

Oecologische indicatiewaarde van mossen in Nanocyperion-gemeenschappen

H.J. During

Oecologisch gezien hebben de gemeenschappen van het *Nanocyperion* iets paradoxaals: als echte inslaggemeenschappen (Tüxen & Lohmeyer 1962; Westhoff et al. 1962) komen ze voor in 'schering'-gemeenschappen van velerlei aard en onder uiteenlopende oecologische condities; niettemin behoren ze al geruime tijd tot de meest bedreigde vegetatietypen in Nederland (Westhoff & van Leeuwen 1959).

Inslaggemeenschappen van het *Nanocyperion* worden gekenmerkt door een aantal intrigerende 'hogere' planten - het optreden van dwergen, zoals *Cicendia filiformis*, *Radiola linoides*, *Anagallis minima* en *Scirpus setaceus* wees me al vroeg op het relatieve belang van concurrentie en hoge groeisnelheden; zo groeien ze op onze Waddeneilanden bijvoorbeeld in uiteenlopende milieus en vermenigvuldigen ze zich naast de talrijke (*Nanocyperion*-gemeenschappen zijn doorgaans zeer soortenrijk) grotere 'broertjes'.

Toch zijn het vooral deze voor het *Nanocyperion* kenmerkende fanerogamen die zo sterk achteruitgegaan zijn. Van de vele voor het *Nanocyperion* minstens evenzeer kenmerkende mossen staat er weliswaar een aantal op de 'Rode Lijst' (Siebel et al. 1992), maar de meeste ervan zijn aanzienlijk minder sterk achteruitgegaan dan de hogere planten.

Ofschoon mossen in de Nederlandse vegetatiekunde zeker niet vergeten zijn geldt toch dat over hun oecologie nog weinig is gepubliceerd. De publicatie van een eerste lijst met indicatiewaarden van Nederlandse mossen (Siebel 1993) maakt mogelijk hierin verandering. Weliswaar waarschuwde Ellenberg (1974) al dat indicatiegetallen niet zonder meer als kwantitatieve maatstaf gebruikt mogen worden; zeker niet voor gebieden buiten Midden-Europa, dit wil zeggen buiten het gebied waarvoor het systeem ontworpen is. Thompson et al. (1993) laten echter zien dat Ellenbergs indicatiewaarden ook in Groot-Brittannië goed voldoen. Het blijft natuurlijk wat onzorgvuldig om de oecologie van een gebied te baseren op de indicatiewaarde van één of enkele voorkomende soorten, wel lijkt het de moeite waard om na te gaan in hoeverre op basis van een spectrum van een groot aantal soorten de oecologische condities van de gemeenschappen waarin ze voorkomen worden weergegeven. In deze bijdrage wordt getracht dit te doen voor de moslaag van *Nanocyperion*-gemeenschappen uitgaande van 280 opnamen uit West-Europa, met de nadruk op Nederland.

Materiaal

De opnamen werden gemaakt in de pe-

riode 1966-1979, en binnen deze periode vooral in de jaren 1971-1972 in het kader van het doctoraalonderzoek naar de oecologie van *Nanocyperion*-gemeenschappen in de duinen van het atlantische kustgebied (During 1973); belangrijke gegevens stammen verder uit 1978 (Les Landes) en 1979 (Terschelling). De opnamen uit het Nederlandse Waddengebied zijn eerder bewerkt door During (1980). De opnamen betreffen voor het merendeel fytoceenosen van humeuze, zandige substraten. Opnamen van *Nanocyperion*-gemeenschappen van natte, slijkige bodems (*Eleocharitetum ovatae* en verwante gemeenschappen) met een goed gedocumenteerde moslaag bezit ik vrijwel niet; hetzelfde geldt voor de tot het *Centunculo-Anthoceretum* en verwante gemeenschappen behorende, zeer mosrijke vegetatietypen van greppels, akkerranden en dergelijke op löss- en leembodems. De laatste zijn zo gevarieerd van soortensamenstelling dat een aparte studie hiernaar gerechtvaardigd lijkt.

De bedekkingen van de soorten, oorspronkelijk geschat met behulp van de verfijnde Braun-Blanquetschaal van Barkman et al. (1964), zijn voor de verdere bewerkingen getransformeerd volgens Westhoff & Van der Maarel (1973).

De indicatiewaarden van vrijwel alle mossoorten zijn ontleend aan Siebel (1993); slechts twee soorten (*Micromitrium tenerum* en *Trichostomum brachydon-tium*) kwamen niet in deze lijst voor. Voor deze twee heb ik indicatiegetallen vastgesteld, op grond van de indicatiewaarden van oecologisch verwante soorten en eigen veldervaring. In een aantal gevallen was de identiteit van de taxa niet duidelijk vast te stellen als gevolg van mogelijke determinatieproblemen of door recent

gewijzigde taxonomische opvattingen; in zulke gevallen werden soorten samengenomen. Zo zijn *Scorpidium cossonii* en *Scorpidium vernicosum* samengenomen onder *Scorpidium revolvens*, *Plagiomnum ellipticum* en *Plagiomnum affine* onder *Plagiomnum affine*; de taxa van het *Bryum bicolor*-complex werden alle tot *Bryum bicolor* gerekend.

In deze studie werden de volgende indicatiegetallen gebruikt: voorkeur voor een substraatype, vochtgetal, grondwaterindicatie, indicatiewaarde voor het stralingsklimaat, zuurgraadgetal, stikstofgetal en zouttolerantie. Voor de kwantitatieve bewerking werden de met een 'x' aangeduide indicatiewaarden (voor die factor indifferent) niet gebruikt. In het geval van substraat voorkeur zijn deze aanduidingen vervangen door waarde 1 (op allerlei bodems zonder duidelijke voorkeur). In de andere gevallen is de indifferente aanduiding vervangen door de waarde die het dichtst ligt bij het gemiddelde van de waarden van de overige in het materiaal aanwezige soorten.

Milieugegevens

Bij de in 1971-1972 gemaakte opnamen zijn ook enkele milieugegevens verzameld; zoals de pH van de bovenste bodemlaag (geschat met behulp van indicatiepapiertjes), de opbouw van het bodemprofiel en globale indicaties van de grondwaterstand en de zoutinvloed. Om de bruikbaarheid van de indicatiegetallen te toetsen werden ook deze gegevens in het onderzoek betrokken.

De mate van zoutinvloed is geschat op basis van een driedelige schaal: geen zout invloed (0), enigszins zoutinvloed (1), vrij sterke zoutinvloed (2). Vochtcondities

zijn aangeven met een vierdelige schaal: zeer droog (0); niet opvallend afwijkend (1); opvallend vochtig (2); bodem nat, maar in de loop van het seizoen wel enigszins droger wordend (3); bodem permanent nat (doorgaans bronmilieus) (4).

De categorieën met betrekking tot het substraat zijn zo goed mogelijk aangepast aan de volgorde van de indicatiewaarden: bovenlaag van 1 cm of meer humus (1); sterk humeus zand (2); leem of klei (3); licht humeus zand (4); vrijwel humusloos, doorgaans geel zand (5).

Voor een, zij het ruwe, indicatie van de lichtcondities is tenslotte de bedekking van de kruidlaag gebruikt, getransformeerd volgens de negendelige schaal van Westhoff & Van der Maarel (1973).

Om na te gaan in hoeverre de oecologische karakteristieken van de soorten corresponderen met populatiebiologische gegevens zijn voor elke soort nog de volgende kenmerken toegevoegd: de levensstrategie volgens During (1992), de sporengrootte in twee klassen (groter of kleiner dan 25 µm), de frequentie van sporenproductie in drie klassen (vrijwel nooit met sporenkapsels (1); af en toe met kapsels (2), en kapsels frequent (3)), en het al of niet voorkomen van i) tubers (rhizoid-gemmen), ii) broedkorrels of -knoppen aan bladeren of in bladoksels, en iii) andere wijzen van vegetatieve uitbreiding zoals afbrekende stengeltoppen.

Methoden

Canonical Correspondence Analysis (CCA; Ter Braak 1987) is een krachtig hulpmiddel gebleken om in een complex bestand met vegetatie- en milieugegevens te onderzoeken hoe de variatie in de vegetatie samenhangt met omgevingsfacto-

ren, en welke milieufactoren met de voornaamste assen van variatie in de vegetatie corresponderen. Zoals al eerder gebleken is (Kooijman 1993) kan men deze methode ook goed toepassen op een getransponeerde bestand van vegetatiegegevens (waarin de posities van soorten en opnamen omgewisseld zijn) in combinatie met een reeks van indicatiewaarden van die soorten, om zo na te gaan in hoeverre uit de posities van de soorten langs de ordinarie-assen en de voornaamste richting van de milieu-indicatoren een consistent beeld te verkrijgen is over de onderliggende milieuvariatie.

Het is minder eenvoudig om met behulp van CCA de correspondentie van milieu-indicatiewaarden en in het veld bepaalde milieugegevens te analyseren, omdat de posities van opnamen en soorten mede bepaald worden door die indicatiewaarden en milieugegevens. Wel is het goed mogelijk om achteraf de correlatie te bepalen tussen deze gegevens en de posities van de soorten in een eenvoudige correspondentie-analyse (CA) van soorten en opnamen. Omdat een correspondentie-analyse van een getransponeerde matrix in principe hetzelfde resultaat oplevert als de analyse van de oorspronkelijke matrix (Greenacre 1984), kan zo de correlatie van milieugegevens met de ordinarie-assen vergeleken worden met die van de indicatiewaarden van de soorten. Omdat als gevolg van het brede traject van condities een gewone CA van de dataset een geprononceerde versie van het 'hoefijzer'-effect te zien gaf, is hier *Detrended Correspondence Analysis* (DCA; Hill 1979) gebruikt. Weliswaar leidt deze procedure ertoe dat de posities van opnamen en soorten in de ordinarie bij transponeren van de matrix niet geheel

Figuur 1: CCA-ordinatiediagram van de moslaag van Westeuropese Nanocyperion-opnamen, met oecologische indicatiewaarden van de soorten als 'milieuvariabelen'. Boven: het vlak van de assen 1 en 2; onder: het vlak van de assen 3 en 4.

Afkortingen indicatoren: B: grondwaterindicatie; L: indicatiewaarde voor het stralingsklimaat; N: stikstofgetal; pH₁: zuurgraadgetal; S₁: substraattypevoorkeur; V₁: vochtgetal; Z₁: zoutgetal.

Levensstrategieën: AS: annual shuttle species; C_c: colonists s.s.; C_p: pioniers; E: ephemeral colonists; F: fugitives; LS: long-lived shuttle species; P_c: competitive perennials; P_s: stress-tolerant perennials; SS: short-lived shuttle species.

Verspreidingsindicaties: a: ongeslachtelijke voortplanting anders dan via gemmen of tubers; g: gemmen; sf: frequentie van sporofyt-vorming; si: sporengrootte (groter of kleiner dan 25 µm); t: tubers.

gelijk blijven, maar dit effect bleek bij inspectie van de twee ordinaties slechts zeer gering te zijn.

Resultaten

De eerste vier assen van de CCA-ordinatie 'verklaren' 78% van de variatie, hetgeen aangeeft dat soorten die gelijke milieuomstandigheden geacht worden te indiceren inderdaad vaak samen voorkomen. De grootste variatie in het milieu die door de *Nanocyperion*-mossen geïndiceerd wordt, wat betreft de pH van de bovenste bodemlaag; deze factor bepaalt voor een groot deel de eerste as van de ordinatie (Figuur 1).

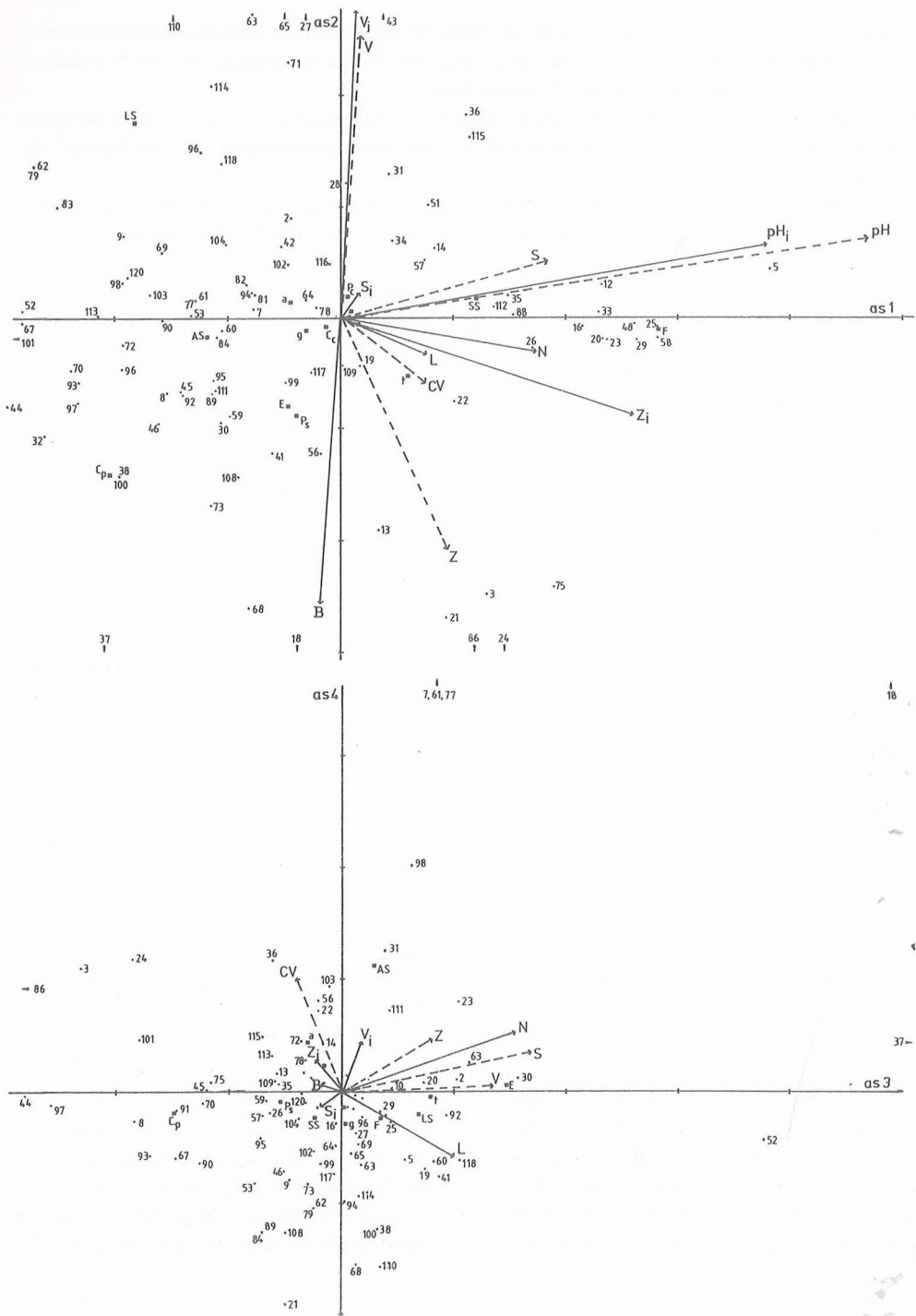
De tweede as wordt geheel bepaald door de factor water; het vochtgetal en de grondwaterindicatie leveren vrijwel identieke informatie op (dat de pijlen tegengesteld gericht zijn is het gevolg van de tegengesteld lopende schaalrichting voor deze twee indicatoren).

In het vlak van de eerste twee ordinatie-assen is verder enige invloed te bespeuren van stikstof en zout; voor beide geldt dat de beschikbaarheid positief gecorreleerd blijkt met de pH, hetgeen ook wel te verwachten is. De derde as van de

CCA wordt echter juist grotendeels bepaald door stikstof en zout, waarbij deze twee factoren sterk negatief met elkaar gecorreleerd blijken. De vierde as ten slotte correspondeert vooral met de factor licht.

Bekijken we de posities van de *Nanocyperion*-soorten in de ordinatie, dan blijkt dat het voorkomen van de soorten van het *Centaurio-Saginetum* (*Bryum algovicum*, *Bryum marratii*, *Bryum warnenum*) vooral correspondeert met indicaties van hoge pH-waarden, een laag stikstofgetal, en relatief grote zout-tolerantie. Hetzelfde geldt voor *Pottia heimii*, min of meer karakteristiek voor het *Saginetum maritimae*, en voor *Schoenetum*-soorten als *Aneura pinguis*, *Pellia éndiviifolia* en *Preissia quadrata*; het *Centaurio-Saginetum* komt dan ook vaak voor als inslag in een schering van het *Schoenetum*.

Een aantal *Cicendietum*-soorten, zoals *Fossombronnia foveolata*, *Bryum tenuisetum*, *Jungermannia gracillima*, *Scapania irrigua* en *Pohlia bulbifera* hebben juist hun optimum bij lage pH's en komen vooral voor met indicatoren van veel licht en een laag stikstofgetal. Een hoger stikstofgetal wordt vooral geïndiceerd door soorten uit de sfeer van het *Polygono-Co-*



Figuur 2: DCA-ordinatiediagram van dat deel van de Nanocyperion-opnamen waarvoor milieugegevens beschikbaar waren. Oecologische indicatorwaarden (doorgetrokken pijlen) en milieugegevens (onderbroken pijlen) zijn als passieve variabelen in de analyse meegenomen. Afkortingen van indicatoren, levensstrategieën en verspreidingsindicaties als bij fig. 1; afkortingen milieugegevens: CV: bedekking kruiddlaag; pH: zuurgraad; S: substraattype; V: geschatte bodemvochtigheid; Z: geschatte zoutinvloed.

ronopion, zoals *Barbula unguiculata*, *Bryum bicolor*, *Bryum argenteum*, *Didymodon fallax*, *Ditrichum cylindricum*, *Funaria hygrometrica* en *Leptobryum pyriforme*, maar ook door enkele *Nanocyperion*-mossen: *Bryum rubens*, *Pseudephemerum nitidum* en *Riccia beyrichiana*. De meeste *Nanocyperion*-mossen komen echter vooral in het centrale gebied van de ordinatie voor, en vormen zo een 'bindend element' tussen de vegetatietypen van dit verbond.

Er blijkt ook een verband te bestaan tussen de levensstrategie van de soorten en hun oecologische indicatie; zo indiceren *long-lived shuttle species* (L) vooral vochtige, zure omstandigheden, terwijl *pioneers* (Cp) en in mindere mate *stress-tolerant perennials* (Ps) vooral droge, zure bodems aanduiden. Opvallend is verder het verschil tussen *annual shuttle species* (A), die vooral op zure bodems voorkomen en *short-lived shuttle species* (S), die juist een hoge pH van de bodem indiceren.

Ten aanzien van de voortplantings- en verbredingsmethoden tenslotte moeten we constateren dat deze niet of nauwelijks met de gekozen milieu-indicatoren gecorreleerd zijn. Klaarblijkelijk komen in alle onderzochte gemeenschappen zowel zelden als vaak sporulerende soorten voor. Vermeldenswaard is alleen dat mossen met tubers gemiddeld wat drogere, niet te zure bodems indiceren, terwijl

gemmendragende mossen iets meer op zure bodems gevonden kunnen worden.

Indicatiewaarden en veldgegevens over het milieu

Uit het voorgaande blijkt dat soorten waaraan overeenkomstige indicatiewaarden zijn toegekend, inderdaad ook relatief vaak samen voorkomen. De volgende vraag is, of deze milieu-indicaties ook werkelijk corresponderen met veldgegevens. Hoewel er slechts ruwe schattingen van milieugegevens beschikbaar waren, en dan nog slechts voor een deel van het bestand, leek het toch de moeite waard om de correspondentie tussen indicatiewaarden van soorten en veldgegevens behorend bij opnamen in een DCA ordinatie van deze opnamen na te gaan.

In deze analyse wordt de ligging van de assen niet, zoals in de CCA, mede bepaald door de milieufactoren of -indicatoren, maar uitsluitend door de vegetatiegegevens. De eerste twee assen blijken ook hier zeer sterk gecorreleerd te zijn met pH en beschikbaarheid van water (Fig. 2). Voor deze twee factoren geldt verder dat de overeenkomst tussen indicatiewaarden en veldgegevens zeer groot is. In het vlak van de eerste twee assen van de ordinatie valt tevens een groot deel van de variatie in zouttolerantie en geschatte zoutinvloed in het veld, maar de correspondentie tussen deze beide is duidelijk minder goed. Wat betreft de factor licht is

de situatie nog verwarrender; in het vlak van de eerste twee assen is de lichtindicatiewaarde positief gecorreleerd met de bedekking van de kruidlaag! De verwachte negatieve correlatie komt wel tot uiting in het vlak van de assen 3 en 4.

De correlatie tussen de substraatindicatiewaarden van de mossoorten en de eerste vier assen van de DCA-ordinatie is zeer gering; de bodemtypen uit het veld, die zo goed mogelijk overeenkomstig aan de bodemindicatiewaarden geschaald zijn om een vergelijking mogelijk te maken, vertonen echter een duidelijke correlatie met vooral de assen 1 en 3.

De posities van de levensstrategieën en diasporentypen tenslotte komen grotendeels overeen met die in de CCA-ordinatie.

Discussie

Nanocyperion-gemeenschappen komen voor in een breed scala van milieutypen, zij het vrijwel steeds in korte, min of meer open vegetatie (Diemont et al. 1940; During 1973, 1980). De bodem varieert van zand tot pure leem of klei, is soms stenig en kan bedekt zijn met een stevig humuspakket. De pH kan variëren van minder dan 4 tot 7,5 en ook het bodemvochtgehalte kan sterk uiteenlopen. Diverse typen kunnen enig zout verdragen.

Uit de ordinaties blijkt dat de variatie in vegetatiesamenstelling vooral samenhangt met variatie in pH en bodemvochtigheid. Daarnaast spelen zoutinvloed en stikstofgehalte van de bodem een differentiërende rol. De door Siebel (1993) opgestelde indicatiewaarden voor pH en waterstatus blijken zeer goed te corresponderen met veldgegevens betreffende deze factoren. De matige correlatie tus-

sen de zouttolerantie van de soorten en de mate van zoutinvloed op de standplaatsen is deels het gevolg van het feit dat alle hier voorkomende zouttolerante soorten ook, en doorgaans veel vaker, op niet door zout beïnvloede plekken kunnen voorkomen; deels speelt wellicht ook mee dat de indicatiewaarden voor sommige soorten nog aanpassing behoeven. Zo komen volgens mijn ervaring *Drepanocladus aduncus* en *Tortella flavovirens*, beide als 'niet zout-tolerant' aangemerkt in de lijst, wel degelijk af en toe op enigszins zouthoudende plekken voor.

Het feit, dat de inslaggemeenschappen van het *Nanocyperion* vrijwel altijd in korte, vrij open vegetatie voorkomen verklaart wellicht, waarom de factor licht zo weinig invloed heeft op de samenstelling van de vegetatie. Of de hogere beschikbaarheid van stikstof die door de 'storingsoorten' van het *Polygono-Coronopion* geïndiceerd wordt ook werkelijk in het veld terug te vinden is kan ik helaas door gebrek aan veldgegevens niet controleren.

De substraat-indicatiewaarde blijken enerzijds slecht gecorreleerd met de variatie in de vegetatie zoals die tot uitdrukking komt in de ordinaties; anderzijds is er ook een slechte correlatie tussen substraatindicatiewaarde en de veldgegevens over de bodem. Een en ander duidt op een aantal problemen.

Ten eerste lijkt het mij, dat het 'inschalen' van bodemtypen in één dimensie niet goed mogelijk is. Ik betwijfel bijvoorbeeld of humusarme klei- of leembodems (categorie 4 van Siebel) dichter staat bij categorie 3 (sterk humeuze, vaak zandige bodem) dan categorie 5 (humusarme zandig-lemige of fijnzandige bodem) dat doet. In feite zouden de bodemtypen af-

zonderlijk als nominale 'dummy' variabelen gebruikt moeten worden.

In een nadere analyse, waarvan de resultaten hier verder niet gepresenteerd worden, heb ik dat ook gedaan; dit leverde echter niet veel meer inzicht op. De belangrijkste bijdrage was, dat nu bleek dat as 3 van de DCA ordinatie in feite de opnamen (en soorten) van lemig-kleiige bodems scheidt van die van zandige en humeuze bodems. Dit komt echter niet tot uitdrukking in de posities van de substraatype-indicaties.

Het zal duidelijk zijn dat de beperkte variatie in substraatypen in de hier geanalyseerde gegevens hierbij een rol speelt; bij een analyse van de mosflora van een gevarieerd gebied, met daarin ook epilithische en epifytische mossen, zal het substraatype zeker een sterker verklaarende factor vormen. De gepresenteerde gegevens suggereren echter wel dat de verschillen tussen zand en humus als substraat voor veel van deze mossen niet erg groot zijn.

De gevonden relaties tussen de levensstrategieën van de mossoorten en de ordinatie-assen en milieuvariabelen komen grotendeels overeen met die, gepresenteerd voor een deel van het hier geanalyseerde bestand in During (1980). Ook het hier besproken, uitgebreide bestand is echter nog veel te beperkt om breder geldige uitspraken te kunnen doen over de relaties tussen strategietypen en milieufactoren. Zo is de suggestie dat *annual shuttle species* vooral op zure bodems voorkomen niet algemeen geldig; er komen juist veel soorten met deze levensstrategie voor op matig droge, open kalk en op kalkrijke colluviale bodems, deels ook in *Nanocyperion*-gemeenschappen (men denke aan het *Centunculo-Antho-*

retum), maar zulke vegetaties ontbreken in dit bestand.

Vermoedelijk (althans voor terrestrische vegetaties) meer algemeen geldig is de tendentie dat pioniers vooral op droge, zure, stikstofarme bodems voorkomen, en dat *long-lived shuttle species* vooral te vinden zijn op zure, vochtige plaatsen. Het zou de moeite waard zijn te onderzoeken of tubermossen (*ephemeral colonists*) over het algemeen op wat drogere plaatsen staan, zoals de ordinaties suggereren.

Tenslotte is natuurlijk een in dit verband bijzonder relevante milieuvariabele niet in de analyse betrokken: de mate en frequentie van verstoring van vegetatiestructuur en bodem. Dit is echter geen verklaring voor het ontbreken van enige correlatie tussen sporengrootte en -frequentie en de ordinatie-assen. Dat klaarblijkelijk over het hele traject van gevonden condities zowel soorten met grote als met kleine sporen, en zowel zelden als frequent sporulerende soorten in steeds dezelfde proporties kunnen voorkomen is voor mij een grote verrassing.

De ordinaties laten duidelijk zien hoe de soortensamenstelling van de moslaag van *Nanocyperion*-gemeenschappen op de variatie in milieufactoren reageert. De belangrijkste factor, de pH van de bovenste bodemlaag, scheidt de mossen van het *Centaurio-Saginetum* van die van de overige associaties; de sterk met de tweede as gecorreleerde bodemvochtigheid lijkt vooral onder de 'begeleiders' selecterend te werken. Dit correspondeert goed met het pendelkarakter van deze gemeenschappen (Van Leeuwen 1965; During 1973; voor een fraai voorbeeld van het pendelen van zo'n inslag langs een

droog/nat-gradiënt zie Vanden Berghen 1964). De centrale positie van de meeste *Nanocyperion*-soorten geeft aan, dat ondanks het scala aan milieuomstandigheden en begeleiders de vegetatietypen van het *Nanocyperion* een grote mate van overeenkomst vertonen.

Indicator value of bryophytes in *Nanocyperion* communities

Recently, a list of ecological indicator values of Dutch bryophytes has become available (Siebel 1993). By applying Canonical Correspondence Analysis to a transposed table of the bryophyte components of relevés of *Nanocyperion flavescens* stands from Western Europe, using the indicator values as 'environmental' variables, an attempt was made to assess the range of environmental conditions of these 'warp-and-woof' communities. Additionally, the correspondence between the conditions indicated by these values and coarse field estimations of some factors was analyzed by plotting both in the space defined by the first four axes of an ordination (Detrended Correspondence Analysis) of a subset of species and relevés for which field estimates were available.

The first axis of the CCA ordination, explaining 34.7% of the variance, is strongly determined by the indicator values for pH, and mainly reflects variation in the bryophytes characteristic for the *Nanocyperion* (the 'warp' component). The second axis, explaining 18.7%, is mainly determined by indicator values for water availability and mainly reflects variation in associated species (the 'woof' component). The correspondence between conditions indicated by the indicator values and the parameters actually

estimated in the field is in both cases very high.

The third axis (13.4%) is mainly determined by the indicator values for salt influence and nitrogen availability. In the plane of the first two axes these two factors seemed to be positively correlated, due to their strong positive correlation with pH, but along axis 3, when this correlation has been removed, indications of salt and nitrogen appear to be negatively correlated. The correspondence of salt indications and estimated salt influence in the field is rather worse than in the case of pH and water; for nitrogen no field data were available. The fourth axis (11.3%) is mainly determined by indicator values for light. At least in the plane of axes 3 and 4, light indication is negatively correlated with cover of the herb layer, as might be expected.

Nearly all relevés were from sandy or humus-rich sandy soils. Sand and humus substrates might have rather similar properties for these bryophytes, which may explain that the indicator scores for soil type and actual soil descriptions from the field did not correspond well. Additionally, the scale does not seem to be one-dimensional, so that it might be better to treat soil categories as nominal rather than as ordinal variables.

Finally, the positions of life strategies, modes of asexual propagation, spore size, and frequency of sporophyte production in the ordinations were analyzed by treating these as passive variables and plotting their centroids in the graphs. While the reproductive characteristics showed surprisingly little correlation with the CCA and DCA ordination axes, the positions of the life strategies produced more interpretable patterns. In particular the prefe-

rence of pioneers and stress-tolerant perennials for acid, dry soils and the separation of annual and short-lived shuttle species along the first (pH) axis is notable.

Gerefereerde literatuur

- Barkman, J.J., H. Doing & S. Segal (1964). Kritische Bemerkungen und Vorschläge zur quantitativen Vegetationsanalyse. *Acta Bot. Neerl.* 13: 394-419.
- Braak, C.J.F. ter (1987). The analysis of vegetation-environment relationships by canonical correspondence analysis. *Vegetatio* 69: 69-77.
- Diemont, W.H., G. Sissingh & V. Westhoff (1940). Het Dwergbiezenverbond (*Nanocyperion flavescens*) in Nederland. *Ned. Kruidk. Arch.* 50: 215-284.
- Dirkse, G.M., H.M.H. van Melick & A. Touw (1988). Checklist of Dutch bryophytes. *Lindbergia* 14: 167-175.
- During, H.J. (1973). Het *Nanocyperion flavescens* in de duinen, in atlantisch verband bezien. Doct. verslag Lab. voor Plantenoecologie, Haren (Gr.).
- During, H.J. (1980). Life forms and life strategies in *Nanocyperion* communities from the Netherlands Frisian Islands. *Acta Bot. Neerl.* 29: 483-496.
- During, H.J. (1992). Ecological classifications of bryophytes and lichens. In: J.W. Bates & A.M. Farmer (eds.), *Bryophytes and lichens in a changing environment*. Clarendon Press, Oxford: 1-31.
- Ellenberg, H. (1974). Zeigerwerte der Gefäßpflanzen Mitteleuropas. *Scripta Geobot.* 9. (2e de: 122)
- Greenacre, M.J. (1984). Theory and applications of correspondence analysis. Academic Press, London.
- Hill, M.O. (1979). DECORANA. A FORTRAN program for Detrended Correspondence Analysis and Reciprocal Averaging. Cornell University, Ithaca, N.Y. 90 pp.
- Kooijman, A.M. (1993). Changes in the bryophyte layer of rich fens as controlled by acidification and eutrophication. Diss. Utrecht. 159 pp.
- Leeuwen, C.G. van (1965). Het verband tussen natuurlijke en anthropogene landschapsvormen, bezien vanuit de betrekkingen in grensmilieus. *Gorteria* 2: 93-105.
- Siebel, H.N. (1993). Indicatiegetallen van blad- en levermossen. Rapport IBN-DLO, Wageningen.
- Siebel, H.N., A. Aptroot, G.M. Dirkse, H.F. van Dobben, H.M.H. van Melick & A. Touw (1992). Rode lijst van in Nederland verdwenen en bedreigde mossen en korstmossen. *Gorteria* 18: 1-20.
- Thompson, K., J.G. Hodgson, J.P. Grime, I.H. Rorison, S.R. Band & R.E. Spencer (1993). Ellenberg numbers revisited. *Phytocoenologia* 23: 277-289.
- Tüxen, R. & W. Lohmeyer (1962). Ueber Untereinheiten und Verflechtungen von Pflanzengesellschaften. *Mitt. Flor.-soz. Arbeitsgem.* NF 9: 53-56.
- Vanden Berghen, C. (1964). La végétation des rives du Lac de Hourtin (Gironde, France). *Bull. Jard. Bot. Brux.* 34: 243-267.
- Westhoff, V., C.G. van Leeuwen en M.J. Adriani (1962). Enkele aspecten van vegetatie en bodem der duinen van Goeree, in het bijzonder de contactgordel tussen zout en zoet milieu. *Jaarb. 1961 Genootsch. Goeree-Overflakke*: 46-92.

Westhoff, V. & E. van der Maarel (1973).
The Braun-Blanquet approach. In:
R.H. Whittaker (ed.), Handbook of
Vegetation Science V: Ordination and
classification of communities. Junk,
Den Haag: 617-726.

Appendix: Soortsnamen corresponde-
rend met de nummers in fig. 1-4. De
naamgeving is volgens Dirkse et al.
(1988).

1	<i>Aloina aloides</i> var. <i>ambigua</i>	39	<i>Campylopus fragilis</i>
2	<i>Amblystegium riparium</i>	40	<i>Campylopus introflexus</i>
3	<i>Amblystegium serpens</i>	41	<i>Ceratodon purpureus</i>
4	<i>Anisothecium schreberianum</i>	42	<i>Climacium dendroides</i>
5	<i>Anisothecium varium</i>	43	<i>Cratoneuron filicinum</i>
6	<i>Archidium alternifolium</i>	44	<i>Dicranella cerviculata</i>
7	<i>Atrichum tenellum</i>	45	<i>Dicranella heteromalla</i>
8	<i>Atrichum undulatum</i>	46	<i>Dicranum scoparium</i>
9	<i>Aulacomnium palustre</i>	47	<i>Didymodon fallax</i>
10	<i>Barbula convoluta</i>	48	<i>Didymodon tophaceus</i>
11	<i>Barbula hornschuchiana</i>	49	<i>Ditrichum cylindricum</i>
12	<i>Barbula unguiculata</i>	50	<i>Ditrichum pusillum</i>
13	<i>Brachythecium albicans</i>	51	<i>Drepanocladus aduncus</i>
14	<i>Brachythecium rutabulum</i>	52	<i>Drepanocladus fluitans</i>
15	<i>Bryoerythrophyllum recurvirostre</i>	53	<i>Drepanocladus uncinatus</i>
16	<i>Bryum algovicum</i>	54	<i>Entosthodon obtusus</i>
17	<i>Bryum alpinum</i>	55	<i>Ephemerum serratum</i>
18	<i>Bryum amblyodon</i>	56	<i>Eurhynchium praelongum</i>
19	<i>Bryum argenteum</i>	57	<i>Fissidens adianthoides</i>
20	<i>Bryum bicolor-complex</i>	58	<i>Funaria hygrometrica</i>
21	<i>Bryum caespiticium</i>	59	<i>Hypnum cupressiforme</i>
22	<i>Bryum capillare</i>	60	<i>Leptobryum pyriforme</i>
23	<i>Bryum intermedium</i>	61	<i>Micromitrium tenerum</i>
24	<i>Bryum klinggraeffii</i>	62	<i>Mnium hornum</i>
25	<i>Bryum knowltonii</i>	63	<i>Philonotis fontana</i>
26	<i>Bryum marratii</i>	64	<i>Plagiomnium affine</i>
27	<i>Bryum pallens</i>	65	<i>Plagiomnium undulatum</i>
28	<i>Bryum pseudotriquetrum</i>	66	<i>Pleuridium acuminatum</i>
29	<i>Bryum radiculosum</i>	67	<i>Pleurozium schreberi</i>
30	<i>Bryum rubens</i>	68	<i>Pohlia annotina</i>
31	<i>Bryum ruderale</i>	69	<i>Pohlia bulbifera</i>
32	<i>Bryum tenuisetum</i>	70	<i>Pohlia nutans</i>
33	<i>Bryum warneum</i>	71	<i>Pohlia wahlenbergii</i>
34	<i>Calliergonella cuspidata</i>	72	<i>Polytrichum commune</i>
35	<i>Campylium polygamum</i>	73	<i>Polytrichum juniperinum</i>
36	<i>Campylium stellatum</i>	74	<i>Pottia davalliana</i>
37	<i>Campylopus brevipilus</i>	75	<i>Pottia heimii</i>
38	<i>Campylopus flexuosus</i>	76	<i>Pottia starckeana</i>
		77	<i>Pseudophemerum nitidum</i>
		78	<i>Pseudoscleropodium purum</i>
		79	<i>Rhizomnium pseudopunctatum</i>
		80	<i>Rhynchostegium murale</i>
		81	<i>Rhytidiadelphus squarrosus</i>
		82	<i>Scorpidium revolvens</i>
		83	<i>Sphagnum denticulatum</i>
		84	<i>Sphagnum fimbriatum</i>
		85	<i>Sphagnum papillosum</i>
		86	<i>Tortella flavovirens</i>
		87	<i>Trichostomum brachydontium</i>
		88	<i>Aneura pinguis</i>
		89	<i>Blasia pusilla</i>
		90	<i>Calypogeia fissa</i>
		91	<i>Cephalozia bicuspidata</i>
		92	<i>Cephaloziella divaricata</i>

- 93 *Cephaloziella elachista*
- 94 *Cephaloziella hampeana*
- 95 *Cephaloziella rubella*
- 96 *Chiloscyphus polyanthos*
- 97 *Cladopodiella francisci*
- 98 *Fossombronia foveolata*
- 99 *Fossombronia incurva*
- 100 *Fossombronia wondraczekii*
- 101 *Gymnocolea inflata*
- 102 *Haplomitrium hookeri*
- 103 *Jungermannia gracillima*
- 104 *Lophocolea bidentata*
- 105 *Lophocolea heterophylla*
- 106 *Lophozia badensis*
- 107 *Lophozia bicrenata*
- 108 *Lophozia capitata*
- 109 *Lophozia excisa*
- 110 *Marchantia polymorpha*
- 111 *Nardia scalaris*
- 112 *Pellia endiviifolia*
- 113 *Pellia epiphylla*
- 114 *Pellia neesiana*
- 115 *Preissia quadrata*
- 116 *Riccardia chamaedryfolia*
- 117 *Riccardia incurvata*
- 118 *Riccia beyrichiana*
- 119 *Riccia cavernosa*
- 120 *Scapania irrigua*