

## Drie zeldzame kalkmossen in de Hollandse duinen: *Pleurochaete squarrosa*, *Rhytidium rugosum* en *Thuidium abietinum*

E.J. Weeda

'Opgaan, blinken & verzinken' zou het motto kunnen vormen van het volgende mossen-drieluik. Het opgaan komt voor rekening van *Pleurochaete squarrosa*, die zich in een halve eeuw over een aanzienlijk deel van de Hollandse duinen heeft uitgebreid. Blinken is een tamelijk weidse kwalificatie van het huidige voorkomen van *Rhytidium rugosum*, maar in elk geval staat deze soort er in de Hollandse duinen lang niet zo somber voor als enige jaren geleden verondersteld werd. Verzinken lijkt het lot van *Thuidium abietinum* (= *Abietinella abietina*), in de vorige eeuw een vrij gewone soort langs de rivieren en in de duinen, maar nu bijzonder zeldzaam en bovendien schaars op de resterende vindplaatsen.

Gemeenschappelijk aan de genoemde mossen is dat ze gewoonlijk op kalkrijke, droge, zonnige standplaatsen groeien, en voorts dat ze in grote delen van hun areaal nooit met kapsels worden waargenomen en evenmin broedlichamen vormen. Sinds lang proberen bryologen, areaalgeografen en plantensociologen de relatie te doorgronden tussen het doorgaans ontbreken van gespecialiseerde voortplantingsorganen enerzijds en het bezit van een groot, maar deels verbrokkeld areaal anderzijds. Allorge (1922) noemt als voorbeelden van doorgaans steriele bladmossen in kalkgraslanden *Thuidium abietinum*, *Pleurochaete squarrosa*, *Rhytidium rugosum* en *Entodon concinnus*. Herzog (1926) vermeldt dezelfde soorten met uitzondering van *Pleuro-*

*chaete squarrosa*, en voegt *Homalothecium lutescens* aan het rijtje toe. Laatstgenoemde blijkt echter, althans in de Nederlandse duinen, vaker kapsels te vormen dan tot voor kort vaak werd aangenomen (Kortselius 1995). *Entodon concinnus*, die op de Britse eilanden in verscheidene duingebieden voorkomt (Finch in Hill et al. 1994), is in Nederland beperkt tot Limburg en het rivierengebied (Weeda 1992a).

Het volgende relaas behandelt de lotgevallen van *Pleurochaete squarrosa*, *Rhytidium rugosum* en *Thuidium abietinum* in de Nederlandse duinen en hun plantensociologische positie aldaar. Sommige auteurs kiezen ervoor mossen zoveel mogelijk in afzonderlijke mikro-associaties onder te brengen (o.a. Marstaller 1980). Anderen beperken deze benadering tot die gevallen waarin de mossen (vnl. acrocarpen) welomschreven gaten in de vaatplantengroeiing bewonen, en niet slechts een synusia vormen die in wezen met de overige vegetatie vervlochten is (Boulet & Wattez 1988). De duinbegroeiingen waarin de drie hier besproken kalkmossen optreden, geven geen aanleiding tot onderscheiding van aparte mosgemeenschappen, zodat in het vervolg alleen aan 'makro'-associaties wordt gerefereerd. Voor de positie in het plantensociologische systeem van het door mossen gedomineerde *Tortello-Bryoerythrophyllletum*, dat hieronder enkele malen wordt genoemd, wordt verwezen naar Schaminée et al. (1996).

## De opkomst van *Pleurochaete squarrosa*

Tot 1940 was *Pleurochaete squarrosa* (Hakig kronkelbladmos) in ons land uitsluitend bekend uit Zuid-Limburg, waar zij voornamelijk in de omgeving van Bemelen voorkomt (Touw & Rubers 1989). Tot op heden staat zij daar op enkele rotsrichels (vgl. Tabel IV, opn. 7). In 1941 werd zij voor het eerst in de duinen gevonden, en wel bij Heemskerk. Een tweede vindplaats in de duinen werd enkele jaren later ontdekt in de Amsterdamse Waterleidingduinen ter hoogte van Vogelenzang (Barkman et al. 1947). Aldus had zowel Noord- als Zuid-Kennemerland een 'oer-locatie' van *Pleurochaete*. Nadien is de soort op geen van beide plekken teruggevonden, maar wel ten noorden van de noordelijke en ten zuiden van de zuidelijke vindplaats. In de jaren zeventig trof Flip Sollman de soort op vier plekken in de omgeving van Bakkum aan; op twee daarvan komt zij ook nu nog voor. Gericht zoeken vanaf 1989 bracht aan het licht dat zij in dit gebied nog heel wat meer vindplaatsen heeft, al is zij op de meeste plekken schaars. Vanaf 1990 bleek dat zij ook in de zuidelijke helft van de Amsterdamse Waterleidingduinen op een aantal plekken voorkomt, evenals in de aangrenzende Luchter Zeeduin en De Blink. Verder werd zij in 1991 bij Katwijk ontdekt; ook hier blijkt zij vaste voet te hebben gekregen. In het gebied tussen de 'oer-locaties' zijn tot dusver slechts twee schuchtere vestigingspogingen geregistreerd, bij Zandvoort en Santpoort (Fig. 1), beide malen op door de mens verstoorte plekken.

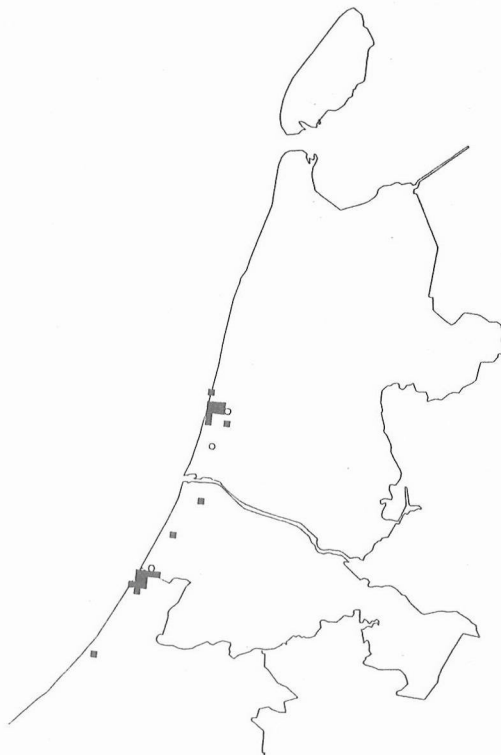
*Pleurochaete squarrosa* heeft het zwaartepunt van haar verspreiding in het Middellandse-Zeegebied en lijkt nog bezig haar areaal noordwaarts uit te breiden, hoewel zij in het noorden van haar areaal geen sporen of gemmen voortbrengt (Herzog 1926; Touw & Rubers 1989). Als verspreidingsorgaan komen hele planten, brokstukken, wellicht ook losgeraakte blaadjes in

aanmerking. Verspreiding daarvan gebeurt het gemakkelijkst door de wind in open landschappen. Uit het ontbreken van vondsten van vóór 1941 mag met vrij grote waarschijnlijkheid worden geconcludeerd worden dat de soort in onze duinen pas in de 20e eeuw verschenen is. Een van de voornaamste concentraties van vindplaatsen ligt in de duinen ter weerszijden van het Langevelderslag; zou zij daar in de 19e eeuw gestaan hebben, dan was zij stellig opgemerkt door Dozy, Molkenboer of Van der Sande Lacoste. Wellicht heeft zij de Hollandse duinen met behulp van sporen bereikt, maar het is ook denkbaar dat fragmenten van de plant ons land hebben bereikt met de af en toe optredende stofstormen vanuit Noord-Afrika. Als duinplant is zij ook bekend uit Frankrijk (Bonnot 1971), maar in het noordwesten van dat land lijkt zij geen grote plaats in de duinvegetatie in te nemen. In een tabel met 57 opnamen van het *Phleo-Tortuletum ruraliformis* (= *Tortulo-Phleetum arenarii*) in de Frans-Vlaamse duinen van Géhu & De Foucault (1978) komt *Pleurochaete* slechts eenmaal voor; in het vicariërende *Hornungio-Tortuletum ruraliformis*, door dezelfde auteurs voor de Normandische en Bretonse kust beschreven, laat zij geheel verstek gaan. Blijkens opnamen van Sissingh (1974) is zij in zuidelijker duingebieden aan de Franse westkust veelvuldiger aan te treffen.

Tabel I geeft 25 Hollandse opnamen met *Pleurochaete squarrosa* weer, gemaakt in de jaren 1989-1996. Op veel van haar vindplaatsen in de duinen staat de soort op uitgesproken humusarm, rul en nog enigszins beweeglijk zand, dikwijls op zuid- of westhellingen van tamelijk lage duintjes. Maar ook op donker-humeus zand aan de rand van droge valleien kan zij optreden, evenals op de sterk aan de wind blootgestelde bovenrand van noordhellingen. Alle exposities komen voor, en ook in vlak terrein is zij waargenomen. In de meeste gevallen behoort de begroeiing tot het *Phleo-Tortule-*

tum. De plek waar *Pleurochaete squarrosa* de weligst ontwikkelde kussens vormt, behoort echter tot het *Sileno-Tortuletum* (Doing 1993); deze locatie ligt op een zuidhelling in de bebouwde kom van Bakkum en was al bekend in de jaren zeventig. De desbetreffende opname (14) onderscheidt zich door soorten als *Silene conica*, *Silene otites*, *Orobanche picridis*, *Saponaria officinalis* en *Hieracium umbellatum*, die wegens hun geringe presentie en abundantie niet in tabel I zijn opgenomen. Bij Zandvoort komt *Pleurochaete* ook voor in een begroeiing die tot het *Sileno-Tortuletum* te rekenen is, maar deze ligt op het noorden en is minder karakteristiek ontwikkeld. Op een van de vindplaatsen in de Amsterdamse Waterleidingduinen (opn. 20) staat de soort samen met onder meer *Bryoerythrophyllum recurvirostre* en *Tortula subulata* in het *Tortello-Bryoerythrophyllum* (= *Didymodon recurvirostris-Tortella flavovirens*-associatie; Boerboom 1960), kenmerkend voor erosiekantjes van noordhellingen. Tenslotte is *Pleurochaete* ook aan te treffen in het *Taraxaco-Galietum*, dat qua oppervlakte de voornaamste duingraslandgemeenschap van de kalkrijke duinen is en dat (vooral in zijn korstmossrijke vorm) vaak doorspekt is met elementen uit het *Phleo-Tortuletum*.

Volgens de typologie van duinlandschappen van Doing (1974, 1988) heeft *Pleurochaete squarrosa* haar optimum in het R- (*Rubus caesius*-) landschap. Dit landschapstype is gebonden aan kalkrijke duinen en begint, van de zeezijde gezien, direct achter de zeereep. Het vormt na de zeereep het meest dynamische deel van de duinen. Het is voldoende open en arm aan struweel om verspreiding van plukjes of stukjes *Pleurochaete* door de wind geen al te grote hindernissen in de weg te leggen. In Noord-Kennemerland, waar de soort binnen de Hollandse duinen haar omvangrijkste concentratie van vindplaatsen heeft, beslaat dit landschapstype een groot deel



Figuur 1: Verspreiding van *Pleurochaete squarrosa* in de Hollandse duinen (deels naar ongepubliceerde gegevens van M.J.H. Kortselius).

■ = km-blok waarin de soort sinds 1990 is waargenomen.

○ = km-blok waarin de soort alleen in de periode 1940-1989 is waargenomen.

van de duinstrook. *Pleurochaete* komt er over de volle breedte van het duin voor, maar vooral op ca. 400-500 m van zee, de zone waar het R-landschap optimaal ontwikkeld is. Daar maar ook op diverse verder landinwaarts gelegen *Pleurochaete*-plekken ligt het zand bezaaid met grof schelpgruis, het merkteken van het R-landschap. Overgangen naar het stabielere K- (*Koelerion*-) landschap en het ontkalkte C- (*Cory-*

Nummer opname	1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14	1516	1718192021	22232425
Kaartblad	1919191919191919191919191919	2425	2424242424	30303030
Bloknummer	3131413131413141314131313142	3821	4747574848	26262626
Expositie	ONW N ONO W WZW W W ZZW W Z	NZW	W W W NNW	N N W W
Inclinatie (graden)	<5 5 <5 3 5 5 5 7 15 <5 10 10 15	60 5	10 5 5 20 10	20 10 20 10
Afstand tot zee (hm)	3½ 4 4 4 4 4½ 5½ 8 11 14 21 22 23 35	2132	5 9 9 16 29	12 12 12 13
Bedekking kruidlaag (%)	5 24 0 10 20 5 5 5 5 20 10 10 5 20	1520	2 5 20 10 30	20 20 10 20
Bedekking moslaag (%)	80 60 4 0 9 0 9 0 9 0 9 0 9 5 8 0 9 0 8 0 9 0 9 0	70 95	70 90 70 70 60	90 90 50 95
Associatie	PTPTTGPTPTPTPTPTPTTGPTPTST	ST -	PTPTPTTBPT	TGPTPTTG
Aantal soorten	18 10 23 30 27 23 23 17 28 29 17 12 13 24	36 23	19 30 22 34 20	32 39 38 23

Acrocarpe bladmossen

Pleurochaete squarrosa	2a + 2b 2b 2a 12m + 2m + 3 1 1 4	12a	12a 32m 2b	2a 2a 2b 3
Tortula ruralis * ruralif.	3 . + 12a 2a 3 4 2m 2m 4 4 3 2a	1 .	4 3 2a + .	+ 3 2a 1
Tortella flavovirens	1 3 + + 2a 12a + 2m 2b . . + .	. .	+ 2a + 1 +	. + + .
Tortula calcicolens	3 3 . . 2a 1 + 1 r 2m + . . 1	1 .	1 . . + .	. 1 . .
Bryum capillare	1 . + + 2b 2a . . r . + + 1 1	2b 2a	. . + . 1	. 1 2b .
Ceratodon purpureus	. . . 1 1 . 1 + r 1 + . + .	2b .	1 . . 12a	. . . .
Dicranum scoparium	. . . . 2a . . . . r . . . .	. .	. . . . + .	. + + .
Ditrichum flexicaule	. . . . + 3 . 2m + . . . .	. .	+ 2b 12m 2a	2a 2b 1 4
Racomitrium canescens	. . . . . + + 2m + . . . .	. .	. . . . .	. . . . .
Barbula convoluta	. . . . . r . . . . .	. .	. 2a . . . .	. . . . .
Plagiomnium affine	. . . . . . . . . . .	. 2a	. . . . + .	2a 1 . . .
Bryum spec.	. . . . . . . . . . .	. .	+ + . . . .	. . . . 1
Bryum provinciale	. . . . . . . . . . .	. .	. . . . 1	2b . . . .
Bryoerythrophyllum recurv.	. . . . . . . . . . .	. .	. . . . 2a .	. + + .

Pleurocarpen + levermos

Hypnum cupressiforme	r + 2b 2b 2a 4 2a 2a 3 3 12a 3 1	2a 3	2b + 2a 2a 2b	12b + +
Pseudoscleropodium purum	. . . . . + . . . . .	. 3	. . . . + .	. . . . .
Brachythecium rutabulum	. . . . . . . . . . .	r +	. . . . + .	. . . . .
Homalothecium lutescens	. . . . . . . . . . .	. 2a	. . . . +	+ 1 12b
Brachythecium albicans	. . . . . . . . . . .	. .	. . . . .	. 1 1 .
Hylocomium splendens	. . . . . . . . . . .	. .	. . . . .	. . . + 2a
Lophocolea bidentata	. . . . . . . . . . .	. .	. . . . .	2b 1 . .

Lichenen

Cladonia rangiformis	1 . 2a 2a 2a + + + 2m . . 1 . .	. .	12a 1 12m	. + . .
Cladonia pocillum	. . + + . . . . . . . . +	. .	. . . . 1	. . . . .
Peltigera rufescens	. . . 2b 2a . . . 2b + . . . .	. +	+ . . + 2a	. 1 . .
Cladonia foliacea	. . . 12a + 2a . + 1 . . . .	. .	2a 1 1 . 1	. + . .
Cladonia furcata	. . . + + 1 + 1 1 + + + + .	. .	+ 1 . + .	2a + 1 +

(Winter)annuellen

Cerastium semidecandrum	1 1 . 2a 2b 2m 2m . 2m 2m 2a 2a .	12a	12m 1 + 1	1 . 2m .
Myosotis ramosissima	1 . + r + 1 + 1 + . + 1 1 .	+ 1	+ 1 1 . +	. 1 r .
Erodium cicutarium * dun.	1 . . r 1 + + 1 + + . . . .	. +	+ 1 + . .	. + r .
Veronica arvensis	r . . 1 . . . . . r . . . . +	. +	+ + . . . .	r + + .
Senecio vulgaris	. r + . 1 r . . . . . . . . .	. +	. . . . .	. . . . .
Phleum arenarium	. + . . . . + + . . . . . 1	2a .	+ 1 . 1 .	+ 1 + +
Arenaria serpyllifolia	. . + . . . . . . . . . . .	. 1 +	. . . . .	+ 1 . +
Saxifraga tridactylites	. . . + . . . . . . . . . . .	2a +	. 1 . . . .	. . . . .

Senecio sylvaticus	. . . r . . . . . . . . . .	. . . . . . . . . . . . . . . .	. . . . . . . . . . . . . . . .	. . . . . . . . . . . . . . . .	. . . . . . . . . . . . . . . .	. . . . . . . . . . . . . . . .	. . . . . . . . . . . . . . . .
Vicia lathyroides	. . . + . . . . . . . . . .	. . . . . . . . . . . . . . . .	. . . . . . . . . . . . . . . .	. . . . . . . . . . . . . . . .	. . . . . . . . . . . . . . . .	. . . . . . . . . . . . . . . .	. . . . . . . . . . . . . . . .
Stellaria pallida	. . . + + . . . . . . . . . .	. . . . . . . . . . . . . . . .	. . . . . . . . . . . . . . . .	. . . . . . . . . . . . . . . .	. . . . . . . . . . . . . . . .	. . . . . . . . . . . . . . . .	. . . . . . . . . . . . . . . .
Aira praecox	. . . . . + . . . . . . . . . .	. . . . . . . . . . . . . . . .	. . . . . . . . . . . . . . . .	. . . . . . . . . . . . . . . .	. . . . . . . . . . . . . . . .	. . . . . . . . . . . . . . . .	. . . . . . . . . . . . . . . .
Erophila verna	. . . . . . . . . . . + + . . . . .	. . . . . . . . . . . . . . . .	. . . . . . . . . . . . . . . .	. . . . . . . . . . . . . . . .	. . . . . . . . . . . . . . . .	. . . . . . . . . . . . . . . .	. . . . . . . . . . . . . . . .
Bromus hordeaceus * hord.	. . . . . . . . . . . . . . . . 1	. . . . . . . . . . . . . . . .	. . . . . . . . . . . . . . . .	. . . . . . . . . . . . . . . .	. . . . . . . . . . . . . . . .	. . . . . . . . . . . . . . . .	. . . . . . . . . . . . . . . .
Vicia sativa * nigra	. . . . . . . . . . . . . . . . +	. . . . . . . . . . . . . . . .	. . . . . . . . . . . . . . . .	. . . . . . . . . . . . . . . .	. . . . . . . . . . . . . . . .	. . . . . . . . . . . . . . . .	. . . . . . . . . . . . . . . .
Cardamine hirsuta	. . . . . . . . . . . . . . . . +	. . . . . . . . . . . . . . . .	. . . . . . . . . . . . . . . .	. . . . . . . . . . . . . . . .	. . . . . . . . . . . . . . . .	. . . . . . . . . . . . . . . .	. . . . . . . . . . . . . . . .
Geranium molle	. . . . . . . . . . . . . . . .	. . . . . . . . . . . . . . . .	. . . . . . . . . . . . . . . .	. . . . . . . . . . . . . . . .	. . . . . . . . . . . . . . . .	. . . . . . . . . . . . . . . .	. . . . . . . . . . . . . . . .
Cochlearia danica	. . . . . . . . . . . . . . . .	. . . . . . . . . . . . . . . .	. . . . . . . . . . . . . . . .	. . . . . . . . . . . . . . . .	. . . . . . . . . . . . . . . .	. . . . . . . . . . . . . . . .	. . . . . . . . . . . . . . . .
Overblijvende grassen							
Calamagrostis epigejos	1 + . . + r + 1 r + + + . 1 .	. . . . . . . . . . . . . . . .	. . . . . . . . . . . . . . . .	. . . . . . . . . . . . . . . .	. . . . . . . . . . . . . . . .	. . . . . . . . . . . . . . . .	. . . . . . . . . . . . . . . .
Koeleria macrantha	+ .2b + + + + . 12a + . .2b	. . . . . . . . . . . . . . . .	. . . . . . . . . . . . . . . .	. . . . . . . . . . . . . . . .	. . . . . . . . . . . . . . . .	. . . . . . . . . . . . . . . .	. . . . . . . . . . . . . . . .
Carex arenaria	r . . + + . . . + r . . 1 + .	. . . . . . . . . . . . . . . .	. . . . . . . . . . . . . . . .	. . . . . . . . . . . . . . . .	. . . . . . . . . . . . . . . .	. . . . . . . . . . . . . . . .	. . . . . . . . . . . . . . . .
Festuca ovina * tenuifolia	+ .2b2a + . . . . . 1 . . . . .	. . . . . . . . . . . . . . . .	. . . . . . . . . . . . . . . .	. . . . . . . . . . . . . . . .	. . . . . . . . . . . . . . . .	. . . . . . . . . . . . . . . .	. . . . . . . . . . . . . . . .
Festuca rubra * commutata	. + . . . . + + . r . . . + .	. . . . . . . . . . . . . . . .	. . . . . . . . . . . . . . . .	. . . . . . . . . . . . . . . .	. . . . . . . . . . . . . . . .	. . . . . . . . . . . . . . . .	. . . . . . . . . . . . . . . .
Poa pratensis	. + + . . . . . + + . . . . .	. . . . . . . . . . . . . . . .	. . . . . . . . . . . . . . . .	. . . . . . . . . . . . . . . .	. . . . . . . . . . . . . . . .	. . . . . . . . . . . . . . . .	. . . . . . . . . . . . . . . .
Ammophila arenaria	. . . + . . . . + . . . . . . . . . .	. . . . . . . . . . . . . . . .	. . . . . . . . . . . . . . . .	. . . . . . . . . . . . . . . .	. . . . . . . . . . . . . . . .	. . . . . . . . . . . . . . . .	. . . . . . . . . . . . . . . .
Luzula campestris	. . . + + + + . . 1 . . . . .	. . . . . . . . . . . . . . . .	. . . . . . . . . . . . . . . .	. . . . . . . . . . . . . . . .	. . . . . . . . . . . . . . . .	. . . . . . . . . . . . . . . .	. . . . . . . . . . . . . . . .
Corynephorus canescens	. . . . . . . . . . . . 1 . . . . .	. . . . . . . . . . . . . . . .	. . . . . . . . . . . . . . . .	. . . . . . . . . . . . . . . .	. . . . . . . . . . . . . . . .	. . . . . . . . . . . . . . . .	. . . . . . . . . . . . . . . .
Avenula pubescens	. . . . . . . . . . . . . . . .	. . . . . . . . . . . . . . . .	. . . . . . . . . . . . . . . .	. . . . . . . . . . . . . . . .	. . . . . . . . . . . . . . . .	. . . . . . . . . . . . . . . .	. . . . . . . . . . . . . . . .
Dwergstruiken							
Hippophae rhamnoides	. . . . . . . . . . . . . . . . r . 1 . . . . .	. . . . . . . . . . . . . . . .	. . . . . . . . . . . . . . . .	. . . . . . . . . . . . . . . .	. . . . . . . . . . . . . . . .	. . . . . . . . . . . . . . . .	. . . . . . . . . . . . . . . .
Salix repens	. . . . . . . . . . . . . . . . r . . . . .	. . . . . . . . . . . . . . . .	. . . . . . . . . . . . . . . .	. . . . . . . . . . . . . . . .	. . . . . . . . . . . . . . . .	. . . . . . . . . . . . . . . .	. . . . . . . . . . . . . . . .
Rosa pimpinellifolia	. . . . . . . . . . . . . . . .	. . . . . . . . . . . . . . . .	. . . . . . . . . . . . . . . .	. . . . . . . . . . . . . . . .	. . . . . . . . . . . . . . . .	. . . . . . . . . . . . . . . .	. . . . . . . . . . . . . . . .
Overblijvende kruiden (incl. tweejarige kruiden)							
Galium verum	r . . + + . 1 . . + 1 1 . . . . .	. . . . . . . . . . . . . . . .	. . . . . . . . . . . . . . . .	. . . . . . . . . . . . . . . .	. . . . . . . . . . . . . . . .	. . . . . . . . . . . . . . . .	. . . . . . . . . . . . . . . .
Sedum acre	+ . . + + + + 1 1 + + + . . . . .	. . . . . . . . . . . . . . . .	. . . . . . . . . . . . . . . .	. . . . . . . . . . . . . . . .	. . . . . . . . . . . . . . . .	. . . . . . . . . . . . . . . .	. . . . . . . . . . . . . . . .
Taraxacum laevigatum	r . . + + r r r . . + r . . . . .	. . . . . . . . . . . . . . . .	. . . . . . . . . . . . . . . .	. . . . . . . . . . . . . . . .	. . . . . . . . . . . . . . . .	. . . . . . . . . . . . . . . .	. . . . . . . . . . . . . . . .
Viola curtisii	. . . + r + + . . . . . . . . . .	. . . . . . . . . . . . . . . .	. . . . . . . . . . . . . . . .	. . . . . . . . . . . . . . . .	. . . . . . . . . . . . . . . .	. . . . . . . . . . . . . . . .	. . . . . . . . . . . . . . . .
Thymus pulegioides	. . . 1 + . . . . . . + . . . . .	. . . . . . . . . . . . . . . .	. . . . . . . . . . . . . . . .	. . . . . . . . . . . . . . . .	. . . . . . . . . . . . . . . .	. . . . . . . . . . . . . . . .	. . . . . . . . . . . . . . . .
Rubus caesius	. . . + . . . + . + . r . . . . .	. . . . . . . . . . . . . . . .	. . . . . . . . . . . . . . . .	. . . . . . . . . . . . . . . .	. . . . . . . . . . . . . . . .	. . . . . . . . . . . . . . . .	. . . . . . . . . . . . . . . .
Galium mollugo	. . . . . 1 + . r . . . . . . . . . .	. . . . . . . . . . . . . . . .	. . . . . . . . . . . . . . . .	. . . . . . . . . . . . . . . .	. . . . . . . . . . . . . . . .	. . . . . . . . . . . . . . . .	. . . . . . . . . . . . . . . .
Senecio jacobaea * dunensis	. . . . . . . . . . . . 1 r . + . . . . .	. . . . . . . . . . . . . . . .	. . . . . . . . . . . . . . . .	. . . . . . . . . . . . . . . .	. . . . . . . . . . . . . . . .	. . . . . . . . . . . . . . . .	. . . . . . . . . . . . . . . .
Cerastium arvense	. . . + . . . . . . . . . . . . . . .	. . . . . . . . . . . . . . . .	. . . . . . . . . . . . . . . .	. . . . . . . . . . . . . . . .	. . . . . . . . . . . . . . . .	. . . . . . . . . . . . . . . .	. . . . . . . . . . . . . . . .
Picris hieracioides	. . . . . . . . . . . . . . . . +	. . . . . . . . . . . . . . . .	. . . . . . . . . . . . . . . .	. . . . . . . . . . . . . . . .	. . . . . . . . . . . . . . . .	. . . . . . . . . . . . . . . .	. . . . . . . . . . . . . . . .
Daucus carota	. . . . . . . . . . . . . . . . r	. . . . . . . . . . . . . . . .	. . . . . . . . . . . . . . . .	. . . . . . . . . . . . . . . .	. . . . . . . . . . . . . . . .	. . . . . . . . . . . . . . . .	. . . . . . . . . . . . . . . .
Satureja acinos	. . . . . . . . . . . . . . . .	. . . . . . . . . . . . . . . .	. . . . . . . . . . . . . . . .	. . . . . . . . . . . . . . . .	. . . . . . . . . . . . . . . .	. . . . . . . . . . . . . . . .	. . . . . . . . . . . . . . . .
Hypochaeris radicata	. . . . . . . . . . . . . . . .	. . . . . . . . . . . . . . . .	. . . . . . . . . . . . . . . .	. . . . . . . . . . . . . . . .	. . . . . . . . . . . . . . . .	. . . . . . . . . . . . . . . .	. . . . . . . . . . . . . . . .

Tabel I: Opmaken met *Pleurochaete squarrosa*, gemaakt in 1989-'96 in de duinen tussen Castricum en Egmond (1-14), bij Zandvoort (15) en Santpoort (16), in de Luchter Zeeduinen (17), de Amsterdamse Waterleidingduinen (18, 20, 21), De Blink (19) en Berkheide bij Katwijk (22-25). Associaties: PT = Phleo-Tortuletum, ST = Sileno-Tortuletum, TB = Tortello-Bryoe-rythrophyllietum, TG = Taraxaco-Galietum.

Addenda: opn. 5 - *Campylopus introflexus* 1; opn. 10 - *Barbula hornschuchiana* 1; opn. 20 - *Lophocolea heterophylla* 1; opn. 22 - *Leontodon saxatilis* 1; voorts een aantal soorten die slechts in één opname met + of r voorkomen.

Periode		1840 -1870	1940 -1970	ca. 1980	1990 e.v.
Vindplaats	Atlas -blok				
Walcheren (niet zeldz.)	48 ?	X			
id. (Vrouwenpolder)	42.53	?		X	
Katwijk (Berkheide)	30.26		X		X
Noordwijk (buitenduin)	30.17		X		
Noordwijk (binnenduin)	24.57		X	X	X
omg. Langevelderslag	24.57	X	X		X
t.h.v. De Zilk	24.47	X			X
Castricum	19.42		X		

Tabel II: Overzicht van vondsten van *Rhytidium rugosum* in diverse perioden.

nephorion-) landschap zijn aanwezig. Opvallend is in dit verband het optreden van *Racomitrium canescens*, kenmerkend voor overgangen tussen K en C, in gezelschap van *Pleurochaete* (opn. 9-12).

De duinen in de omgeving van het Langevelderslag vertonen voor een deel ook de kenmerken van het R-landschap, dat hier een nogal gecompliceerd mozaïek vormt met het K-, H- (*Hippophae*-) en C-landschap. Op de verst landinwaarts gelegen groeiplaats heeft *Pleurochaete* zich genesteld tussen - stellig aangeplante - *Ammophila arenaria* (opn. 21). Vindplaatsen in Bakkum en bij Zandvoort liggen in een zeedorpenlandschap (Ks); dergelijke duinterreinen zijn onder menselijke invloed uit een R-landschap ontstaan en hebben door activiteiten van de mens en zijn huisdieren eveneens een nogal dynamisch karakter (Slings 1994). De Katwijkse groeiplekken liggen eveneens in een zeedorpenlandschap, maar al min of meer in de marge hiervan: in geprononceerde vorm zijn de kenmerken van het Ks-landschap hier slechts aanwezig in een strook van ca. 100 meter langs de bebouwde kom, terwijl *Pleurochaete squarrosa* voornamelijk iets verder zuidwaarts optreedt. Zij staat hier vooral op plekken waar zich afgespoeld zand verzamelt.

In het algemeen kan *Pleurochaete*

*squarrosa* worden gekenschetst als een soort van secundaire pionierbegroeiingen. Voor de Franse duinen bespreekt Bonnot (1971) rol van de mossen in de vegetatie, met speciale aandacht voor de *arénicoles*, letterlijk vertaald: zandbewoners (= psammofyten) maar beter weer te geven met 'zandvangers'. Hij onderscheidt echte en facultatieve zandvangers; tot de eerste groep behoort alleen *Tortula ruralis* var. *ruraliformis*, tot de tweede groep onder meer *Homalothecium lutescens*, *Polytrichum piliferum*, *Racomitrium canescens* en *Pleurochaete squarrosa*. Laatstgenoemde geldt tevens als min of meer thermofiel.

De plantensociologische positie van *Pleurochaete squarrosa* in de duinen sluit blijkens tabel I nauw aan bij die van *Tortula ruralis* var. *ruraliformis*. Ook in groeivorm komt *Pleurochaete* sterk overeen met *Tortula ruralis*. Beide vormen losse, 'hoogpolige' kussens, waarin de oudere stengeldelen lang vitaal blijven, terwijl het ingevangen zand zich tussen de stengels ophoopt (en eventueel ook weer weggeblazen wordt). Zulks in tegenstelling tot de compacte, bolle kussens van *Tortella flavovirens* en *Ditrichum flexicaule*, waarin de jonge delen van de spruiten dicht aaneensluiten, terwijl zich in het inwendige van het kussen behalve zand ook een grote hoeveelheid afgestorven delen van het mos bevindt.

Terwijl *Tortula* een stramien vormt waarbinnen zich vaatplanten (met name eenjarige) kunnen vestigen, hebben *Tortella* en *Ditrichum* veeleer de functie van humusvormers; *Tortella* dient ook dikwijls als vestigingsbasis voor lichenen. Kussens van *Pleurochaete* kunnen een soortgelijke stramienvormende rol spelen als die van *Tortula ruralis* (bijvoorbeeld op de vindplaats binnen de bebouwde kom van Bakum), maar in veel gevallen bereiken ze niet de hiervoor vereiste omvang.

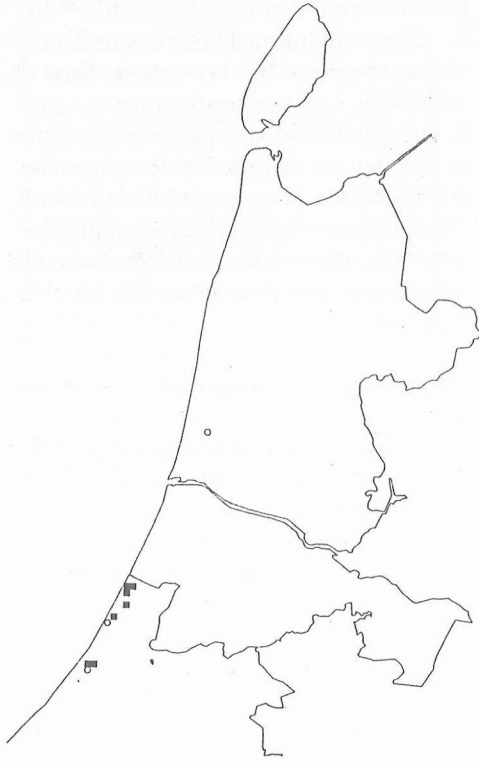
Vermoedelijk vloeit het nog steeds vrij schaarse voorkomen van *Pleurochaete* in de Hollandse duinen, ruim een halve eeuw na de eerste vondst, voor een deel voort uit het feit dat zij ten opzichte van *Tortula ruralis* in verscheidene opzichten in het nadeel is. Allereerst is deze mededinger al sinds lang in grote hoeveelheden aanwezig: wie eerst komt, eerst maakt. Vervolgens is *Tortula ruralis* een slag forser van bouw dan *Pleurochaete*, die over het algemeen niet in staat lijkt de ander te verdringen. De weinige omvangrijke *Pleurochaete*-kussens die in de duinen werden aangetroffen, stonden op plekken die door graafwerk, betreding of erosie verstoord waren en waar *Pleurochaete* kennelijk als eerste haar kans had kunnen grijpen. Dergelijke kussens werden alleen op zuid- en westhellingen waargenomen, wat de door Bonnot gesignaleerde warmtebehoefte van het mos illustreert. Tenslotte zou nog een rol kunnen spelen dat *Tortula ruralis* var. *ruraliformis* - anders dan weleens werd aangenomen - in grote delen van de Hollandse duinen regelmatig kapsels vormt, waarmee zij over een effectiever verspreidingsorgaan lijkt te beschikken (al moet nog worden nagaan in hoeverre kieming bij de vestiging van *Tortula ruralis* werkelijk een rol speelt). In elk geval verspreidt *Pleurochaete squarrosa* zich aanzienlijk trager dan *Bryum provinciale*, een verwant van *Bryum capillare* die in de jaren negentig de Hollandse duinen

heeft veroverd (Kruijsen & Damm 1996).

Gezien de warmtebehoefte van *Pleurochaete squarrosa* ligt het voor de hand de uitbreiding van deze mediterrane mossoort in onze streken in verband te brengen met de stijging van de gemiddelde temperatuur die in recente jaren geconstateerd wordt. Dit geldt temeer omdat zij gewoonlijk voorkomt op onbeschutte standplaatsen, die rechtstreeks aan weersinvloeden blootgesteld zijn.

### Hoe kieskeurig is *Rhytidium rugosum*?

*Rhytidium rugosum* (Buizerdmos) is in Nederland uitsluitend in de Hollandse en Zeeuwse duinen aangetroffen. De oudste vondsten dateren van 1841, toen *Rhytidium* zowel bij Noordwijkerhout als op Walcheren werd ontdekt. Met betrekking tot Walcheren meldde Van den Bosch (1841) dat de soort aldaar in de duinen niet zeldzaam was; nadere vindplaatsgegevens zijn echter niet bekend. Volgens Verdoorn (1927) staat de soort "uitsluitend op beschutte, niet beschaduwde, plaatsen in de binnenduinen. Op Walcheren groeit het in de z.g. Vroonen." Of laatstgenoemde melding op eigen waarneming berust, is niet duidelijk; in elk geval ontbreekt ook hier een nadere aanduiding van de groeiplaats. Slechts één melding is voorzien van een nauwkeurige lokalisering: in 1980 trof Th. Reynders de soort aan in het waterwingebied bij Vrouwenpolder op Walcheren, in schraal duingrasland op een zwakke westhelling met *Carex arenaria*, *Dicranum scoparium* en *Pleurozium schreberi*. De duinen bij Vrouwenpolder behoren tot de meest uitgeloopte van Nederland: kalkmijdende soorten als *Cytisus scoparius*, *Deschampsia flexuosa* en *Pleurozium schreberi* nemen een prominente plaats in. Verscheidene pogingen in de laatste jaren op genoemde helling Buizerdmos terug te vinden bleven vruchteloos. Toegegeven moet worden dat de



Figuur 2: Verspreiding van *Rhytidium rugosum* in de Hollandse duinen.

■ = kn-blok waarin de soort sinds 1990 is waargenomen.

○ = kn-blok waarin de soort alleen in de periode 1940-1989 is waargenomen.

verdwijning van *Rhytidium* ter plaatse veel minder verbazing wekt dan het feit dat het mos het op dit vermoste en ontkalkte duin tot 1980 heeft uitgehouden! Hoe dan ook, Reynders' vondst onderstreept dat de soort niet strikt aan een kalkrijk substraat gebonden is.

De geschiedenis van de vondsten van *Rhytidium* in de Hollandse duinen lijkt bij oppervlakkige beschouwing te suggereren dat het voorkomen van de soort in de loop

der tijd sterke fluctuaties heeft gekend. Waarschijnlijk was het echter vooral de aandacht der bryologen die fluctueerde (vgl. Tabel II). Na de vondsten in het midden van de vorige eeuw bij Noordwijkerhout (in de omgeving van het Langevelder-slag) en De Zilk (Hillegommer Zeeduinen) duurde het tot 1940 voordat opnieuw vondsten werden gemeld. Naar aanleiding van deze nieuwe vondsten jubelde Barkman (1947): "Gebleven is *Rhytidium rugosum*, de trots en sieraad van ons duin van het Wassenaarse slag tot de Zilk". Nog aanzienlijk verder noordwaarts werd een voorpost ontdekt bij Castricum (Agsteribbe 1951). Waarschijnlijk lag deze groeiplaats aan de rand van het Papenberg-complex, een restant van de hoge duinrug die zich eertijds aan de westzijde van Castricum uitstrekte.

Verspreide notities in de literatuur en op herbariumetiketten wekken de indruk dat *Rhytidium rugosum*, evenals zijn familieleden *Rhytidiadelphus triquetrus* en *Hylocomium splendens* en tal van andere attractieve mossen, in de duinen kenmerkend zou zijn voor noordhellingen. Op een dergelijke helling in de buitenduinen benoorden Noordwijk aan Zee, op slechts 200 meter van het strand, vond Barkman *Rhytidium* tussen *Polygonatum odoratum*, *Rubus caesius*, *Thymus pulegioides*, *Anthyllis vulneraria*, *Galium mollugo*, *Silene conica*, *Polypodium vulgare*, *Hypnum cupressiforme* var. *lacunosum* e.a. Tussen Katwijk en Wassenaar werd de soort aangetroffen op een open, droge, zonnige, noordwesthelling met *Hypnum cupressiforme* var. *lacunosum* en *Rhytidiadelphus triquetrus*. Barkman (1947) signaleert echter dat *Rhytidium rugosum* niet alleen voorkomt in het Anthyllido-Silenetum op de noordhellingen, maar ook op zacht glooiende, sterk door konijnen begraasde westhellingen, waar deze soort samen met *Rhynchostegium megapolitanum* en *Brachythecium albicans* deel uit-



(Volgens de toenmalige opvatting omvatte deze associatie ook een groot deel van wat thans *Taraxaco-Galietum* genoemd wordt; laatstgenoemde gemeenschap werd pas in 1957 door Boerboom onderscheiden.) In de binnenduinen bij Castricum stond *Rhytidium* "langs een pad, onder kreupelhout, op zandgrond, tussen *Rhytidiadelphus triquetrus* en *Hylocomium splendens*" (Agsteribe 1951). Doing (1974) vermeldt de soort speciaal voor de duinen in de omgeving van het Langevelderslag, die hij qua landschapstype benoemt als Khs: K- (*Koelerion*-) landschap met enige kenmerken van het H- (*Hippophae*-) landschap en een zwakke inslag van s- (zeedorpen-) elementen. Verder is sprake van vrij uitgestrekte complexen van (vrij) dicht bij zee gelegen, vrij hoge paraboolduinenlandschappen. *Rhytidium* zou er voorkomen in dwergstruweel (*Polypodio-Salicetum*) op ontcalcite noordhellingen met vorming van ruwe humus, samen met soorten als *Pyrola rotundifolia* en *Hylocomium splendens*. Deze standplaatsomschrijving lijkt veeleer van toepassing op *Drepanocladus uncinatus* dan op *Rhytidium rugosum*. Westhoff & Den Held (1969) voeren *Rhytidium rugosum* op als kensoort van het *Anthyllido-Silenetum*. Er zijn geen oudere opnamen bekend die deze opvatting schragen.

Ten tijde van de bewerking van de Bladmosflora (Touw & Rubers 1989) was de gangbare opvatting over *Rhytidium rugosum* dat deze soort in de Hollandse duinen nog maar één recente vindplaats had, en wel in de binnenduinen bij Noordwijk. Sinds lang verkeert zij daar in een min of meer zielzogende staat, wat de necrologische tenor van de tekst in de Bladmosflora verklaart: "*Rhytidium rugosum* handhaaft zich met moeite in Nederland. Het aantal groeiplaatsen is afgenomen, de huidige populaties zijn erg klein en zij bestaan uit kleinere planten dan in de vorige eeuw." Ook de notitie dat *Rhytidium* tussen *Hypnum cu-*

*pressiforme* groeit "in de vorm van verspreide, nauwelijks boven het *Hypnum*-dek uitstekende stengels", is kennelijk door de Noordwijkse groeiplaats ingegeven.

Op de voorlaatste dag van 1991 stuitte ik op Buizerdmos bij een mossen-speurtocht in Berkheide bij Katwijk. Het sombere, vochtige weer zorgde voor optimaal kleurcontrast tussen de toen dof bleekgroene *Rhytidium rugosum* en de doorschijnend-glanzende, donkerder groene *Hypnum cupressiforme*. Daarbij staken de roofvogelachtige 'koppen' van *Rhytidium* duidelijk boven de rest van de mossenmat uit. Knalvuurwerk vanuit een nabijgelegen del maakte kenbaar dat de groeiplaats in een zeedorpenlandschap ligt. Nadere verkenningen van Berkheide in de volgende maanden brachten aan het licht dat Buizerdmos - de zeldzaamheid van de soort in acht genomen - over een vrij uitgestrekt gebied aanwezig is: de uiterste plekken waar het voorkomt, zijn ongeveer een kilometer van elkaar verwijderd. Ze liggen deels in uitgesproken Ks-landschap vlak bij het dorp, deels wat verder zuidwaarts. Inmiddels was gebleken dat het verschil tussen *Rhytidium* en *Hypnum* ook bij droog weer uitstekend waar te nemen is, tenminste voor wie erop verdacht is. Het gaat dan om het contrast tussen een dofgele en een glanzend goudgroene tint. De huidige Katwijkse vindplaatsen van *Rhytidium rugosum* liggen in hetzelfde duingebied waar de soort een halve eeuw tevoren was waargenomen, maar wel ongeveer een kilometer noordelijker. Vermoedelijk is de oude Katwijkse vindplaats verloren gegaan door vergraving ten behoeve van de waterwinning.

Kennelijk zat het (her)ontdekken van *Rhytidium* 'in de lucht', want binnen enkele jaren vonden Joop Kortselius, Joop Mourik en Rob van der Valk een viertal groeiplaatsen in de Amsterdamse Waterleidingduinen (Boeveld, Ruigenhoeker Schulpweg, Haasvelder Kijkberg) en het daaraan grenzende

Nummer opname	1 2 3 4 5 6 7 8 9 10	111213	1415161718	1920
Kaartblad	303030303030303030	242424	2424242424	2424
Bloknummer	262626262626262626	575757	5757575757	4747
Expositie	NWNW W W W W N - - N	0 0 0	N - N N N	N N
Inclinatie (graden)	5 5 5<51015 5 - -10	5<5<5	30 -<51010	2020
Afstand tot zee (hm)	101414121212 9131415	7 7 7	13 9 9 9 9	616
Bedekking kruidlaag (%)	10403020202040404050	201015	510103010	2570
Bedekking mostlaag (%)	80909095909080909095	901090	9510109510	9080
Associatie	TGTGTGTGTGTGASSTASAS	PTPTPT	PTPTTGTGTG	TBTG
Aantal soorten	38343230282634404137	191921	3521252425	3835

Pleurocarpe bladmossen

Rhytidium rugosum	2a2a 12b 12b2b2a2a2a	+ 1 1	2a2a2m2a 3	12b
Hypnum cupressiforme	1 + 3 4 5 4 3 4 4 1	5 5 5	4 5 5 5 3	4 3
Homalothecium lutescens	1 . . . . .2a . . . .	. . . . .	. . . . .	. .
Brachythecium albicans	.2a . . . . .2a . . . .	. . . . .	. . . . .	. .
Hylocomium splendens	. 12a . . . . .2b	. . . . .	. . . . .	. .
Pseudoscleropodium purum	. + . . . . + . . . . r	. . . . .	. . . . .	. +
Rhytidiadelphus triquetrus	. r . . . . . + . . . .	. . . . .	. . . . .	.2a
Rhynchostegium megapolitanum	. . . . . + + 1	. . . . .	. . . . . r	. .
Hypnum jutlandicum	. . . . . 3	. . . . .	1 . . . . .	. +

Acrocarpen & levermos

Bryum provinciale	+ . . . . . 1	. . . . .	. . . . .2b	. .
Ceratodon purpureus	12a 1 . . . . + . . . .	. . . . .	+ . . . . .	. .
Dicranum scoparium	+ . 1 . . . . + +2a	. . . . .	2a . . . . .2a	12a
Polytrichum juniperinum	+ + . 1 . . . . .	. . . . .	. . . . .	. .
Tortula ruralis * ruralif.	2b 3 1 + . . . + 1 . . . .	. + + . . . .	2b + . . . .	1 1
Tortula calcicolens	. 1 . . . . .	. . . . .	. . . . .	r .
Plagiomnium affine	. 1 + . . . . . 1 . . . .	. . . . .	. . . . .	. .
Bryum capillare	.2a 3 + + . . . 1 . . . .	. . . . .	r . . . . .	+ .
Barbula convoluta	. . . . .2b . . . . .	. . . . .	. . . . .	+ .
Ditrichum flexicaule	. . . . .	. . . . .	2a . . . . +	2a 1
Bryoerythrophyllum recurv.	. . . . .	. . . . .	. . . . .	1 1
Lophocolea bidentata	. . 1 . . . . 1 + . 1 . . . .	. . . . .	. . . . . 1	. .

Lichenen

Cladonia furcata	32a2a2a2a . . .2a2b2a	. . . . .	.2a2a 1 +	1 .
Peltigera rufescens	. . + . . . . .	. . . . .	2a . . . . .	+2a
Cladonia rangiformis	. . . 1 1 . . .2a 1 1	2a2b2b	2a 1 + + . .	1 .
Cladonia pocillum	. . . . . 1 . . . . .	. . . . .	+ . . . . .	1 .
Cladonia foliacea	. . . . .	. . . . .	1 + . . . . .	+ .

(Winter)annuellen

Cerastium semidecandrum	2m2a 12m 1 1 + + 1 +	+ 1 1	1 1 + . . .	1 1
Arenaria serpyllifolia	+ + 1 + r 1 + . 1 . . . .	. r r	. . . 1 . . .	+ .
Geranium molle	1 . + . . . + . r . 1 . . . .	. . . . .	r . + . . . .	+ .
Cochlearia danica	+ 1 . . . + +2a +2m . . . .	. . . . .	+ . . . .2m . . . .	. .
Veronica arvensis	. 1 . + + r . . . + . . . .	1 12m	+ 1 . 1 . . .	1 +
Saxifraga tridactylites	. 1 1 + + . + + + . . . . .	+ 12a	r + + r . . . .	. 1
Myosotis ramosissima	. 1 + 1 1 1 + + + . . . . .	1 + +	r + + + . . . .	+ .
Erophila verna	. . + . . . . .	. . . . .	+ . . . . .	. +

<i>Anthriscus caucalis</i>	. . r r r . . . . .	. . . . .	. . . . .	. . . . .
<i>Erodium cicutarium</i> * dun.	. . 1 + . r . . . . .	. 1 +	+ + + . . .	+ 1
<i>Aira praecox</i>	. . 1 . . . 1 . . . . .	. . +	+ . . . . .	12m
<i>Vicia lathyroides</i>	. . + + 1 + + 1 1 +	+ . .	. + + + +	+ +
<i>Cardamine hirsuta</i>	. . . . + + r + . . . . .	. + +	+ . . . . .	+ +
<i>Stellaria pallida</i>	. . . . . 1 . r . . . . .	. + +	+ . . . . .	2m .
<i>Phleum arenarium</i>	. . . . . + + + + . . . . .	. 1 +	+ 1 . . . . .	. .
<i>Bromus hordeaceus</i> * hord.	. . . . . + . + . . . . .	. . . . .	. . + . . . . .	. .
<i>Rhinanthus angustifolius</i>	. . . . . + + . . . . .	. . . . .	. . . . . . . . . .	. .
<i>Senecio vulgaris</i>	. . . . . + + . . . . .	. . r	. . . . . . . . . .	. .
<i>Vicia sativa</i> * nigra	. . . . . . . . . . r +	+ . .	. . . . . . . . . .	. .
<i>Arabidopsis thaliana</i>	. . . . . . . . . . . . . . .	+ . r	. . . . . . . . . .	. +
<i>Claytonia perfoliata</i>	. . . . . . . . . . . . . . .	. + 1	. . . . . . . . . .	. .
Overblijvende grassen				
<i>Luzula campestris</i>	2a2a2b2b2a + 1 . +2b	. . .	+ .2a + 1	1 +
<i>Poa pratensis</i>	1 1 1 1 1 + + 1 1 +	. r +	. 12m 1 +	2a 1
<i>Ammophila arenaria</i>	+ . . . . . . . . . . . . . . .	+ . . . . .	. + . 1 1	. .
<i>Festuca rubra</i> * commutata	1 . . . . .2a + . 1	1 . .	2m . + .2a	1 1
<i>Calamagrostis epigejos</i>	1 + + + 1 . + . . . . .	+ + .	. . . . . . . . . .	+ .
<i>Koeleria macrantha</i>	. + + + + 12a2a2b 1	. . . . .	+ .2a . . . . .	1 .
<i>Avenula pubescens</i>	. + . . . . . + + 1 +	. . . . .	. . + 12a	.2a
<i>Corynephorus canescens</i>	. . . . + . . . . . . . . . .	. . . . .	+ . . . . . . . . . .	. .
<i>Carex arenaria</i>	. . . . + + + + + + . . . . .	+ 1 1	. + 1 + . . . . .	. .
<i>Elymus spec.</i>	. . . . . + . + . . . . .	. . . . .	. + + . . . . .	. .
Dwerg- en halfstruiken				
<i>Rosa pimpinellifolia</i>	2a 1 1 . +2a . . . . .	. . . . .	. . . . . . . . . .	. .
<i>Artemisia campestris</i> * mar.	. . . . . .2a2b + . . . . .	. . . . .	. . . . . . . . . .	. .
<i>Salix repens</i>	. . . . . . . . . . . . . . .	. . . . .	. . . . . . . . . .	.2a
Overblijvende kruiden (incl. tweejarigen)				
<i>Senecio jacobaea</i> * dunensis	+ 1 1 1 1 + 1 + + . . . . .	+ . . . . .	+ . + . +	1 +
<i>Cerastium arvense</i>	1 1 . + 1 . +2a 1 1 . . . . .	. . . . .	. . . . 1 1	+2a
<i>Sedum acre</i>	+ + + r . r . + 1 + . . . . .	. . . . .	2m + 1 + +	. .
<i>Thymus pulegioides</i>	+ + + . + + . 1 1 1 . . . . .	. . . . .	. . . . 12m	. .
<i>Galium verum</i>	+ + + r 1 r . + 1 . . . . .	+ . . . . .	+ . 1 . . . . .	+ +
<i>Taraxacum laevigatum</i> agg.	+ + + 1 r . + + . . . . .	+ r . . . . .	. + 1 1 1	+ 1
<i>Rubus caesius</i>	. 1 1 + + . 1 . . . . .	. . . . .	. . + . . . . .	1 3
<i>Achillea millefolium</i>	. + . + . . . . . . . . . .	. . . . .	. . . . . . . . . .	. .
<i>Lotus corniculatus</i> * corn.	. . . . . r . . r . . . . .	. . . . .	. . . . . . . . . .	.2a
<i>Pimpinella saxifraga</i>	. . . . . r r . . r r . . . . .	. . . . .	. . . . . . . . . .	. .
<i>Galium mollugo</i>	. . . . . r + . . 1 . . . . .	. . . . .	+ . . 1 1	12a
<i>Polygala vulgaris</i>	. . . . . + . . 1 . . . . .	. . . . .	. . . . . . . . . .	. +
<i>Arabis hirsuta</i> * hirsuta	. . . . . . r . . r . . . . .	. . . . .	. . . . 1 +	. .
<i>Hieracium pilosella</i>	. . . . . + 12b 1 . . . . .	. . . . .	. . . . . + . . . . .	. .
<i>Silene nutans</i>	. . . . . + + +2a . . . . .	. . . . .	. . . . . . . . . .	. .
<i>Daucus carota</i>	. . . . . + + . . . . .	. . . . .	. . . . . . . . . .	. .
<i>Hypochaeris radicata</i>	. . . . . + + . . . . .	+ . . . . .	. . . . . . . . . .	. .
<i>Ranunculus bulbosus</i>	. . . . . . . . . . r2b . . . . .	. . . . .	. . . . . . . . . .	. .
<i>Plantago lanceolata</i>	. . . . . . . . . . r 1 . . . . .	. . . . .	. . . . . . . . . .	. .
<i>Anthyllis vulneraria</i>	. . . . . . . . . . r + . . . . .	. . . . .	. . . . . . . . . .	. .

Picris hieracioides	. . . . . r	. . . . .	. . . . . +	. . . . .
Oenothera biennis	. . . . .	+ . r	. . . . .	. . . . .
Viola curtisii	. . . . .	. . . . .	. 1 1 + .	+ + .
Taraxacum sect. Vulgaria	. . . . .	. . . . .	. + . . . +	+ . .

Tabel III: Opnamen met *Rhynchidium rugosum*, gemaakt in 1989-'96 in Berkheide bij Katwijk (1-10), de binnenduinen benoorden Noordwijk (11-13), De Blink (14) en de Amsterdamse Waterleidingduinen (15-20).

Associaties: zie Tabel I; voorts AS = Anthyllido-Silenetum.

Addenda: opn. 2 - *Festuca ovina* \* *tenuifolia* 2b; opn. 9 - *Silene conica* 1; opn. 18 - *Cladina arbuscula* 1; opn. 19 - *Tortella flavovirens* 1; opn. 20 - *Veronica chamaedrys* 1, *Veronica officinalis* 1; voorts een aantal soorten die slechts in één opname met + of r voorkomen.

terrein De Blink. Op één van die vier vindplaatsen komt Buizerdmos verspreid over een vrij aanzienlijke oppervlakte voor, terwijl de andere drie beperkt van omvang zijn. Maar in alle vier gevallen gedijt *Rhynchidium* beter dan op het plekje bij Noordwijk, dat tot voor kort als enig overgebleven locatië gold! Bij Castricum is Buizerdmos, ondanks intensieve nasporingen, tot dusver niet teruggevonden; ook uit de buitenduinen bij Noordwijk aan Zee is geen recente vindplaats bekend.

Tabel III geeft opnamen weer van de thans bekende vindplaatsen; de helft is gemaakt bij Katwijk, de rest op een vijftal plekken tussen Noordwijk en De Zilk. De noordelijkste vindplaats ligt ongeveer 20 kilometer van de zuidelijkste verwijderd. Hoewel veel van de opnamen niet bijster soortenrijk zijn, vooral niet wat de moslaag betreft, is de onderlinge verscheidenheid aanzienlijk. Opmerkelijk is het verschil met een tiental opnamen met *Entodon concinnus* uit het rivierengebied (Weeda 1992a), die van zes ver uiteen gelegen vindplaatsen afkomstig zijn maar verrassend met elkaar overeenkomen, en alle behoren tot dezelfde gemeenschap (het *Medicagini-Avenetum pubescentis*, in een vorm die geheel vrij is van zuur-indicerende soorten).

In de *Rhynchidium*-opnamen van tabel III zijn alle vijf associaties van grazige en/of

mosrijke begroeiingen van de kalkrijke duinen vertegenwoordigd. Van een goed ontwikkeld *Taraxaco-Galietum* - rijk aan kleine overblijvende kruiden en met een zeker aandeel van *Salix repens* - is alleen sprake bij opname 20, gemaakt op de Haasvelder Kijkberg. Het duidelijkste voorbeeld van een *Phleo-Tortuleetum* wordt gegeven door de groeiplaats in de binnenduinen benoorden Noordwijk (opnamen 11-13). Hoewel de moslaag niet door *Tortula ruralis* var. *ruraliformis* maar door *Hypnum cupressiforme* wordt gedomineerd, maakt de rijkdom aan annuellen en het beperkte aandeel van overblijvende soorten duidelijk dat de begroeiing ondubbelzinnig tot het *Phleo-Tortuleetum* behoort. Zoals gezegd legt *Rhynchidium* ter plaatse slechts een geringe vitaliteit aan de dag: alleen hier staat het merendeel van de stengels afzonderlijk, terwijl ze op de overige vindplaatsen rozet-achtig bijeenstaan en pleksgewijs ook wel tapijtjes vormen. De meeste opnamen van de rijkste twee groeiplaatsen (bij Katwijk en in het Boeveld; opnamen 1-7 en 15-18) staan op de grens van *Phleo-Tortuleetum* en *Taraxaco-Galietum*. In een smalle strook langs de zuidzijde van het dorp Katwijk aan Zee wordt de plaats van beide gemeenschappen ingenomen door hun 'zeedorpen-pendanten', het *Sileno-Tortuleetum* (Doing 1993) en het *Anthyllido-Silenetum*, met als kenmer-

kende taxa *Artemisia campestris* subsp. *maritima*, *Silene conica*, *Daucus carota*, *Anthyllis vulneraria*, *Silene nutans* en *Ranunculus bulbosus* (opn. 8-10). Tenslotte vertoont opname 19 van de Ruigenhoeker Schulpweg kenmerken van het *Tortello-Bryoerythrophyllletum*, al is deze gemeenschap hier niet in optima forma ontwikkeld.

Op alle groeiplaatsen is de begroeiing laag en heeft zij een tamelijk ijle kruidlaag. Hierin is steeds een aanzienlijke verscheidenheid aan eenjarigen aanwezig. Het aandeel van overblijvende vaatplanten loopt op de diverse plekken met *Rhytidium* nogal uiteen. Dwergstruiken spelen alleen een rol op de groeiplaatsen bij Katwijk en op de Haasvelder Kijkberg, maar ook hier blijft hun bedekking beperkt: meer dan 10 % is uitzonderlijk. De sluiting van de vegetatie komt voor rekening van de moslaag. In veel van de opnamen speelt *Hypnum cupressiforme* de hoofdrol, maar bij Katwijk zijn ook plekken aangetroffen waar *Rhytidium* optreedt in een mosdek gedomineerd door acrocarpe bladmossen zoals *Tortula ruralis* en *Bryum capillare* (opn. 1 en 2). Vermoedelijk is dit een fase in het weer begroeid raken van konijnen-krabplekken. Konijnen spelen op de meeste groeiplaatsen van Buizerdmos een belangrijke rol bij het kort en open houden van de kruidlaag. Interessant zijn in dit verband de mededelingen van Allorge (1922) over de rol die mossen spelen in kalkgraslanden in het Bekken van Parijs: waar de grasmat door konijnen vernield is, nemen tapijten van *Rhytidium rugosum*, *Thuidium abietinum* en *Campylium chrysophyllum* de opengevallen plekken in, samen met *Cladonia foliacea* en *Cladonia rangiformis*.

Het gezamenlijk optreden met *Rhytidium rugosum* met zijn familieleden *Rhytidadelphus triquetrus* en *Hylocomium splendens* is beperkt tot noordhellingen. Buizerdmos werd echter evengoed op de vlakke top van duinruggen en op oost- en

westhellingen aangetroffen, maar niet op zuidhellingen, evenmin op uitgesproken steile hellingen en ook niet op de bodem van valleien. Volgens de typologie van Doing is het een soort van het K-landschap; de standplaats wordt gekenmerkt door een combinatie van betrekkelijke stabiliteit met geringe productiviteit. Het duinzand bevat fijn schelpgruis en slechts een beperkte hoeveelheid fijn verdeelde humus. Het gaat steeds om vastgelegd, dus niet aan verstuiwing of erosie onderhevig zand. Wel treedt op diverse plaatsen lichte overstuiving op. Het ontbreken van *Rhytidium* op zuidhellingen hangt vermoedelijk samen met de veelal geringe stabiliteit van het zandoppervlak van zulke hellingen. Zijn afwezigheid op steile noordhellingen en in gesloten dwergstruweel doet vermoeden dat Buizerdmos een royale belichting nodig heeft, al hoeft de bestraling niet fel te zijn: op noordhellingen neemt het genoegen met strijklicht.

Noch een plantensociologische, noch een bodemkundige, noch een landschapstypologische analyse kan bevredigend verklaren dat *Rhytidium* in grote delen van de Nederlandse duinen nooit gevonden is. Voor sommige vaatplanten geldt iets dergelijks: zo is het beperkte areaal van soorten als *Sanguisorba minor*, *Gentiana cruciata*, *Satureja acinos* of *Euphorbia cyparissias* binnen onze duinen niet overtuigend terug te voeren op een binding van deze soorten aan een bepaald landschaps-, bodem- of vegetatietype. Historische factoren en beperkte verspreidingskansen lijken hier van doorslaggevende betekenis.

Ook in andere landen kan *Rhytidium* geen grote kieskeurigheid in substraatkeuze worden toegedicht. Wel wordt door tal van auteurs een voorkeur voor kalkrijke of althans basische gesteenten opgegeven (Kotilainen 1929; Mårtensson 1956; Hallberg 1959; Kleiven 1959; Dickson 1973; Marstaller 1980; Vadam 1983; Boulet & Wat-

tez 1988). Oppervlakkig - en pleurocarpe bladmossen staan alleen met het oppervlak in contact - kan het substraat echter licht verzuurd zijn. Zo werd *Rhytidium* langs een gletsjer in Alaska waargenomen in grasland- en struweelgemeenschappen van uiteenlopende ouderdom, merendeels met een door *Hylocomium splendens* gedomineerd mosdek en een zwak zure bovenste bodemlaag, al is de wat diepere ondergrond kalkhoudend en neutraal (Viereck 1966). Op zijn zuidelijkste groeiplaats in Zuidwest-Zweden staat de soort samen met indicatoren van basenarmoede zoals *Rumex acetosella*, *Teesdalia nudicaulis* en *Aira praecox*; hier bestaat de ondergrond hier uit diabaas, een magnesiumsilicaat (Hallberg 1959). Voor Tsjechië en Slowakije geeft Pospíšil (1968) dat *Rhytidium* voorkomt op zeer uiteenlopende, ook zure gesteenten (waaronder graniet en kwarts). Evenzo zag ik in Karinthië niet alleen *Rhytidium*-tapijten op kalk, maar ook in dwergstruweel van *Vaccinium uliginosum* boven de boomgrens op een bergrug van kalkarm silicaatgesteente. Anderzijds ontbreekt de soort in tal van gebieden met ogenschijnlijk geschikte standplaatsen op basische gesteenten; zo vormt Midden-Finland een areaalonderbreking tussen Lapland enerzijds en Karelië en Zuid-Finland anderzijds (Kotilainen 1929; Albertson 1940). In dit verband valt ook het contrast tussen het optreden van Buizerdmos in Groot-Britannië en in Ierland te signaleren. Op beide eilanden zijn zowel kalkgebieden als kalkrijke duinen aanwezig, maar in Groot-Britannië is *Rhytidium* tot kalkgebieden beperkt en in Ierland tot duinen (Dickson 1973; Birks in Hill et al. 1994).

Behalve ten aanzien van de zuurgraad vond Pospíšil (1968) ook ten opzichte van kalk-, klei- en humusgehalte van het substraat een aanzienlijke mate van indifferentie van *Rhytidium rugosum*. Hij merkt op dat de soort blijkbaar gevoeliger reageert op

fysische dan op chemische eigenschappen van het substraat. In de regel is Buizerdmos beperkt tot droge, goed gedraineerde plekken die het volle licht ontvangen of slechts licht beschaduwde worden. Wel komt het in Noorwegen voor in bossen van *Pinus sylvestris* met een ondergroei van *Calamagrostis arundinacea* of *epigejos*, maar het gaat hier om lichte naaldbossen op zuidhellingen; *Rhytidium* wordt hier vergezeld door *Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi*, *Thuidium abietinum* en soms ook door *Viola rupestris* (Kleiven 1959).

Bij soorten waarvan het verbrokkelde areaal niet op oecologische kieskeurigheid is terug te voeren, ligt het voor de hand aan relictten te denken (Pospíšil 1968; Dickson 1973). Relicten hebben een 'gouden tijd' gekend, gevolgd door een ongunstiger periode die als filter werkte. Het ligt er nu maar aan welke periode als gouden tijd en welke als filter wordt opgevat. Voor Pospíšil is *Rhytidium rugosum* een overblijfsel uit het Tertiair, waarvan het areaal tijdens het Pleistoceen versnipperd raakte. Dickson concludeert dat de soort aan het eind van het Pleistoceen in de hogere delen van Groot-Britannië een meer gesloten areaal had dan thans. Het filter dat voor de verbrokkeling van het verspreidingsgebied verantwoordelijk was, is dan de mate waarin gebieden in de loop van het Holoceen al dan niet volledig met bos bedekt zijn geweest. De afwezigheid op ogenschijnlijk geschikte plekken is toe te schrijven aan het veelal ontbreken van diasporen die over langere afstanden kunnen worden verspreid. Bij *Rhytidium* komen als zodanig alleen sporen in aanmerking, maar kapselvorming is alleen in sommige gebergten waargenomen. In het zuidelijk deel van Midden- en Oost-Siberië treedt zij frequent op (Savicz 1928), maar in de noordelijke helft van Europa zijn kapseldragende *Rhytidium*-planten hoofdzakelijk of alleen bekend van berggebieden in de omgeving van

Oslo (Hallberg 1959).

Tegen de achtergrond van het voorgaande - ongeacht of het Pleistoceen dan wel het Holoceen als een voor *Rhytidium* ongunstige tijd wordt beschouwd - is het voorkomen van dit mos in de duinen dubbel interessant. Zijn aanwezigheid op deze holocene afzettingen toont dat er ook tijdens het Holoceen nog enige beweging in het areaal van de soort heeft gezeten. Behalve uit Holland, Zeeland en Noord-Ierland is Buizerdmos als duinplant bekend uit Zuidwest-Noorwegen (Tüxen 1967) en Zuidwest-Zweden (Hallberg 1959), maar bijvoorbeeld niet uit Noordwest-Frankrijk (vgl. Bouillet & Wattez 1988) en Groot-Britannië. Bij het voorkomen van *Rhytidium* op kustduintjes in Zuidwest-Zweden kon Hallberg (1959) nog denken aan vestiging met behulp van sporen, afkomstig uit gebergten nabij Oslo. Voor de Hollandse en Zeeuwse duinen is een dergelijk montaan 'bron-gebied' van *Rhytidium*-sporen echter niet met enige waarschijnlijkheid aan te wijzen.

Aan de vondsten van fossiele *Rhytidium* uit het Pleistoceen in diverse delen van de noordelijke helft van Europa (Dickson 1973) werd onlangs een Nederlandse vondst toegevoegd. Bij Orvelte in Midden-Drenthe kwam de soort tevoorschijn bij onderzoek naar aanleiding van een vondst van mammoetbeenderen (Cappers & Van Zanten 1993). Onder de overige soorten ter plaatse resten zijn gevonden, zijn enkele bewoners van droog grasland op basenrijke grond (*Carex caryophyllea*, *Scabiosa columbaria* en *Homalothecium lutescens*, waarvan de laatste echter met 'cf' wordt opgegeven), maar vooral veel moerasplanten; bomen ontbreken. De vondst wordt gedateerd op 45.000 v. Chr. Een ander duinmos dat in het Pleistoceen verder landinwaarts in Nederland voorkwam, is *Tortella flavovirens*, die in Twente werd aangetroffen in afzettingen uit het eind van de laatste ijstijd (Wiegers & Van Geel 1983). Evenals

*Hippophae rhamnoides* en *Viola rupestris* behoren deze mossen tot de plantesoorten die een verband suggereren tussen de huidige begroeiing van de Nederlandse duinen en de boomloze vegetatie op ongepodzoelde bodem die in het Pleistoceen in onze streken voorkwam (vgl. Weeda 1992b).

Er zijn geen aanwijzingen dat *Rhytidium rugosum* tegenwoordig in de Hollandse duinen nog beschikt over mogelijkheden tot nieuwe vestigingen. Tabel II laat zien dat van alle duingebieden waarvan de soort thans bekend is, oudere meldingen bekend zijn. Gezien de aanwezigheid van *Rhytidium rugosum* bezuiden Katwijk en benoorden Noordwijk is het opmerkelijk dat de soort in de smalle, jonge duinstrook tussen beide zeedorpen nergens werd waargenomen (Fig. 2). De groeiplaatsen liggen ter weerszijden van wat tot in de middeleeuwen de voornaamste monding van de Rijn was (zie Van Heeringen & Van der Valk 1989). Ook de vroegere groeiplaats bij Castricum ligt in een gebied dat naar alle waarschijnlijkheid als monding van een Rijntak heeft gefungeerd (Zagwijn 1971). Alleen het (vroegere) voorkomen op Walcheren is niet met de Rijn in verband te brengen.

#### De teloorgang van *Thuidium abietinum*

De achteruitgang van *Thuidium abietinum* (Sparremos) trekt al een halve eeuw de aandacht der bryologen, blijkens opmerkingen in diverse artikelen. In de 19e eeuw is deze mossoort aangetroffen op tal van plaatsen in Zuid-Limburg, langs de rivieren en de Hollandse duinen (Fig. 3). Van Eeden (1874) geeft op: "Kennemerland talrijk, ook op dorre gronden, tusschen *H. lutescens*, enz. Noordwijk, Katwijk, Staalduin." Driekwart eeuw later verzuchtte Barkman (1947): "Waar bleef *Abietinella abietina*? Hij verdween uit de droge duinen van Katwijk op even geheimzinnige wijze als zijn lotgeloten *Anacamptis pyramidalis* en *Hi-*



Figuur 3: Verspreiding van *Thuidium abietinum* in Nedreland op basis van kaartsysteem met basisgegevens van Touw & Rubers (1989), aangevuld met literatuuropgaven (Van Eeden 1874; Sollman 1972) en meldingen in opnamen (TURBOVEG).

■ = atlasblok waarin de soort sinds 1990 is waargenomen.

▲ = atlasblok waarin de soort voor het laatst is waargenomen in de periode 1940-1989.

△ = atlasblok waarin de soort alleen vóór 1940 is waargenomen.

*mantoglossum hircinum*! In 1929 wist weliswaar J. de Vries hem op een andere plaats weer te vinden (nl. op één plek in Meyendell), 'zeer algemeen op de meeste duingronden' (Van Eeden) is hij zeker niet meer. Zelf vond ik hem nog nooit in het duin." Nadat *Thuidium abietinum* lang niet meer in de duinen aangetroffen was, ontdekte Flip Sollman in de jaren '70 drie tot dan toe onbekende vindplaatsen. Eén daarvan lag op Ameland, in de relatief droge en kalkrijke randzone van een jonge natte duinvallei (Sollman 1972), waar ook *Tortella tortuosa*

werd gevonden; voor beide mossen betreft dit de enige geverifieerde vondst in het Waddengebied. De andere twee vindplaatsen lagen in de binnenduinen van Noord-Kennemerland, bij Bakkum en bij Egmond; in beide gevallen groeide de soort in de buurt van wegen. De begeleidende vegetatie bij Egmond wordt benoemd als *Anthyllo-Silenetum*; in de desbetreffende collectie van *Thuidium abietinum* zijn *Hypnum cupressiforme* var. *lacunosum*, *Pseudoscleropodium purum* en *Brachythecium albicans* bijgemengd. Voor Bakkum



wordt vermeld: initiaal *Anthyllido-Silene-tum* en *Tortulo-Phleetum* (deze omschrijving lijkt te wijzen in de richting van het *Sileno-Tortuletum*, welke associatie toen werd nog niet onderscheiden). Bijmengsels in het herbariummateriaal van laatstgenoemde vindplaats zijn *Brachythecium albicans*, *Rhodobryum roseum*, *Dicranum scoparium*, *Hylocomium splendens*, *Plagiomnium affine* en *Pleurozium schreberi*, terwijl ter plaatse ook *Pleurochaete squarrosa* in combinatie met *Thuidium abietinum* is aangetroffen. Een vierde vrij recente groeiplaats in de nabijheid van de kust is die bij Oostburg in westelijk Zeeuwsch-Vlaanderen, waar *Thuidium abietinum* in 1971 werd ontdekt; in 1982 bleek de soort daar nog aanwezig in een 'duinvallei-vegetatie' met *Climacium dendroides* en *Pseudoscleropodium purum*. Nadere gegevens over de begroeiing van dit terrein zijn te vinden bij Stieperaere (1970), die van *Thuidium abietinum* echter geen gewag maakt.

Of Sparremos thans nog bij Oostburg voorkomt, is mij niet bekend. Op de Amelandervindplaats is de begroeiing zodanig veranderd dat de kans op terugvinden van het mos gering moet worden geacht. Bij Egmond zocht ik het tevergeefs, hoewel geschikte plekken hier nog volop voorhanden lijken. Met zekerheid is *Thuidium abietinum* in het kustgebied alleen nog bekend van Bakkum. Hier heeft zij standgehouden op de door Flip Sollman aangegeven locatie, langs een paadje op een lage duinhelling grenzend aan een berm. Nadat een aangrenzend stukje duin opnieuw in beweiding was genomen, bleek zij ook hier (nog of weer) voor te komen. Opnamen van de Bakkumer vindplaats zijn weergegeven in Tabel IV (opn. 13 en 14). De begroeiing is syntaxonomisch moeilijk te benoemen; opname 13 heeft nog de meeste verwantschap met het *Sileno-Tortuletum* (*Silene otites*!) en opname 14 is te rekenen tot het *Taraxaco-Galietum plantaginetosum*. Beide opnamen be-

vatten *Phleum pratense* subsp. *bertolonii* en *Allium vineale*, die binnen de duinstreek als zeedorpenplanten zijn aan te merken.

Standplaatsgegevens met betrekking tot oudere vondsten in de duinen zijn schaars. Bij Overveen is *Thuidium abietinum* lang geleden in een Dennenbos aangetroffen, in Meijendel op een noordhelling. De helingsrichting lijkt voor deze soort echter evenmin doorslaggevend als voor *Pleurochaete* of *Rhytidium*, want bij Bakkum staat zij oost- en westwaarts geëxponerd. Behalve in 'jonge', kalkrijke duinen kwam Sparremos ook in oudere delen van de duinstreek voor, zoals in Raaphorst bij Wassenaar (zie Sollman 1972), in het dorp Voorshoten en in de Haarlemmerhout. De etiketgegevens bij verscheidene binnenlandse collecties suggereren menselijke beïnvloeding van de groeiplaatsen: langs weg (o.a. bij Nijmegen), langs veepad (Zalk), op dijk (Hintham bij Rosmalen), op het glacis (= deel van vestingwerk; Nijmegen), aarden wal bij bouwval van kasteel (Horst), terzijde van de begraafplaats (IJsselmuiden), in wei op heuvel (Wageningen). In het riviereengebied is *Thuidium abietinum* aangetroffen in het *Medicagini-Avenetum pubescentis* op kalkrijk zand in diverse delen van het Rijnsysteem, veelal samen met *Entodon concinnus* (Tabel IV, opn. 8-11; zie ook het kaartje in Weeda 1992a), maar ook op kalkarmer zand in het *Sedo-Thymetum pulegioidis* langs de Maas in Midden-Limburg (opn. 12). Bij vondsten in het Maasdal in Noord-Limburg (Sollman 1972) en aan de benedenloop van de Overijsselse Vecht (Agsteribbe & Landwehr 1950) was vermoedelijk eveneens sprake van een *Sedo-Thymetum*; in het laatste geval worden als begeleiders genoemd *Eryngium campestre*, *Galium verum* en *Thymus* spec. Zowel het *Medicagini-Avenetum* als het *Sedo-Thymetum* blijft in stand door beweiding. Opmerkelijk is de geringe vitaliteit van Sparremos op zijn twee recente plekken langs de rivie-

Nummer opname	1 2	3 4 5 6 7	8 9 10 11 12	13 14
Auteur (code)	Wd Wd	Di Si Wd He Wd	Wh Wd Wd Si Si	Wd Wd
Jaar (19..)	92 94	44 42 93 82 95	61 91 91 47 42	91 93
Kaartblad	- -	62 62 62 62 62	38 38 33 21 58	19 19
Bloknummer	- -	22 34 23 21 21	54 26 47 54 53	42 42
Expositie	ZW Z	ZO Z ZZWW Z	0 Z W Z	W 0
Inclinatie (graden)	5	15 30 70 5	10 10 7	1 1
Bedekking kruidlaag (%)	50 60	. . 50 60 50	100 60 40 . .	30 30
Bedekking moslaag (%)	70 70	. . 80 1 60	40 40 40 . .	25 90
Aantal soorten	22 34	49 52 28 31 43	49 47 37 45 61	22 24
<i>Thuidium abietinum</i>	2a 3	+ + 4 + 2b	+ + + 1 +	1 1
<i>Schistidium apocarpum</i>	1 1	. . . . .	. . . . .	. .
<i>Tortella tortuosa</i>	1 2m	. . . . .	. . . . .	. .
<i>Rhytidium rugosum</i>	2b 3	. . . . .	. . . . .	. .
<i>Cladonia pocillum</i>	1 .	. . + . .	. . . . .	. .
<i>Campylium chrysophyllum</i>	. +	. 1 . . .	. . . . .	. .
<i>Encalypta streptocarpa</i>	. +	. . 1 . +	. . . . .	. .
<i>Homalothecium lutescens</i>	2a .	. . 3 . .	1 1 . 1 .	. .
<i>Bryum species</i>	+ .	. . 2m + .	. . . . .	. .
<i>Entodon concinnus</i>	2a 2a	. . . . .	+ 3 2b . .	. .
<i>Dicranum scoparium</i>	+ .	. . . . .	. . . . .	. .
<i>Brachythecium glareosum</i>	. .	+ 1 . . .	. . . . .	. .
<i>Brachythecium rutabulum</i>	. .	+ . . . .	. 1 + . .	. .
<i>Barbula convoluta</i>	. .	. . . . .	. + + . .	. .
<i>Plagiomnium affine</i>	. .	. . . . .	1 1 1 + .	. .
<i>Hylocomium splendens</i>	(.) .	. . . . .	. . . . .	. +
<i>Tortula ruralis s.l.</i>	+ .	. . . . .	. . . . .	1 .
<i>Hypnum cupressiforme</i>	+ 1	. + . . .	+ + . + .	+ .
<i>Pseudoscleropodium purum</i>	. .	+ + 1 . .	2 1 . 1 1	. 2a
<i>Brachythecium albicans</i>	. .	. . . . 1	. 2a 2b . .	1 1
<i>Rhytidiadelphus squarrosus</i>	. .	. . . . .	2 3 + 2 .	2b 4
<i>Peltigera canina/rufescens</i>	. .	. . . . .	. . . . 1	. +
<i>Helianthemum nummularium</i>	2a 2a	. . . . .	. . . . .	. .
<i>Euphorbia cyparissias</i>	. 2a	. + . . .	. . . . .	. .
<i>Galium pumilum</i>	1 .	+ + (.) . .	. . . . .	. .
<i>Satureja acinos</i>	. 1	. + . . +	. . . . .	. .
<i>Brachypodium pinnatum</i>	. 1	3 4 1 . 1	. . . . .	. .
<i>Festuca ovina s.l.</i>	2a 2m	2 2 . . .	. . . . .	. .
<i>Scabiosa columbaria</i>	. 2a	+ 2 2a 2a .	. . . . .	. .
<i>Sanguisorba minor</i>	+ .	1 + 2a . +	. (.) . . 1	. .
<i>Pimpinella saxifraga</i>	. 2a	1 1 1 . .	. . . . .	. .
<i>Plantago media</i>	. +	1 + + . 2a	. . . . .	. .
<i>Potentilla verna</i>	. 1	1 + . . 2a	. . . . .	. .
<i>Lotus corniculatus * corn.</i>	. +	+ 2 . . +	r . . . .	. .
<i>Koeleria macrantha</i>	. 1	1 2 . . 1	3 2a . 2 .	. .
<i>Sedum sexangulare</i>	. +	. . . 3 .	. + . + 2	. .
<i>Hippocrepis comosa</i>	2a .	. . . . .	. *) . . .	. .
<i>Polygala vulgaris</i>	. .	1 + . . .	. . . . .	. .
<i>Avenula pratensis</i>	. .	+ + . . .	. . . . .	. .
<i>Anthyllis vulneraria</i>	. .	1 . + . .	. . . . .	. .
<i>Centaurea scabiosa</i>	. .	+ 1 1 . .	. . . . .	. .
<i>Origanum vulgare</i>	. .	+ 2 1 . .	. . . . .	. .
<i>Carex flacca</i>	. .	1 1 . . .	. . . . .	. .

<i>Carlina vulgaris</i>	. .	1 1	. . .	. . . . .	. . .
<i>Cirsium acaule</i>	. .	+ +	. . .	. . . . .	. . .
<i>Linum catharticum</i>	. .	1 2	. + .	. . . . .	. . .
<i>Daucus carota</i>	. .	. 1	. + .	. . . . .	. . .
<i>Echium vulgare</i>	. .	. +	. + 1	. . . . .	. . .
<i>Leontodon hispidus</i>	. .	+ 1	2b . .	1 . . . .	. . .
<i>Campanula rotundifolia</i>	. .	. 1	+ 1 .	1 . . . .	. . .
<i>Medicago lupulina</i>	. .	+ +	. + 1	1 . . . .	. . .
<i>Agrimonia eupatoria</i>	. .	+ +	. . .	. . . . .	. . .
<i>Hypericum perforatum</i>	. .	. +	. . .	. . . . .	. . .
<i>Hieracium pilosella</i>	. .	1 1	1 r 2a	. . . . .	. . .
<i>Centaurea jacea</i>	. .	+ 2	1 . .	+ . . . .	. . .
<i>Carex caryophylla</i>	. .	1 +	. . +	. . . . .	. . .
<i>Plantago lanceolata</i>	. .	1 .	+ + 1	1 1 r .	. . .
<i>Leucanthemum vulgare</i>	. .	1 .	1 1 .	1 . . . .	. . .
<i>Arabis hirsuta</i>	. .	. . .	1 . .	+ . . . .	. . .
<i>Knautia arvensis</i>	. .	. . .	. + .	+ . . . .	. . .
<i>Erophila verna</i>	. .	. . .	2m . .	. 1 + + .	. . .
<i>Arenaria serpyllifolia</i>	. .	. 1	. + 2m	+ 1 + + 1	. . .
<i>Agrostis capillaris</i>	. .	. 1	. . .	. . . . .	. . .
<i>Briza media</i>	. .	1 +	. . .	3 . . . +	. . .
<i>Anthoxanthum odoratum</i>	. .	1 .	. . .	1 + . . .	. . .
<i>Trisetum flavescens</i>	. .	+ .	+ . .	2 1 1 .	. . .
<i>Ononis repens</i> * spinosa	. .	1 .	. . .	. . . . .	. . .
<i>Senecio jacobaea</i>	. .	. +	. + .	+ + + . .	. . .
<i>Sedum acre</i>	. .	. . .	. + .	. + ( ) + 2	. . .
<i>Veronica arvensis</i>	. .	. . .	1 . .	. 1 1 . +	. . .
<i>Dactylis glomerata</i>	. .	. . .	r . .	+ + + . .	. . .
<i>Arrhenatherum elatius</i>	. .	. . .	. . .	+ + 1 . .	. . .
<i>Climacium dendroides</i>	. .	. . .	. . .	2 . . . 1	. . .
<i>Equisetum arvense</i>	. .	. . .	. . .	r . . . .	. . .
<i>Medicago falcata</i>	. .	. . .	. . .	3 2a 2a 2 +	. . .
<i>Tragopogon pratensis</i> * prat.	. .	. . .	. . .	. r r . .	. . .
<i>Cynodon dactylon</i>	. .	. . .	. . .	. 1 1 1 .	. . .
<i>Eryngium campestre</i>	. .	. . .	. . .	+ . + 1 1	. . .
<i>Hypochaeris radicata</i>	. .	. . .	. . .	+ . . . 1	( ) . .
<i>Leontodon saxatilis</i>	. .	. . .	. . .	. + . . .	. . .
<i>Convolvulus arvensis</i>	. .	. . .	. . .	. + 2a + 2	. . .
<i>Crepis capillaris</i>	. .	. . .	. . .	. . + . +	. . .
<i>Thymus pulegioides</i>	2b 3	2 1 1	2b 1	2 . ( ) 2 2	1 1
<i>Cerastium arvense</i>	1 .	. . .	. . .	2 1 + 1 +	+ +
<i>Galium verum</i>	. .	1 +	. 2m	+ 2a 1 2 1	2a +
<i>Festuca rubra</i>	. .	. +	1 + 1	3 2a 1 3 2	. 1
<i>Avenula pubescens</i>	. .	+ +	1 . +	2 + 2a + 1	. +
<i>Cerastium semidecandrum</i>	. .	. +	. 2a	. 2a . ( ) 1	1 .
<i>Poa pratensis</i>	. .	1 1	. 1 1	1 + 1 . +	1 1
<i>Ranunculus bulbosus</i>	. .	1 +	. . +	1 2a 1 + 1	. 1
<i>Achillea millefolium</i>	. .	. +	. + .	1 r + + 1	+ 1
<i>Bromus hordeaceus</i> * hord.	. .	. . .	2a . .	1 1 . . +	1 .
<i>Geranium mollé</i>	. .	. . .	. r .	. 1 2m + .	. 1
<i>Taraxacum spec.</i>	. .	. . .	1 . .	+ + r + +	. +
<i>Rhinanthus spec.</i>	. .	1 .	. . .	. . . . .	+ .
<i>Picris hieracioides</i>	. .	+ .	. . .	. . . . .	+ .
<i>Ononis repens</i> * repens	. .	. ( )	. . .	. . . . .	+ .
<i>Bromus sterilis</i>	. .	. . .	. + .	. . . . .	+ .
<i>Trifolium dubium</i>	. .	. . .	. . .	+ 2m + . .	. 1

<i>Elymus repens</i>	.	.	.	.	.	.	2	1	1	+	.	+	.
<i>Allium vineale</i>	.	.	.	.	.	.	.	1	1	+	+	+	2m
<i>Luzula campestris</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	+	.	2a
<i>Phleum pratensis</i> * bertolonii	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	2b	2b
<i>Stellaria media/pallida</i>	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	1
<i>Carex arenaria</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	+	+
<i>Trifolium arvense</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	+	.
<i>Rumex acetosella</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	+

Tabel IV: Opnamen met *Thuidium abietinum*, gemaakt in kalkgraslanden in Frankrijk (1), Oostenrijk (2) en Zuid-Limburg (3-7), in droge stroomdalgraslanden langs Merwede (8), Lek (9), Gelderse IJssel (10, 11) en Maas (12), en in de binnenduinen bij Bakkum (13, 14).

Auteurs opnamen: Di = W.H. Diemont sr., He = S.M. Hennekens, Si = G. Sissingh, Wd = E.J. Weeda, Wh = V. Westhoff. Legenda buitenlandse opnamen *Thuidium abietinum*: opn. 1: Frankrijk, dep. Doubs, La Chaux de Gilley, steenhoop in weiland; opn. 2: Oostenrijk, Karinthië, Weißbriach, bovenzijde muurtje bij prot. kerk.

Addenda: opn. 1 - *Dicranum fuscescens* 2b, *Fissidens cristatus* 1, *Rhytidiadelphus triquetrus* 1; opn. 2 - *Asplenium ruta-muraria* 1, *Cladonia pyxidata* 1, *Ditrichum flexicaule* 1, *Petrorhagia saxifraga* 1; opn. 3 - *Cynosurus cristatus* 1, *Stachys officinalis* 1; opn. 4 - *Gentianella germanica* 1; opn. 5 - *Silene vulgaris* +; opn. 7 - *Barbula revoluta* 2a, *Encalypta vulgaris* 1, *Pleurochaete squarrosa* 1, *Tortula calcicolens* 3; opn. 8 - *Calliergonella cuspidata* 1, *Galium mollugo* 1; opn. 9 - *Barbula unguiculata* 1, *Bryum capillare* 2a, *Rumex thyrsiflorus* 1; opn. 10 - *Bryum rubens* 1; opn. 11 - *Veronica prostrata* 1; opn. 12 - *Euphorbia seguieriana* 3, *Herniaria glabra* 2, *Potentilla argentea* 1, *Racomitrium canescens* 3, *Trifolium campestre* 1; opn. 13 - *Silene otites* r; opn. 14 - *Vicia lathyroides* 1. Voorts in opn. 1-12 nog tal van soorten die slechts eenmaal met + of r voorkomen.

\*) *Hippocrepis comosa* kwam hier vroeger talrijk voor.

ren, waar pas bij het maken van opnamen met *Entodon* enkele 'veertjes' van *Thuidium abietinum* aan het licht kwamen. Op de twee nog bestaande groeiplaatsen in Zuid-Limburg staat de soort er beter voor: hier is zij nog in staat tapijtjes te vormen, zij het dat de omvang daarvan op een van beide groeiplaatsen (bij Eys; opn. 5) nogal aan wisselingen onderhevig is. Hier staat zij op een steile zuidhelling die af en toe wordt afgebrand. De andere groeiplaats, bij Bemelen (opn. 7), staat onder invloed van beweiding.

In tabel IV, waarin opnamen van kalk-, stroomdal- en duingraslanden verenigd zijn, is behalve *Thuidium abietinum* slechts één soort met hoge presentie over de volle breedte van de tabel aanwezig, te weten

*Thymus pulegioides*. Over de vraag in hoeverre de twee opnamen uit de duinen representatief zijn, valt bij de huidige zeldzaamheid van Sparremos slechts te speculeren. Het ontbreken in deze opnamen van soorten als *Koeleria macrantha* en *Homalothecium lutescens*, die in de kalkrijke duinen algemeen voorkomen, lijkt een kwestie van toeval. De grote lijnen zijn echter duidelijk: van de specifieke kalkgraslandplanten zien we slechts enkele in de stroomdalgraslanden met Sparremos terug, terwijl ze in duingrasland met Sparremos vrijwel geheel ontbreken. Positief onderscheiden de zandige graslanden (de rechterhelft van de tabel) zich van de kalkgraslanden door soorten als *Brachythecium albicans*, *Rhytidiadelphus squarrosus*, *Bromus hordeaceus*, *Gerani-*

*um molle*, *Allium vineale* en *Elymus repens*; enige hiervan komen in het krijtland wel bij Bemelen voor (opn. 7). Al deze soorten indiceren een verhoogd nutriëntengehalte van het zand, oftewel invloed van bemesting.

Bij het interpreteren van de verschillen in floristische samenstelling tussen de kalkgraslanden met *Thuidium abietinum* enerzijds en de stroomdal- en duingraslanden anderzijds moeten we bedenken dat grote slaapmossen hun voeding uit een andere bron betrekken dan de vaatplanten waartussen ze groeien. Omdat tapijten niet of nauwelijks in het substraat verankerd zijn, gaat hun interactie met het substraat niet dieper dan het maaiveld. Volgens de indeling van Buch (1945-1947) zijn ze ectohydrisch, nemen dus met hun gehele oppervlak water en voedingsstoffen op. Op de groeiplaatsen van Sparremos, of ze nu op kalk of op zand liggen, dalen nutriënten neer: in beweid terrein in de vorm van mest, langs wegen als aanleve van het stof, in afgebrand terrein als bestanddeel van de as. Van deze toevoer van voedingsstoffen moet *Thuidium abietinum* het hebben - in combinatie met een milieu dat min of meer droog en niet zuur is. In de duinen heeft deze soort blijkbaar een wat hogere dosering van nutriënten nodig dan sommige andere zeldzame slaapmossen zoals *Rhytidium rugosum* en *Campyllum chrysophyllum*. Daarnaast kan beweiding of andersoortige, niet-intensieve betreding in voordeel van een uitgesproken horizontaal groeiende soort als Sparremos werken. Nu hebben de genoemde wijzen van nutriëntentoevoer op zandgrond een veel sterker effect op de bodem dan op kalk. Door de grotere porositeit en mobiliteit van het zand raken ze sterker daarmee vermengd. Bovendien worden sommige voedingsstoffen, met name fosfaat, door kalk gebonden, waardoor de beschikbaarheid sterk afneemt. Voor de vaatplanten, die hun nutriënten niet op en boven

het maaiveld maar in de bodem vergaren, neemt de voedselrijkdom van zand door beweiding, afzetting van stof of afbranden van de begroeiing dus sterker toe dan op kalk het geval is. De toevoer van voedingsstoffen die *Thuidium abietinum* kennelijk nodig heeft, komt daardoor op zand sterker tot expressie dan op kalk.

Het lijkt erop dat Barkman, toen hij *Thuidium abietinum* in één adem noemde met *Anacamptis pyramidalis*, de spijker op de kop heeft geslagen. Onder de vaatplanten is deze orchidee in de duinstreek bij uitstek kenmerkend voor het zeedorpenlandschap, een van de niet zo talrijke gevallen waarin bodemverrijking en floraverrijking hand in hand gaan (Slings 1994). Als een van de eerste soorten verdween *Anacamptis pyramidalis* uit duingebieden waaruit de mens en zijn huisdieren zich terugtrokken. Voor *Thuidium abietinum* geldt kennelijk hetzelfde, waarmee deze voor zover bekend de enige mossoort is die voor de kwalificatie 'zeedorpenmos' in aanmerking komt. Al wordt het associëren van *Anacamptis pyramidalis* en *Thuidium abietinum* met het zeedorpenlandschap voor een belangrijk deel ingegeven door de achteruitgang van beide soorten, dit houdt niet in dat herstel uitgesloten is. Twee van de bovengenoemde vondsten in de jaren zeventig werden gedaan in jonge terreinen ver van bekende groeiplaatsen, namelijk op Ameland en in westelijk Zeeuwsch-Vlaanderen, wat aantoont dat overbrugging van aanzienlijke afstanden door diasporen van *Thuidium abietinum* nog niet tot de onmogelijkheden behoort.

#### Dankwoord

Mijn hartelijke dank aan Ben Kruijsen, die me het zoekbeeld van *Pleurochaete squarrosa* en tal van andere duinmossen bijbracht, aan Wout Holverda, Joop Kortse-lius, Joop Mourik en Rob van der Valk voor

het tonen van vindplaatsen van *Rhytidium rugosum*, aan Joop Kortselius tevens voor aanvullende verspreidingsgegevens betreffende *Pleurochaete*, aan Dries Touw voor het beschikbaar stellen van het kaartsysteem behorend bij de Bladmosflora, aan André Aptroot, Hiib van Melick en eerder genoemde bryologen voor het controleren van determinaties van lichenen, resp. mossen, en aan Kees Bruin voor het bijeenprokkelen van literatuur over *Rhytidium rugosum* en voor indringende commentaren op het manuscript.

### Three rare calciphilous mosses in the Dutch dunes: *Pleurochaete squarrosa*, *Rhytidium rugosum* and *Thuidium abietinum*

The three mosses discussed in this article have three features in common: they are considered to prefer calcareous substrata, they are rare in the Dutch dunes and they produce neither spores nor gemmae in this and many other parts of their areas. *Pleurochaete squarrosa* was recorded in the dunes for the first time in 1941; at present it occupies two major centres of the distribution as well as some scattered localities (Fig. 1). Its phytosociological main point is in the *Phleo-Tortuletum ruraliformis* (Table 1). In spite of the recent extension of its area it is still of relatively rare and scanty occurrence. This is ascribed to the omnipresence of a similar but more competitive moss in suitable habitats, viz. *Tortula ruralis* var. *ruraliformis*. Few years ago *Rhytidium rugosum* was thought to balance on the very brink of extinction in the Netherlands, but from 1991 onwards it has been observed in no less than six localities. All of these lie within a range of 20 kilometers of the Dutch dune area (Fig. 2). Mid-19th and mid-20th century records of *Rhytidium* together cover the same range (Table 2), so that none of the present localities can be considered

really new. Nevertheless its occurrence in the dunes, whose formation took place quite recently in geological terms, shows that the species' distribution was not yet wholly fixated in the Holocene. Phytosociological relevés (Table 3) don't reveal a pronounced selectivity of *Rhytidium* as to its habitat, provided that it is dry, more or less sunny and free of a tall or dense cover of vascular plants. Like *Hippophae rhamnoides*, *Viola rupestris* and *Tortella flavovirens*, *Rhytidium rugosum* is among the plant species suggesting that the present dune vegetation has part of its ancestry in the treeless vegetation on unpodzoled soil of the Pleistocene. In contrast with *Pleurochaete* and *Rhytidium*, *Thuidium abietinum* has dramatically declined in the Dutch dunes, like it has in the riverine area (Fig. 3). Presumably it used to be characteristic of the so-called 'sea village landscape', like e.g. *Anacamptis pyramidalis*, which has similarly declined after grazing in most of the dune area had stopped. Such species were dependent on the impact of man and his life-stock on the dunes, whose soil was provided with some additional amount of nutrients. On a sandy soil this enrichment is reflected more readily by the vascular plant vegetation than on chalk; species like *Rhytidiadelphus squarrosus*, *Geranium molle*, *Allium vineale* and *Elymus repens* are among the companions of *Thuidium abietinum* on sand, but hardly or not so on lime (Table 4). The latter moss is not completely destitute of means to recover its lost area, as was proved in the 70's by two finds in newly formed valleys in the coastal area far from older localities.

### Gerefereerde literatuur

- Agsteribbe, E. (1951). Een recente vondst van *Rhytidium rugosum* ((Ehrh.) Kindb. in Nederland. *Buxbaumia* 5(1/2): 25-26.
- Agsteribbe, E. & J. Landwehr (1950).

- Herfstexcursie langs de Vecht bij Zwollerkerspel. *Buxbaumia* 4(1): 1-5.
- Albertson, N. (1940). *Rhytidium rugosum* (Hedw.) Lindb. i Fennoscandia. *Svensk Bot. Tids.* 24: 78-100.
- Allorge, P. (1922). Les associations végétales du Vexin français, 4. *Revue gén. Bot.* 33: 792-807.
- Barkman, J.J. (1947). Een en ander over de mosflora rondom Leiden. *Buxbaumia* 1(2): 2-12.
- Barkman, J.J., W.D. Margadant & W. Meijer (1947). Mossenexcursie in de duinen bij Vogelenzang en Aerdenhout. *Buxbaumia* 1(3): 34-39.
- Boerboom, J.H. (1960). De plantengemeenschappen van de Wassenaarse duinen. Diss. Meded. Landbouwhog. Wageningen 60(13). 135 pp.
- Bonnot, E.-J. (1971). Sur la place et le rôle des Bryophytes dans la végétation des dunes. In: J.-M. Géhu (red.), *La végétation des dunes maritimes*. Coll. Phytosoc. 1: 149-158.
- Bosch, R.B. van den (1841). *Enumeratio Plantarum, Zealandiae Belgicae indigenarum*. *Tijdschr. Nat. Gesch. Physiol.* 8: 1-55.
- Boullet, V. & J.-R. Wattez (1988). Les peuplements de *Rhytidium rugosum* (Hedw.) Kindb. de la Picardie; leur intérêt biogéographique et leurs caractères socio-écologiques. *Doc. phytosoc. N.S.* 11: 221-234.
- Buch, H. (1945-1947). Ueber die Wasser- und Mineralstoffversorgung der Moose. *Soc. Scient. Fenn., Comment. Biol.* IX, 16 en 20. 44 resp. 61 pp.
- Cappers, R. & B. van Zanten (1993). Mossen rond Orvelte over een tijdspanne van 45.000 jaar. *Buxbaumia* 30: 31-36.
- Dickson, J.H. (1973). *Bryophytes of the Pleistocene*. Cambridge. 245 pp.
- Doing, H. (1974). Landschapsoecologie van de duinstreek tussen Wassenaar en IJmuiden. *Meded. Landbouwhog. Wageningen* 74(12). 111 pp.
- Doing, H. (1988). Landschapsoecologie van de Nederlandse kust. Leiden. 228 pp.
- Doing, H. (1993). Het *Sileno-Tortuletum* (ass. nov.), een karakteristieke associatie van het zeedorpenlandschap. *Stratiotes* 6: 40-52.
- Eeden, F.W. van (1874). Lijst der planten die in de Nederlandsche Duinstreken gevonden zijn. *Ned. Kruidk. Arch.* II(1): 360-451.
- Géhu, J.-M. & B. de Foucault (1978). Les pelouses à *Tortula ruraliformis* des dunes du Nord-Ouest de la France. In: J.-M. Géhu (red.), *La végétation des pelouses sèches à thérophytes*. Coll. Phytosoc. 6: 269-273.
- Hallberg, H. (1959). *Rhytidium rugosum* (L. ex Hedw.) Kindb. in Bohuslan, western Sweden. *Svensk Bot. Tids.* 53: 49-63.
- Heeringen, R.M. van & L. van der Valk (1989). De mond van de Oude Rijn komt in beweging. IJzertijdvondsten uit het Katwijkse duingebied. *Westerheem* 38: 198-203.
- Herzog, Th. (1926). *Geographie der Moose*. Jena. 439 pp.
- Hill, M.O., C.P. Preston & A.J.E. Smith (1994). *Atlas of the Bryophytes of Britain and Ireland* 3. Colchester. 419 pp.
- Kleiven, M. (1959). Studies on the xerophile vegetation in Northern Gudbrandsdalen, Norway. *Nytt Mag. Bot.* 7: 1-60.
- Kortselius, M.J.H. (1995). *Smaragdmos, Homalothecium lutescens*, vormde rijkelijk sporenkapsels in de zachte, regenrijke winter van 1994/95. *Buxbaumia* 38: 36-41.
- Kotilainen, M.J. (1929). Über das boreale Laubmooselement in Ladoga-Karelien. Eine kausal-ökologische und floristische Studie. *Ann. Bot. Soc. Zool. Bot.*

- Fenn. Vanamo 11: 1-142.
- Kruijzen, B. & T. Damm (1996; in prep.). *Bryum provinciale* Philib., een nieuwe duinplant voor de Nederlandse mosflora. *Buxbaumia*.
- Marstaller, R. (1980). Zur Verbreitung und Soziologie einiger Moose der Trocken- und Halbtrockenrasen im östlichen Thüringen, 3. *Wiss. Zeitschr. F.S. Univ. Jena Math.-Naturwiss.* 29(1): 79-88.
- Mårtensson, O. (1956). Bryophytes of the Torneträsk area, 2. *Kungl. Svenska Vetensk. Avh. i Naturskyddsärenden* 14: 1-321.
- Pospišil, V. (1968). Können die Moose *Camptothecium lutescens* (Hedw.) B.S.G., *Entodon orthocarpus* (Brid.) Lindb., *Rhytidium rugosum* (Hedw.) Kindb. und *Thuidium abietinum* (Hedw.) B.S.G. auf dem Gebiet der Tschechoslowakei präglaciale Relicte sein? *Cas. Morav. Mus.* 53: 179-238.
- Savicz, L. (1928). Sur la fructification de *Rhytidium rugosum* (Ehrh.) Kindb. en Russie. *Ann. Bryol.* 1: 140-143.
- Schaminée, J.H.J., A.H.F. Stortelder & E.J. Weeda (1996; in prep.). De Vegetatie van Nederland 3.
- Sissingh, G. (1974). Comparaison de *Rosophaedretum* de Bretagne avec des unités de végétation analogues. *Documents phytosociologiques* 7/8: 95-106.
- Slings, Q.L. (1994). De kalkgraslanden van de duinen. *De Levende Natuur* 95: 120-130.
- Sollman, F. (1972). De bryologische voorjaarsexcursie naar Ameland. *Buxbaumia* 2: 19-37.
- Stieperaere, H. (1970). Het voorkomen van *Botrychium lunaria* op de Plaat bij Bakkersdam te Oostburg. *Gorteria* 5: 41-44.
- Touw, A. & W.V. Rubers (1989). De Nederlandse Bladmossen. Flora en verspreidingsatlas van de Nederlandse Musci (*Sphagnum* uitgezonderd). *Natuurh. Bibl. KNNV* 50.
- Tüxen, R. (1967). Pflanzensoziologische Beobachtungen an südwestnorwegischen Küsten-Dünengebieten. *Aquilo*, ser. *Botanica* 6: 241-272.
- Vadam, J.-C. (1983). Les groupements muscinaux des escarpements et rochers calcaires des environs de Montbéliard (Doubs). *Ann. Scient. Franche-Comté, Biol. Végét.*, 4. série, fasc. 4: 55-96.
- Verdoorn, F. (1927). Over de bladmossen der Holl. duinen. *Bryologische aantekeningen* 2. *De Levende Natuur* 32: 84-90.
- Viereck, L.A. (1966). Plant succession and soil development on gravel outwash of the Muldrow Glacier. *Ecol. Monogr.* 36: 181-199.
- Weeda, E.J. (1992a). Voorkomen en standplaats van het kalkmos *Entodon concin-nus* ((De Not.) Par. langs de grote rivieren. *Gorteria* 18: 39-55.
- Weeda, E.J. (1992b). Zandviooltje (*Viola rupestris*) in de duinen van Noord-Kennemerland. Hoe een dwerg uit de step-petoendra standhoudt temidden van zand, zeewind en konijnen. *Wetensch. Meded. KNNV* 206. 87 pp.
- Westhoff, V. & A.J. den Held (1969). Plantengemeenschappen in Nederland. *Zutphen*. 324 pp.
- Wiegiers, J. & B. van Geel (1983). The bryophyte *Tortella flavovirens* (Bruch) Broth. in late glacial sediments from Usselo (The Netherlands) and its significance as a palaeo-environmental indicator. *Acta Bot. Neerl.* 32: 431-436.
- Zagwijn, W.H. (1971). De ontwikkeling van het "Oer-IJ" estuarium en zijn omgeving. *Westerheem* 20: 11-18.