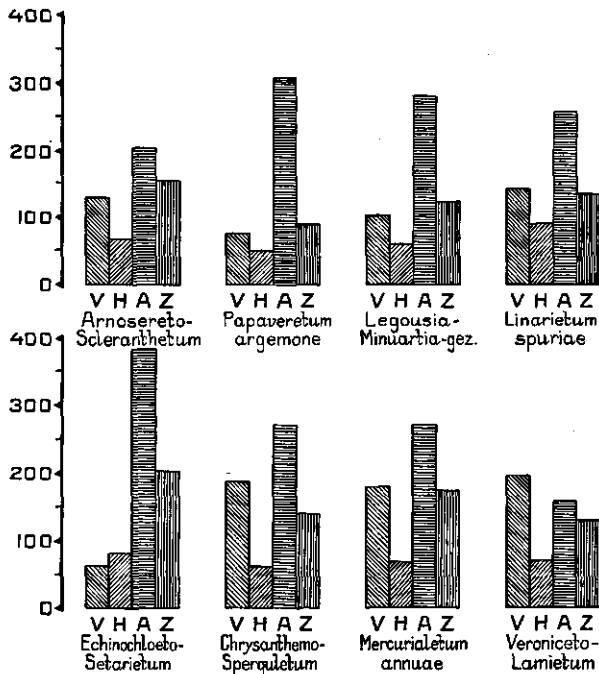


Fig. 10. Spectra der doelmatigheid van verspreiding van een aantal akkeronkruidassociaties. („Spectres de rendement” de quelques associations messicoles).

In figuur 11 zijn de disseminatiespectra van een drietal elkaar in de successie opvolgende ruderaal associaties weergegeven. Deze zijn alle in hoofdzaak anthropochoor. Met de tijd neemt de invloed van de mens toe, die van het dier af. Opvallend is ook het verschil tussen de beide *Arction*-associaties. Terwijl het *Balloteto-Arctietum* een uitgesproken anthropo-zoöchore verspreiding heeft (zie ook het hoge percentage autochoren) is in het *Tanaceto-Artemisietum* naast de mens de wind het voornaamste verspreidingsagens.

Tenslotte geeft figuur 12 de spectra van een drietal *Onopordion*-associaties weer. Alle drie zijn in ons land adventieven-associaties en hebben dan ook een duidelijk anthropochore verspreiding. Het meest uitgesproken geldt dit voor

het *Melilotetum albi-officinalis*, waarin het hoge percentage autochoren – naast dat der antropochoren – op een antropogene adventieven-associatie duidt.

Naast de mens speelt ook de wind bij de verspreiding een rol, doch deze neemt in belangrijkheid af, naar mate de gezelschappen hoger ontwikkeld zijn en zich langer op dezelfde standplaats handhaven.

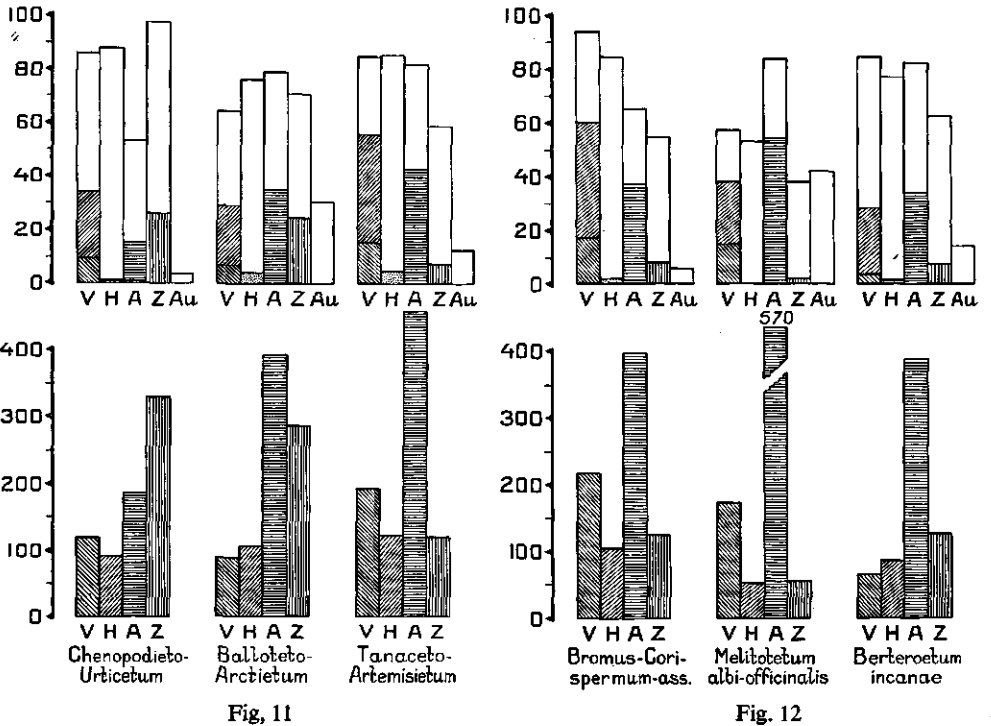


Fig. 11

Fig. 12

Fig. 11. Wisseling van de disseminatiespectra en spectra der doelmatigheid van de verspreiding van een drietal elkaar in de successie opvolgende onkruidgezelschappen behorende tot het *Chenopodion muralis* en het *Arction lappae*.

(*Changement du „spectre de dissémination” et du „spectre de rendement” d’une station rudérale, pendant la succession: Chenopodium muralis, Arction lappae*).

Fig. 12. Disseminatiespectra en doelmatigheid van de verspreiding in enkele associaties behorende tot het Onopordion.

(*„Spectres de dissémination” et „spectres de rendement” de quelques associations de l’Onopordion*).

Uit het bovenstaande moge blijken, dat de studie van de disseminatie van onze onkruidassociaties zeer leerrijk is. Wil zij echter met succes worden beoefend, dan is het wenselijk, meer aandacht aan het bestuderen der diasporen, en wel in het bijzonder aan de polychorie en de hoofdverspreidingswijze van het diaspoor in een bepaalde associatie, te besteden. Zo is b.v. het hoge percentage anemochoren in een uitgesproken antropochore associatie als het *Plantaginetololietum* terug te voeren op polychorie. Vermoedelijk geldt hetzelfde voor het hoge percentage zoöchoren in het *Echinochloeto-Setarietum*. Immers de vraag rijst, of de zoöchorie bij de zaden van *Echinochloa*, *Setaria* en *Digitaria* – welke

door eenden zouden worden gegeten – in onze associatie wel verwezenlijkt wordt.

Tenslotte dient de verspreidingswijze nauwkeuriger te worden aangegeven. Immers het kan niet onverschillig zijn, of de anthropochorie wordt veroorzaakt door adhesie (*Bidens*-, *Arctium*-, *Plantago*-, *Juncus*-soorten, *Polygonum aviculare* enz.) dan wel door endo-anthropochorie (*Rubus*-soorten, *Fragaria vesca*) of zelfs, doordat de mens de diasporen met het zaaigraan verspreidt (*Agrostemma githago*, *Lithospermum arvense*, *Vicia's*).

Eerst wanneer deze vraagstukken voldoende zijn bestudeerd, zal dit ons inzicht in de disseminatie zodanig verdiepen, dat deze studie praktische betekenis krijgt.

## RÉSUMÉ

### SYNÉCOLOGIE ÉTHOLOGIQUE DES ASSOCIATIONS MESSICOLES ET RUDÉRALES

#### CHAPITRE I: INTRODUCTION

Ce mémoire a pour objet l'étude éthologique des associations messicoles et rudérales des Pays-Bas, associations qui relèvent de la classe phytosociologique des *Rudereto-Secalinetea*. La systématique de cette classe est déjà décrite dans une autre publication (SISSINGH, 41).

L'auteur avait projeté de traiter, dans ce mémoire aussi la synécologie mesologique des associations des *Rudereto-Secalinetea*. Malheureusement, la documentation rassemblée dans ce but a été, en grande partie, détruite au cours de la guerre.

#### CHAPITRE II: FORMES BIOLOGIQUES ET SPECTRES BIOLOGIQUES

En adoptant l'hypothèse que les facteurs du milieu se reflètent dans le spectre des formes biologiques, nous avons calculé, pour les différentes associations de la classe des *Rudereto-Secalinetea* (voir: SISSINGH, 41) les spectres des formes biologiques. Nous nous sommes inspirés des travaux de RAUNKIAER (30, 31, 32) et avons adopté la terminologie proposée par cet auteur. Le groupe des thérophytes fut subdivisé en therophyta aestivalia, therophyta hivernalia, therophyta biannuella et therophyta epeteia.

Cette subdivision est nouvelle. En effect, si jadis ALLORGE (1) et BRAUN-BLANQUET (3, 7, etc.) ont distingué les thérophytes estivales et les thérophytes hivernales, les termes „therophyta epeteia” et „therophyta biannuella” sont employés pour la première fois. Nous classons parmi les „therophyta epeteia” – nous sommes redevable de ce terme à Mr le Dr W. C. DE LEEUW – des thérophytes dont la croissance et la période de fleuraison ne sont pas liées aux saisons. On pourra donc observer ces plantes (*Stellaria media*, *Poa annua*, *Capsella bursa-pastoris*, *Lamium* div. sp., *Veronica* div. sp.) à différents stades de leur développement, tout le long de l'année. Plusieurs générations de ces plantes peuvent se succéder en une seule année. Par „therophyta biannuella” nous comprenons des plantes bisannuelles (*Erigeron canadensis*, *Oenothera biennis*..) qui BRAUN-BLANQUET (3) classe parmi les hémicryptophytes mais qui, pour nous, ne se différencient pas essentiellement des thérophytes hivernales.

Après que la forme biologique de chaque espèce fut reconnue (voir SISSINGH,

41, p. 217-224) les spectres furent calculés en utilisant une méthode proposée par SCHWICKERATH (36, 39). On sait que cet auteur ne fait pas intervenir uniquement la présence de l'espèce mais tient compte également de son coefficient de dominance. Cette méthode est préférable à celle de TÜXEN et ELLENBERG (44, voir aussi BRAUN-BLANQUET, 6), parce qu'elle tient compte de l'importance de la dominance des espèces (voir tableau 1 et WESTHOFF, 52). Les résultats obtenus sont réunis dans le tableau 2 tandis que les spectres sont présentés sous forme de graphiques dans les figures 1 à 5.

La figure 1 nous montre les spectres d'une demi-douzaine d'associations qui peuvent être considérées comme typiques pour les différents ordres et alliances reconnus dans mon thèse (SISSINGH, 41). On constate que chaque ordre ou chaque alliance est caractérisé par une forme biologique bien déterminée ou par une combinaison de deux de ces formes.

<i>Secalinetalia</i>	<i>Scleranthion</i>	Th
	<i>Secalinion</i>	Th/Ta
<i>Chenopodietalia</i>	<i>Panico-Setarion</i>	Ta
	<i>Polygono-Chenopodion</i>	Ta/Te
<i>Potentillo-Polygonetalia</i>	<i>Polygonion avicularis</i>	Ta/Hr
<i>Onopordetalia</i>	<i>Arction lappae</i>	Hs/Ta
	<i>Onopordion</i>	Hs/Tb

La figure 3 reproduit les spectres des associations des terres cultivées de telle façon que les spectres des groupements messicoles et ceux des cultures sarclées correspondantes soient placés l'un en face de l'autre.

La figure 2 montre les modifications saisonnières du spectre biologique de trois groupements se remplaçant l'un l'autre périodiquement, au cours de l'année, en un même endroit, sur un sol sablonneux pléistocène. Dans la figure 5, on trouve une image de la succession des groupements en une station rudérale (*Arction lappae*). La figure 4 représente les spectres d'un certain nombre d'associations de l'*Onopordion*.

### CHAPITRE III: COURBES DE FLEURAIISON

Les associations des *Rudereto-Secalinetea* ont chacune une période de végétation et un cycle vital propres. Ceux-ci sont en correspondance avec la région d'origine de l'association et avec la sélection opérée par le milieu. C'est ainsi que la période de végétation des associations messicoles est fortement influencée par celle de la plante cultivée et donc, en dernière analyse, par l'homme qui base ses traitements agricoles sur les caractères de la plante dont il désire récolter les fruits. En ce qui concerne les associations rudérales, celles-ci se développent durant la portion de l'année durant laquelle le climat se rapproche le plus du climat de leur patrie d'origine.

Les stades remarquables dans le développement d'une plante sont: la germination de la graine, le développement de la plante, la fleuraison et la formation du fruit, la maturation des graines et la mort. La science qui s'intéresse à ces phénomènes et qui s'occupe d'étudier l'influence des variations climatiques sur leurs dates d'apparition est la phénologie. Un des phénomènes phénologiques les plus intéressants est la fleuraison. La plupart des flores indiquent d'ailleurs la période de fleuraison de chaque espèce.

Dans le but d'avoir une image du cycle vital, des courbes de fleuraison furent dessinées avec les données fournies par les flores (13, 14, 26). On procéda comme

indiqué dans les tableaux 6a et 6b. Les courbes de fleuraison obtenues sont représentées par les graphiques 6 et 7.

La figure 6 nous montre les courbes de cinq associations qui peuvent être considérées comme typiques pour les ordres dont ces groupements relèvent. La ligne interrompue représente la courbe de fleuraison des caractéristiques de l'alliance tandis que la ligne continue représente celle de l'ensemble des espèces. En examinant les courbes, il convient de tenir compte de ces deux lignes. Les caractères remarquables des courbes sont la position du point maximum (fleuraison optimale), la largeur de la base (durée de la période principale de fleuraison) et la position du point minimum (pourcentage d'espèces à fleuraison hivernale). La figure 7 oppose les courbes de fleuraison d'un certain nombre d'associations des *Secalinetalia* et celles des associations des *Chenopodietalia* correspondantes. Les courbes parlent par elles-mêmes.

#### CHAPITRE IV: DISSÉMINATION

Dans ce chapitre, nous avons tenté de donner un aperçu sur la biologie de la dissémination des associations rudérales et ségétales. Nous avons également tenté de fixer le rôle des divers agents (eau, vent, homme et animaux ...) dans cette dissémination.

En nous aidant de la littérature (11, 33, 52) et de nos observations personnelles, nous avons établi le type de dissémination de toutes les espèces qui figurent dans nos tableaux. Dans la plupart des cas, il nous fut pourtant impossible de fixer ce type avec précision car, chez de nombreuses espèces, on note le phénomène de polychorie, c'est à dire qu'une même espèce doit être rangée sous plusieurs rubriques différentes.

En conséquence, nous avons distingué des types en tenant compte de la réaction de la diaspore aux divers agents de la dissémination. Ces types sont énumérés à la page 194.

Lorsque les diaspores de toutes les espèces qui composent une association ont été étudiées et que donc, pour chaque espèce, le(s) type(s) de dissémination est fixé, alors le spectre de dissémination de l'association peut être déterminé. Des différentes méthodes proposées par les auteurs, nous avons retenu celle de SCHWICKERATH (36, 38, 39) (voir p. 172). Les spectres établis figurent dans le tableau 8.

Les chiffres de ce tableau fixent, en ‰, la part de chaque espèce de l'association dans les types de dissémination énumérés en tête du tableau. A cause de la polychorie, le total dépasse, et de loin, les 100 ‰.

Comme ces spectres sont assez difficilement lisibles, il a été déterminé également des „spectres de rendement” dans lesquels les lettres majuscules (bonne dispersion sur de grandes distances) (voir tableau 8) furent évaluées à 10 tandis que les lettres minuscules (dispersion sur de petites distances) furent évaluées à 1. Les lettres italiques (dispersion sur de très petites distances; autochorie) valent 1/10. Les „spectres de rendement” sont reproduit dans le tableau 9.

Les spectres calculés furent mis sous forme de graphiques. La figure 8 nous montre les spectres d'un certain nombre d'associations qui peuvent être considérées comme typiques pour les divers ordres de la classe. Il apparaît, à l'examen de ces graphiques, que l'anthropochorie joue un rôle important dans l'ordre des *Secalinetalia* tandis que anthropochorie et anémochorie interviennent

dans l'ordre des *Chenopodietalia*. Le *Plantagineto-Lolietum* (*Potentillo-Polygonetalia avicularis*) est une association typiquement anthropozoochore. Il en est de même pour les associations des *Onopordetalia*, avec cette restriction que le vent joue également un rôle important comme agent de la dissémination, particulièrement dans le *Tanaceto-Artemisietum*. Le *Malachieto-Bidentetum* (*Bidentetalia*) est une association du type hydatochore tandis que les espèces du *Senecioto-Epilobietum* (*Atropetalia*) sont disséminées par le vent et les animaux, l'homme ne jouant qu'un rôle secondaire.

La figure 9 oppose les spectres de dissémination des associations des *Secalinetalia* et ceux des associations des *Chenopodietalia* correspondantes. La figure 10 montre les „spectres de rendement” des mêmes associations. La figure 11 nous permet de suivre la succession en une station rudérale (*Arction lappae*) tandis que la figure 12 montre quelques spectres de l'*Onopordion*. Tous ces spectres sont discutés dans le texte.

## LITERATUUR

1. ALLORGE, P., Les associations végétales du Vexin français. Thèse Fac. d. Sc. Paris, Nemours 1922.
2. BLONDEL, R., La Végétation forestière de la Région de Saint-Paul pres de Montpellier. Comm. S.I.G.M.A. no. 79. Lausanne 1941.
3. BRAUN-BLANQUET, J., Pflanzensoziologie. Berlin 1928.
4. —, Aperçu des Groupements végétaux du Bas-Languedoc. S.I.G.M.A. Comm. no. 42. Montpellier 1936.
5. —, La Chênaie d'Yeuse méditerranéenne (Quercion ilicis), monographie phytosociologique. Comm. S.I.G.M.A. no. 45, Montpellier 1936.
6. —, Ueber den Deckungswert der Arten in den Pflanzengesellschaften der Ordnung Vaccinio-Piceetalia. Comm. S.I.G.M.A. no. 90, Montpellier 1946.
7. — en PAVILLARD, J., „Vocabulaire der Plantensociologie”, vertaald naar de derde Franse uitgave door W. C. DE LEEUW. Instituut voor Vegetatie-Onderzoek van Nederland (I.V.O.N.). Verslagen en mededelingen no. 1 (1930).
8. DIEMONT, W. H., Zur soziologie und Synökologie der Buchen- und Buchenmischwälder der nordwestdeutschen Mittelgebirge. — Mitt. flor.-soz. Arb.-Gem. Niedersachsens. 4. Hannover 1938. Diss. Wageningen 1938.
9. DINGLER, H., Die Bewegung der pflanzlichen Flugorgane. München, 1889.
10. ELLENBERG, H., Ueber Zusammensetzung, Standort und Stoffproduktion bodenfeuchter Eichen- und Buchenwaldgesellschaften Nordwest-Deutschlands. — Mitt. flor.-soz. Arb.-Gem. Niedersachsens. 5. Hannover 1939.
11. FEEKES, W., De ontwikkeling van de natuurlijke vegetatie in de Wieringermeerpolder, de eerste grote droogmakerij van de Zuiderzee. Diss. Wageningen 1936.
12. GEIGER, R., Das Klima der Bodennahen Luftschicht, 2e druk, 1942.
13. HEIMANS, E., HEINSIUS, H. W. en THYSSE, JAC. P. met medewerking van KLOOS, A. W., Geïllustreerde flora van Nederland. 12e druk, Amsterdam 1942.
14. HEUKELS, H. en WACHTER, W. H., Beknopte Schoolflora van Nederland, 6e druk, Groningen-Batavia 1947.
15. HEUKELS, H. en WACHTER, W. H., Geïllustreerde Schoolflora voor Nederland, 12e druk, Groningen-Batavia 1942.
16. HILDEBRAND, F., Die Verbreitungsmittel der Pflanzen. Leipzig 1873.
- 16a. JAHN, S., Über die „Bindung” bestimmter Unkräuter an die Wintergetreidearten. Mitt. d. Flor.-soz. Arbeitsgemeinsch. N. F. Heft 3. Stolzenau/Weser 1952.
17. KEMPSKI, E., Ueber endozöische Samenverbreitung. Diss. Univ. Rostock, Bonn, 1906.
18. KERNER VON MARILAUN, A., Pflanzenleben. Bd. III. Die Pflanzenarten als Floren und Genossenschaften, 3. Aufl. von A. HANSEN, Leipzig und Wien 1921 (Neuabdruck).
19. KIRCHNER, O. V., Verbreitungsmittel der Pflanzen. Handwörterbuch der Naturwissenschaften 1915.
20. KORSMO, E., Unkräuter im Ackerbau der Neuzeit, Berlin 1930.
21. LIBBERT, W., Die Vegetation des Fallsteingebietes. — Mitt. d. flor.-soz. Arbeitsgem. in Niedersachsen. 2. Osterwieck 1930.
22. —, Die Vegetationseinheiten der neumärkischen Staubeckenlandschaft. I. Teil — Verh. Bot. Ver. Prov. Brandenburg 74. Berlin 1932. — II. Teil Ebenda 75. Berlin 1933.
23. —, Die Pflanzengesellschaften der Halbinsel Darsz (Vorpommern). Rep. spec. nov. regni vegetabilis, Beih. Bd. CXIV, 1940.
24. MALZEW, A., Die Verbreitung der wichtigsten Feldunkräuter in Russland. Bull. d. kais. russ. Bur. f. ang. Bot. Bd. I, Petersburg 1909.
25. MEIZER, J. en WESTHOFF, V., Inleiding tot de Plantensociologie. 's-Graveland 1943.
26. MEYER, W. und VAN DIEKEN, J., Pflanzenbestimmungsbuch für die Landschaften Osna-brück, Oldenburger-Ostfriesland und ihre Inseln. Bd. I. mit 102 Bildleisten zum Bestimmen der 1221 Wildpflanzen von Nordwest-Deutschland (Bildleistenheft zu Band I). Bremen 1947.
27. MOLINIER, R. et MÜLLER, P., La dissémination des espèces végétales. Rev. Gén. de botanique 50, Comm. S.I.G.M.A. 64, 1938.
28. MURBECK, S. v., Beiträge zur Biologie der Wüstenpflanzen. 1-2. Lund, 1919-1920.
29. QUANTIN, A., L'évolution de la végétation à l'étage de la chênaie dans le Jura méridional. Comm. S.I.G.M.A. 37. Diss. Lyon 1935.
30. RAUNKIAER, C., Planteriget's Livsformer og deres Betydning for Geografien, København und Kristiana 1922.
31. —, The life forms of plants and statistical plant geography, being the collected papers of C. Raunkiaer. Oxford 1934.

32. —, Dansk Ekskursions-Flora. København und Kristiana 1922.
33. RIDLEY, H. N., The dispersal of Plants throughout the World. 1930.
34. ROTHMALER, W., Sôbre a Sistemática e a sociologia dos Linhos de Portugal. Agronomia Lusitana – Vol. VI – Tomo III. 1944.
35. SCHMIDT, W., Die Massenaustausch in freier Luft und verwandter Lufterscheinungen. Probleme der kosmischen Physik VII. Hamburg, 1925.
36. SCHWICKERATH, M., Die Gruppenabundanz, ein Beitrag zur Begriffsbildung der Pflanzensoziologie. (Englers Bot. Jahrb. Bd. 64, Heft 1, 1931).
37. —, Gruppenabundanz oder Gruppenmächtigkeit. – Chronica Botanica, Int. Plant Science News Magazine. Leiden 1939, Vol. V.
38. —, Neue Beiträge zur Kenntnis der Gruppenmächtigkeit der Assoziation. – Bot Jahrb., Bd. 68, Heft 5, Leipzig 1938.
39. —, Die Artmächtigkeit (Eine kritische Studie zur Pflanzengezellschaftslehre). Sonderabdr. aus FEDDE, Rep. Beih. CXXI, 1940.
40. SERNANDER, R., Zur Morphologie und Biologie der Diasporen. Upsala, 1927.
41. SISSINGH, G., Onkruid-associaties in Nederland, een sociologisch-systematische beschrijving van de klasse der Rudereto-Secalinetea Br.-Bl. 1936. Diss. Wageningen 1950.
42. TÜXEN, R., Ueber einige nw-deutsche Waldassoziationen von regionaler Verbreitung. – Jahrb. Geogr. Ges. Hannover 1929. Hannover 1930.
43. —, Der Pflanzensoziologische Garten in Hannover und seine bisherige Entwicklung. In: 94 bis 98 Jahresber. d. Naturk. Gesellsch. z. Hannover. 1947.
44. —, und ELLENBERG, H., Der systematische und ökologische Gruppenwert. – Mitt. Flor.-soz. Arb.-Gem. Niedersachsen. 3. Hannover 1937 (Zugl. 81–87. Jahresb. Naturhist. Ges. Hannover).
45. ULBRICH, E., Biologie der Früchte und Samen (Karpobiologie). Biol. Studienbücher, 1928.
46. VOGLER, P., Ueber die Verbreitung der Schweizerischer Alpenpflanzen. Flora. 1901.
47. VRIES, V. DE, Bijdrage tot de transportbiologie van plantenzaden, naar aanleiding van materiaal uit magen van eenden, afkomstig van Vlieland en Terschelling. Limosa 13de jaargang nr 4, 1940.
48. —, Verspreiding van plantenzaden door vogels. De Levende Natuur, 1941.
49. WARMING, E., Om Planterigets Livsformer. Festskrift udgivet af Kjøbenhavens Universitet 1908, p. 1–86.
- 49a. WARMING, E., Lehrbuch der ökologischen Pflanzengeographie. Uebers. v. KNOHLAUCH. Berlin 1896. – 2e Aufl. mit GRAEBNER sen., P., 1901–1908 – 3e Aufl. 1917–1918. – 4e Aufl. 1932–1933.
50. WEHSARG, O., Das Unkraut im Ackerboden. Arb. Deutsch. Landw. Ges. Berlin 1912.
51. WESTHOFF, V., The Vegetation of Dunes and Salt-Marshes on the Dutch Islands of Terschelling, Vlieland and Texel. Diss. Utrecht 1947.
52. —, De Vegetatie der Duin- en Wad-gebieden van Terschelling, Vlieland en Texel. (Diss. Utrecht, mnscrip.).