

Van vingerhoedskruid en vingerwijzingen: kapvlaktevegetatie als indicie van veranderde bosbouwpraktijken

R. Haveman¹, I. de Ronde¹

Key words

Digitalis purpurea
Nederland
Veluwe
felling sites
Epilobio-Digitalietum

Abstract – Until the mid-1970s, *Digitalis purpurea* was a rare species in the Netherlands. It increased from occurring in 129 square km grid cells in the period 1900–1924 to 14,637 grid cells in the period 2000–2024. It was assumed that *Digitalis* is native in a rather narrow strip along the south-eastern border of the country: in the Province of Limburg in South Limburg (adjacent to the distribution area in the Eifel near Aachen in Germany) and east of the River Meuse; in the Province of Gelderland in the vicinity of Nijmegen and Arnhem and in a strip running eastwards from Dieren in the Southeast of the Veluwe to Winterswijk near the border of North Rhine-Westphalia, Germany. Parts of the Province of Friesland are also believed to harbour autochthonous populations of *D. purpurea*.

The species is considered the only character species of the Epilobio angustifolii-Digitalietum purpureae, a felling community with a colline-montane distribution. It was first described from the High Fens (Hohes Venn) in the Ardennes in the Province of Liège in Belgium. In the Netherlands, the Epilobio-Digitalietum was mentioned from the colline area in the utmost south of Limburg, but very few relevés of this association are known. Based on a phytosociological analysis of 53 relevés from clearings, disturbed roadsides, and at grass and heath dump sites with *Digitalis* made in the Veluwe, Province of Gelderland, four vegetation types are distinguished, two of which are subdivided into different variants and sub-variants.

- Type 1 can be assigned to the Epilobio-Digitalietum, the two sub-associations typicum and juncetosum. The relevés of this type were mainly made on felling sites. The scarcity of typical Epilobietea species like *Rubus idaeus*, *Chamerion angustifolium*, and *Senecio sylvaticus* is striking, and can be attributed to the high number of ungulates at the Veluwe.
- The relevés of type 2 are mainly made in disturbed grassy roadsides and dump sites of heath sods. Apart from the occurrence of *Digitalis purpurea* and *Ceratocarpus claviculata*, Epilobietea species are almost completely absent in this type. Only the Calamagrostis and Urtica-Eupatorium variants can be loosely associated with the Epilobietea, the other variants belong to the Molinio-Arrhenatheretea.
- Type 3 consists of only a single relevé of a Bidetion-vegetation in a road verge heavily disturbed by wild boar.
- Type 4 bears a strong resemblance to the Epilobio-Corydaletum; the relevés were made on dump heaps of organic material.

The results show that the Epilobio-Digitalietum is not restricted to the colline-montane zone, but has also recently been spread into the Northwest European plain. Neither climate change nor nitrogen deposition satisfies as an explanation for this shift in altitudinal preference of this association. Just like *Ceratocarpus claviculata*, *Digitalis purpurea* grows most optimally on needle litter of coniferous trees. The increase of the latter can be attributed to the introduction of the even-aged forest management system and the associated large-scale plantation of coniferous forests after the cessation of the heathland farming system in the late 1800s–early 1900s. At the beginning of the 20th century, most of the Veluwe was still heathland, but after the end of heathland farming, large areas were planted with trees, mainly Pines. In addition, the fallow heaths proved easy to be invaded with Pine seedlings. This created the conditions for the establishment of *D. purpurea* and the spread of the Epilobio-Digitalietum from the collinear-montane zone to the lowlands. The heavy browsing by red deer on the Veluwe is the cause of the absence of *Rubus idaeus*, *Chamerion angustifolium*, and *Senecio sylvaticus* in the relevés. It also prolongs the life of the Epilobio-Digitalietum, resulting in grassy and mossy stages and a relatively large proportion of pink and white flowering plants of *D. purpurea*.

Samenvatting – *Digitalis purpurea* is sinds 1975 sterk toegenomen in Nederland, van aanwezigheid in 129 kilometerhokken in de periode 1900–1924 tot 14.637 in het eerste kwart van deze eeuw. De soort wordt in het buitenland als kensoort beschouwd van het Epilobio-Digitalietum, een kapvlaktegemeenschap die beperkt zou zijn tot de collien-montane zone. Op basis van een inductief opgestelde typologie van 53 vegetatieopnames afkomstig van de Veluwe, kon aangetoond worden dat deze associatie ook op de Veluwe onderscheiden kan worden. Het voorkomen van de soort en associatie in het laagland van Noordwest-Europa is waarschijnlijk toe te schrijven aan de grootschalige veranderingen in de bosbouw die aan het eind van de 19^e eeuw vorm kregen. Veel heides en

¹ De Ronde & Haveman – Onderzoeks- en adviesbureau voor geobotanie en landschap, Kerkstraat 19, 6671 AP Zetten;
e-mail: rense.haveman@derondehaveman.nl
iris.deronde@derondehaveman.nl

Correspondentie: rense.haveman@derondehaveman.nl

hakhoutbossen waren niet langer rendabel en werden omgezet in grootschalige naaldbossen die als hooghout werden geëxploiteerd. Het Epilobio-Digitalietum komt optimaal tot ontwikkeling op de naaldenpakketten die onder invloed van dit productiesysteem ontstaan zijn. Ook de vlaktegewijze kap van de bomen heeft zeer bijgedragen aan de uitbreiding van de vegetatie waarin massaal *Digitalis purpurea* groeit. Hierdoor kon *Digitalis* uit de natuurlijke naaldbosgordel in de montane zone afdalen, eerst naar het heuvelland en vervolgens naar de laagvlakte.

Publicatiedatum – 18 augustus 2026

INLEIDING

Wie midden juni over de Veluwe rijdt kan moeilijk de overal bloeiende *Digitalis purpurea* L. (Vingerhoedskruid) over het hoofd zien. Door maar weinigen, vooral oudere floristen en plantensociologen, wordt beseft dat dit helemaal niet zo lang geleden een uitgesproken zeldzame soort was in ons land. Sinds 1950 en versterkt sinds 1975 breidde de soort enorm uit (FLORON 2015), van 129 kilometerhokken in de periode 1900–1924 tot 14.637 kilometerhokken in de periode 2000–2024 (Fig. 1), ruim een verhonderdvoudiging! Dit klinkt indrukwekkend, maar hoe sterk deze toename echt is wordt pas duidelijk als je de kaarten uit de online verspreidingsatlas uit beide periodes naast elkaar zet. Van verspreide vindplaatsen door het land veranderde het kaartbeeld in een eeuw tot een soort die zo goed als overal in Hoog-Nederland voorkomt (Fig. 2).

Diverse botanici hebben zich uitgelaten over het ‘natuurlijke’ verspreidingsgebied van *Digitalis purpurea* in Nederland. Van Soest (1923) beschouwt een gebied van de zuidelijke Achterhoek, via de zuidelijke Veluwezoom, het Rijk van Nijmegen en Venlo tot in Zuid-Limburg als zodanig (in Fig. 2 weergegeven met de rode streepjeslijn), gebaseerd op de vindplaatsen in de Prodrumus (Vuyck 1904). In dit laatste werk worden echter ook vindplaatsen bij Burgum (Fryslân) genoemd en volgens van der Ploeg (1984) zijn ook deze Friese vindplaatsen onderdeel van het natuurlijke verspreidingsgebied. Van Soest (1923) maakt naast de vindplaatsen aan de zuidelijke Veluwezoom verder melding

van oudere vondsten op de Veluwe rond Apeldoorn. Inderdaad verzamelde Kok Ankersmit in 1853 *D. purpurea* bij Wormen, waarbij hij op het etiket vermeldde “Zuiver wild in hier en daar verspreide exemplaren onder akkermaals-hout” (Kok Ankersmit s.n., L [L.3384040]). In 1880 verzamelde hij de soort in dezelfde omgeving nogmaals “onder akkermaalsheg” [L.3384037]. Ook op de centrale Veluwe was in de 19^e eeuw dus wellicht een wilde populatie van *D. purpurea* te vinden in hakhout (Haveman & de Ronde 2025). Van Soest (1923) beschouwt de voorkomen van *D. purpurea* in Nederland, behoudens de vindplaatsen die ontsnapte tuinplanten betreffen, als relict van een eertijds groter verspreidingsgebied, wat hij verwoordde met de mooie term “terugtrekkend verspreidingsgebied”.

Digitalis purpurea wordt in Midden- en West-Europa beschouwd als enige kensoort van het Epilobio angustifolii-Digitalietum purpureae, een kapvlaktegemeenschap uit de klasse Epilobietea angustifolii die typisch zou zijn voor de colliene en montane zone in Atlantisch en sub-Atlantisch Europa (de Foucault & Catteau 2015, Gehlken 2025, Gehesthem & Descubes-Gouilly 1977, Haveman & Weeda 2009, Hilbig & Wagner 1990, Mucina 1993, Neuhäuslová & Härtel 2001, Oberdorfer 1978, Schwickerath 1944, Tüxen 1950, Westhoff & den Held 1969). In de bewerking van de kapvlaktegemeenschappen in De vegetatie van Nederland is deze associatie niet opgenomen en de weinige vegetatieopnamen met *D. purpurea* die destijds beschikbaar waren worden door de auteurs tot het Senecioni sylvatici-Epilobietum angustifolium gerekend (Swertz et al. 1999). De argumenten die hiervoor worden aangedragen zijn

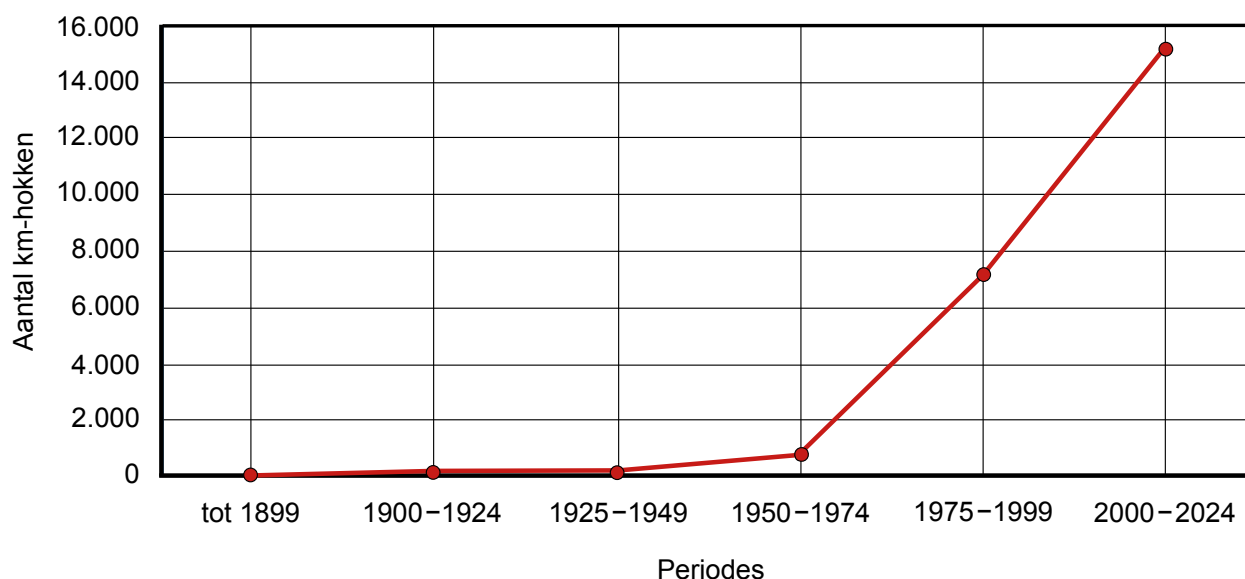


Fig. 1. Aantal kilometerhokken (1 × 1 km) met *Digitalis purpurea* L. (Vingerhoedskruid) tot 2024 in periodes van 25 jaar. Bron: NDFV Verspreidingsatlas, geraadpleegd in januari 2026.

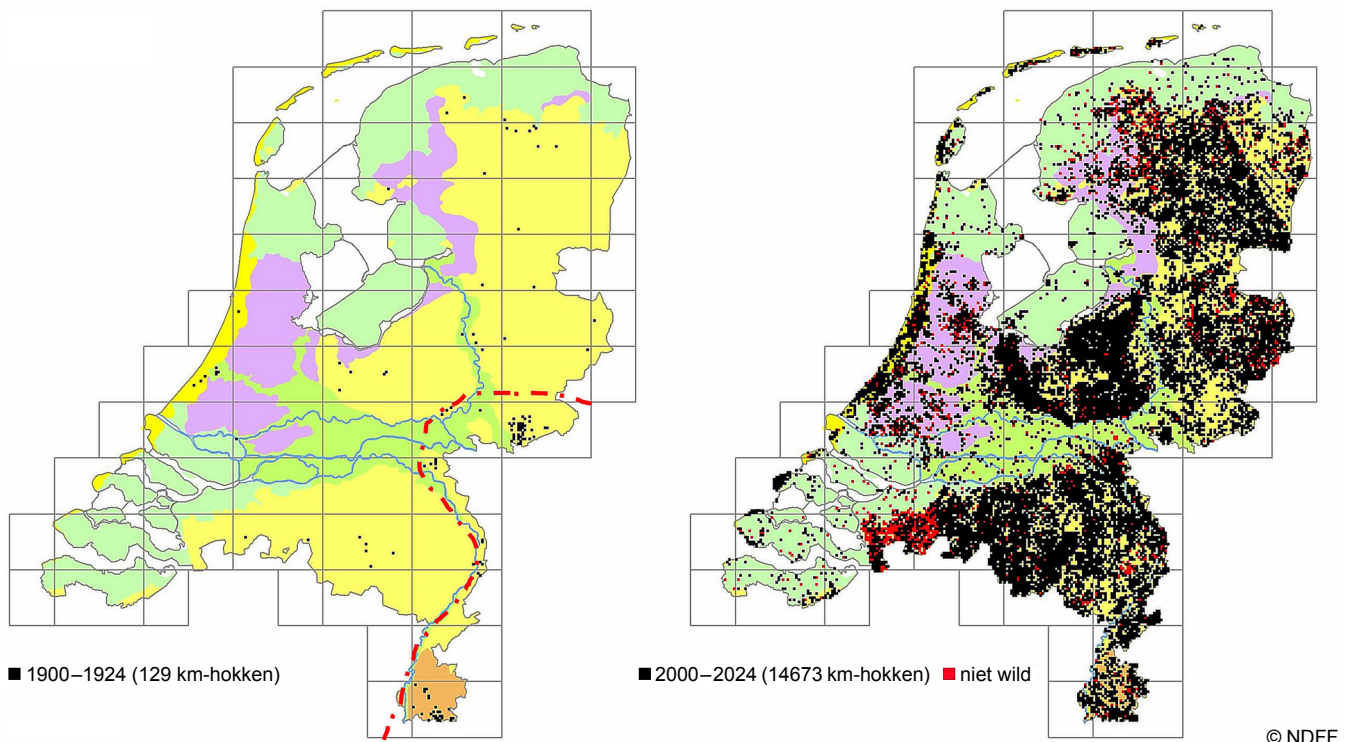


Fig 2. Verspreiding van *Digitalis purpurea* L. (Vingerhoedskruid) in de periodes 1900–1924 en 2000–2024 in kilometerhokken. De regio ten oosten van de rode streep-stippellijn in het linker kaartje is het gebied waarvan van Soest (1923) aannam dat er destijds inheemse populaties van de soort voorkwamen. Bron: NDFF Verspreidingsatlas, geraadpleegd in januari 2026.

de geringe bedekking van *D. purpurea* in de opnamen en de sterke overeenkomst van de opnamen met die van het *Senecio-Epilobietum*. Swertz et al. (1999) merken op dat *D. purpurea* in Zuid-Limburg op kapvlaktes kan domineren en impliciet lijken zij te veronderstellen dat deze begroeiingen wél tot het *Epilobio-Digitalietum* gerekend kunnen worden, “maar helaas is hiervan slechts één opname voorhanden”. In het inmiddels klassieke Plantengemeenschappen in Nederland (Westhoff & den Held 1969) is een foto opgenomen van een dergelijke vegetatie en ook Weeda et al. (2005, opm. 19 op p. 69) noemen de associatie voor het uiterste zuidoosten van het land. Een paar pagina’s verderop merkt Weeda schertsend op dat meer foto’s dan vegetatieopnamen van deze begroeiing overgeleverd zijn.

In een Duitstalig artikel in het Notizbuch der Kasseler Schule over *Digitalis purpurea* op de Veluwe bespraken we de plantensociologische positie van de soort in Nederland (Haveman & de Ronde 2025). Omdat deze publicatie gemakkelijk aan de aandacht van de Nederlandse floristen en plantensociologen ontsnapt, willen we de belangrijkste bevindingen uit genoemd artikel ook hier presenteren, en daarbij de vragen centraal stellen, hoe de enorme toename van *D. purpurea* in de afgelopen eeuw te begrijpen is en wat hiervan de mogelijke achterliggende oorzaken zijn.

METHODE EN WERKWIJZE

Een plantensociologische aanpak van bovenstaande vraag ligt wellicht niet voor iedereen voor de hand. Omdat er bovendien geregeld misverstanden blijken te bestaan over de plantensociologie leggen we in Kader 1 de plantensociologische methode iets verder uit.

Om inzicht te krijgen over de vegetatietypen waarin *Digitalis purpurea* op de Veluwe optreedt, zijn door ons in deze regio tussen 2020 en 2022 in totaal 53 vegetatieopnames gemaakt van kapvlakte- en andere vellings- en lichtingsgemeenschappen met *Digitalis purpurea*. Hiervoor werden doelgerichte excursies gemaakt verspreid over de Veluwe. Aanvullende opnames werden gemaakt met en/of door Tom van Heusden en Marijn Filius op diverse militaire oefenterreinen. De oppervlakte van de opnames was afhankelijk van de situatie in het veld (4–60 m²). In de opnames werden alle aanwezige soorten vaatplanten en mossen genoteerd en hun abundantie werd geschat volgens de gebruikelijke 9-delige gemodificeerde Braun-Blanquetschaal (Westhoff et al. 1995). De gegevens werden in het veld ingevoerd in TurbovegSD (Hennekens 2018) en vervolgens opgeslagen in een Turboveg 2-database (Hennekens & Schaminée 2001); de opnames zijn ook opgenomen in de Landelijke Vegetatie-databank (Schaminée et al. 2012).

Vervolgens zijn de vegetatieopnames geëxporteerd naar JUICE (Tichý 2002), een vrij verkrijgbaar computerprogramma voor de verwerking van vegetatieopnames, en daarin handmatig verwerkt tot een gestructureerde tabel (zie voor de werkwijze: Dierschke et al. 1973, den Held & den Held 1973). In deze tabel zijn de opnames op basis van uitgangspunten in Kader 1 verenigd tot typen en zo geordend dat de soortensamenstelling van de onderscheiden typen zo duidelijk mogelijk tot uitdrukking komt. Daartoe is in de tabel gezocht naar soorten die eenzelfde verdeling hebben in de dataset. Groepen van soorten die in een deel van de opnamen wel, en in andere juist niet voorkomen zijn gebruikt om de verschillende typen te definiëren of te karakteriseren: ze vormen differentiërende soortengroepen. Elk onderscheiden vegetatietype wordt gekarakteriseerd door de aan- en afwezigheid van bepaalde groepen. Vervolgens is elk vegetatietype samengevat in één kolom (synoptische tabel) die in dit artikel is opgenomen; de volledige tabel is opgenomen in

het eerder gepubliceerde artikel (Haveman & de Ronde 2025). Interpretatie en duiding van de opgestelde vegetatietypen is gedaan aan hand van de beschikbare plantensociologische en landschapkundige literatuur.

DE VEGETATIE MET *DIGITALIS PURPUREA* OP DE VELUWE

In de synoptische tabel van de vegetatieopnames met *Digitalis purpurea* die op de Veluwe werden gemaakt zijn 11 groepen differentiërende soorten te onderscheiden, en in de tabel is elke soortengroep genoemd naar een karakteristieke soort uit de betreffende groep (zie Tabel 1). Aan de hand van deze 11 soortgroepen zijn 12 gemeenschappen te onderscheiden die we samenvatten in vier (hoofd-)typen:

1. *Avenella flexuosa*-*Digitalis purpurea*-type (33 opnames)

- 1A. typische variant
 - 1A1. typische subvariant
 - 1A2. *Pseudoscleropodium purum*-subvariant
- 1B. *Molinia caerulea*-variant
 - 1B1. typische subvariant
 - 1B1a. typische vorm
 - 1B1b. *Athyrium felix-femina*-vorm
 - 1B2. *Rhytidadelphus squarrosus*-subvariant

2. *Holcus lanatus*-*Digitalis purpurea*-type (14 opnames)

- 2A. *Rhytidadelphus squarrosus*-*Juncus effusus*-variant
 - 2A1. *Calamagrostis epigejos*-dominantie subvariant
 - 2A2. *Urtica dioica*-*Eupatorium cannabinum*-subvariant
 - 2A3. *Festuca rubra*-*Carex leporina*-subvariant
- 2B. *Stellaria media*-*Poa pratensis*-variant

3. *Lipandra polysperma*-type (1 opname)

4. *Juncus effusus*-*Ceratocarpus claviculata*-type (4 opnames)

- 4A. *Juncus effusus*-dominantie variant
- 4B. *Molinia caerulea*-dominantie variant

Type 1 — Het *Avenella*-*Digitalis*-type wordt gekenmerkt door een reeks soorten van zure bodem en accumulerend strooisel die worden samengevat in de *Avenella*-groep. De opnames van dit type zijn afkomstig van kapvlakten en uit gedunde opstanden.

Binnen de typische variant (zonder eigen soorten, 1A) zijn een typische subvariant (eveneens zonder eigen soorten, 1A1; Fig. 3) en een *Pseudoscleropodium*-subvariant (1A2) te onderscheiden, waarvoor een aantal mossoorten kenmerkend is die duiden op een iets betere beschikbaarheid van voedingsstoffen (*Pseudoscleropodium*-groep).

De *Molinia*-variant (1B) onderscheidt zich door de naamgevende *Molinia caerulea* (L.) Moench., *Juncus effusus* L. en andere soorten uit de *Molinia*-groep, die duiden op een betere vochtvoorziening. Opvallend is de aanwezigheid van *Calluna vulgaris* (L.) Hull: deze soort is waarschijnlijk ontkiemd uit de zaadbank, wat terug te voeren is op het heideverleden van (tenminste een deel van) de vindplaatsen.

KADER 1. Plantensociologie, typologieën en werkzame factoren

Wat is de meerwaarde van een plantensociologische benadering in vraagstukken rond veranderingen in de vegetatie, zoals de spectaculaire toename van *Digitalis purpurea*? Het belangrijkste instrument in de plantensociologie is de vegetatietypologie. Het doel van elke typologie is de reductie van de complexiteit van de werkelijkheid door middel van de groepering van onderzochte gevallen op basis van belangrijk geachte criteria. In het geval van de plantensociologie worden vegetatieopnames gegroepeerd in typen op basis van de *soortensamenstelling*. Daarbij wordt gezocht naar een indeling waarin binnen een type de gevallen, de opnames dus, zo gelijkend mogelijk zijn in soortensamenstelling, maar tussen de typen juist zo verschillend mogelijk (Fleiß 2010).

Een belangrijk (axiomatisch) uitgangspunt van de plantensociologie is, dat de soortensamenstelling van de vegetatie de *synthetische* (oftewel: gezamenlijke) *uitdrukking is van alle werkzame factoren* (Tüxen 1970a). Op plaatsen waar de vegetatie op elkaar lijkt, lijken ook de factoren die dit veroorzaken meer op elkaar dan op plaatsen waartussen de vegetatie sterker verschilt. Vegetatietypen zijn zo een goede indicie, een vingerwijzing, naar het samenspel van de factoren die op een groeiplaats werkzaam zijn. Dat betreft niet alleen de gemakkelijk te onderzoeken factoren, maar bijvoorbeeld ook historische factoren die nog steeds doorwerken, maar die niet meer rechtstreeks onderzocht kunnen worden (Hard 1995). Hierbij is het echter wél essentieel dat de *daadwerkelijk bestaande variatie* in beeld gebracht wordt, en niet de typen uit een of ander vooraf opgesteld systeem. Tenslotte wil je de werkzame factoren op het spoor komen die de *actuele soortensamenstelling* bepalen, en niet de factoren die de soortensamenstelling bepalen van *ideaaltypen* (Weber 1904) of *centraaltypen* (McKinney 1966). Dit betekent dat een 'inductieve lokale vegetatietypologie' moet worden opgesteld, waarmee we bedoelen dat onbevooroordeeld ('waardenvrij' sensu Weber 1904, zie ook Berger & Kellner 1981) typen worden onderscheiden op basis van de actueel aanwezige variatie in de vegetatie (Gehlken 2000, Haveman & de Ronde 2021). De Veluwe vegetatietypen in dit artikel zijn dergelijke *realtypen*, terwijl de typen, zoals de associaties, in bijvoorbeeld De vegetatie van Nederland (Swertz et al. 1999), beschouwd kunnen worden als *ideaal-* of *centraaltypen*.

In de plantensociologische *duiding* wordt de soortensamenstelling van de lokale *realtypen* vergeleken met de referentietypen, de *centraaltypen* uit de plantensociologische literatuur. Vanuit deze laatste kunnen de lokale typen geïnterpreteerd en *verstaan* (Dilthey 1883) worden, door de kennis over de referentietypen opnieuw te combineren en te verdiepen (Tüxen 1970b). De vegetatietypen kunnen zo worden ingezet om beter te begrijpen wat achterliggende oorzaken zijn van veranderingen die we in de vegetatie waarnemen.

De *Rhytidadelphus*-subvariant (1B2), die de overgang naar de *Rhytidadelphus*-*Juncus*-variant van het *Holcus*-*Digitalis*-type (2A; zie hieronder) vormt, komt voornamelijk voor in verstoorde eiken- en beukenlanen en in verstoorde bossen, en wordt gekenmerkt door de *Rhytidadelphus*-groep.

De typische subvariant (1B1) van de *Molinia*-variant heeft geen eigen soorten, afgezien van de *Athyrium felix-femina*-vorm (1B1b, met de gelijknamige soortengroep) op standplaatsen met een iets betere nutriëntenbeschikbaarheid.

Type 2 — Het *Holcus*-*Digitalis*-type heeft meer een grasland-karakter dan het voorgaande type; het is vooral opgenomen in verstoorde wegbermen en bosranden in plaats van op kapvlakten (Fig. 4). Kenmerkend is de *Epilobium*-groep, die in de andere typen nauwelijks voorkomt. Ook binnen dit type zijn diverse varianten en subvarianten te onderscheiden.

De mosrijke *Rhytidadelphus*-*Juncus*-variant (2A) onderscheidt zich van de volgende variant door het optreden van de *Rhytidadelphus*- en *Pseudoscleropodium*-groepen en de aanwezigheid van de vochtindicatoren uit de *Molinia*-groep.

	Kolomnummer	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
	Type	1A1	1A2	1B1a	1B1b	1B2	2A1	2A2	2B1	2B2	3	4A	4B
	Aantal opnames	12	9	7	1	4	3	3	4	4	1	3	1
	<i>Digitalis purpurea</i>	V	V	V	1	4	3	3	4	4	1	3	1
Avenella-groep													
	<i>Avenella flexuosa</i>	III	V	V		3	1						
	<i>Carex pilulifera</i>	IV	III	III		2			1				
	<i>Polytrichum formosum</i>	IV	III	III	1	2			1				
	<i>Galium saxatile</i>	II	III	IV	1	2				1			
	<i>Hypnum cupressiforme</i> s.l.	III	II	III	1	2	1						
	<i>Vaccinium myrtillus</i>	III	II	II		1							
	<i>Luzula multiflora</i> *	III		I	1	3			1				
	<i>Dicranum scoparium</i>	I	II	II		1							
	<i>Sorbus aucuparia</i>	II	IV	II		3							
	<i>Rhamnus frangula</i>	I	II	II		1							
Pseudotsuga-groep													
	<i>Pseudotsuga menziesii</i>	III	II	I									
	<i>Betula pubescens</i>	II	III	II	1								
	<i>Campylopus pyriformis</i>	II	III	IV									
Epilobium-groep													
	<i>Epilobium tetragonum</i>						2	3	2	1			
	<i>Holcus lanatus</i>					1	1	2	1	2	1		
	<i>Poa trivialis</i>						1	1	1	1			
Lipandra-groep													
	<i>Chenopodium polyspermum</i>										1		
	<i>Persicaria mitis</i>										1		
	<i>Chenopodium album</i>										1		
	<i>Persicaria maculosa</i>										1		
Athyrium-groep													
	<i>Athyrium filix-femina</i>				1								
	<i>Scrophularia nodosa</i>				1								
	<i>Lycopus europaeus</i>				1								
	<i>Agrostis gigantea</i>				1								
Urtica-groep													
	<i>Urtica dioica</i>						3			1			
	<i>Eupatorium cannabinum</i>						3						
	<i>Dryopteris filix-mas</i>						2						
	<i>Cirsium vulgare</i>						2						
	<i>Cirsium arvense</i>						2						
	<i>Galium aparine</i>						2						
	<i>Solanum dulcamara</i>						2						
Festuca rubra-groep													
	<i>Festuca rubra</i>					1			3				
	<i>Carex leporina</i>								3				
	<i>Stellaria graminea</i>								2				
Stellaria media-groep													
	<i>Stellaria media</i>	I	I			1				4			
	<i>Poa pratensis</i>		I						2	2			
Rhytidadelphus-groep													
	<i>Rhytidadelphus squarrosus</i>						3	2	1	2	1		
	<i>Cerastium fontanum</i> **	I					1	3	2	2			
	<i>Hypericum perforatum</i>						2	3	2		1		1
Pseudoscleropodium-groep													

	Kolomnummer	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
	Type	1A1	1A2	1B1a	1B1b	1B2	2A1	2A2	2B1	2B2	3	4A	4B
Molinia-groep													
	<i>Juncus effusus</i>	II		III	1	2		3	4	1		3	1
	<i>Molinia caerulea</i>		I	V	1	4		1					1
	<i>Calamagrostis epigejos</i>			II			3	3	1		1		
	<i>Calluna vulgaris</i>	I		III		1	1						
Epilobietea-soorten													
	<i>Ceratocapnos claviculata</i>	III	V	II	1	1	1		1	3	1	3	1
	<i>Senecio sylvaticus</i>	II	I	I			2		1	1			
	<i>Galeopsis tetrahit</i>	II					1			1			
	<i>Rubus idaeus</i>	I	I			1							
	<i>Chamerion angustifolium</i>							1					
Rubus-soorten													
	<i>Rubus plicatus</i>	II	II	I	1	2	1					2	1
	<i>Rubus</i> sect. <i>Rubus</i>	II	II					2	1	1		1	
OVERIGE SOORTEN													
Boomlaag													
	<i>Betula pendula</i>		I										
	<i>Fagus sylvatica</i>	I											
<i>juvenile struiken en bomen</i>													
	<i>Pinus sylvestris</i>	III	II	III		2	2	1			1		
	<i>Quercus robur</i>	II	II	III		3		2		1		1	
	<i>Betula pendula</i>	III	II	II	1	1	2	1			1		
	<i>Quercus rubra</i>	I	I	I	1	1							
	<i>Acer pseudoplatanus</i>	I	II										
	<i>Amelanchier lamarckii</i>	I	I			1							
	<i>Prunus serotina</i>	III	III			2	1	1			1		
	<i>Fagus sylvatica</i>	IV	II						1	1			
	<i>Crataegus monogyna</i>	I				1							
Kruidlaag													
	<i>Agrostis capillaris</i>	V	V	IV	1	4	3	2	4	4	1	2	
	<i>Rumex acetosella</i>	IV	V	IV	1	4	3	1	2	2	1		
	<i>Holcus mollis</i>	III	IV	I	1	2	1		4	2		2	
	<i>Dryopteris carthusiana</i>	I	III	II	1	1	1		1	1		1	1
	<i>Dryopteris dilatata</i>	II	II					2				1	
	<i>Moehringia trinervia</i>	II	II						1	1			
	<i>Carex arenaria</i>	I	II	I		1	1						
	<i>Jacobaea vulgaris</i>	I				2			1	1			
	<i>Juncus conglomeratus</i>	I					1	1	1				
	<i>Veronica arvensis</i>	I					1	1		1			
	<i>Agrostis vinealis</i>	I				1		1			1		
	<i>Hypochaeris radicata</i>	I	I			1							
	<i>Poa annua</i>	II							1				
	<i>Achillea millefolium</i>					2		1					
	<i>Melampyrum pratense</i>	I	I										
	<i>Taraxacum</i> sect. <i>Ruderalia</i>					1					2		
	<i>Festuca filiformis</i>	I		II									
	<i>Crepis capillaris</i>						2	1					
	<i>Linaria vulgaris</i>						1	1		1			
	<i>Veronica officinalis</i>	I											

Tabel 1 (vervolg)

Kolomnummer		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
Type		1A1	1A2	1B1a	1B1b	1B2	2A1	2A2	2B1	2B2	3	4A	4B
Moslaag (vervolg)	<i>Campylopus introflexus</i>	I		II									
	<i>Polytrichum commune</i>	I		I		1							
	<i>Atrichum undulatum</i>					2			1				

Binnen deze variant worden drie subvarianten onderscheiden: (i) de Calamagrostis-dominantie subvariant (2A1) van verouderde kapvlakten en stortplaatsen van plagsel, (ii) de Urtica-Eupatorium subvariant (2A2) uit een open, verstoorde leemgroeve, met soorten uit de Urtica-groep die een verhoogd nutriëtniveau aanduiden, zoals *Urtica dioica* L., en *Eupatorium cannabinum* L. en (iii) de Festuca-Carex leporina-subvariant (2A3) van grazige wegbermen, met soorten uit de Festuca-groep.

Op sterk verstoorde plaatsen (voornamelijk woelplaatsen van wilde zwijnen) ontwikkelt zich de Stellaria-Poa-variant (2B), waarvoor de twee naamgevende soorten typerend zijn.

Type 3 — In het Lipandra-type ontbreken de omvangrijke Avenella- en Epilobium-groepen, en in dit type, die uit slechts één opname bestaat, treden onkruiden uit de Lipandra-groep op de voorgrond.

Type 4 — Het Juncus-Ceratocapnos-type bestaat uit soorten-arme begroeiingen waarin grote caespitose graminoïden dominant zijn. *Juncus effusus*, *Digitalis purpurea*, *Ceratocapnos claviculata* (L.) Lidén en *Rubus plicatus* Weihe & Nees zijn de belangrijkste soorten. Hoewel er slechts vier vegetatieopnames van dit type werden gemaakt, konden we op basis van de



Fig. 3. Massavegetatie van voornamelijk purperbloeiende *Digitalis purpurea* L. (Vingerhoedskruid) op een kapvlakte van sparren, aan de oostzijde van landgoed De Valouwe ten noorden van Ede (Gelderland). De groeiplaats ligt in het historische Roekelse Bos dat al in 1845 op de topografische kaart wordt vermeld. De vegetatie behoort tot het Epilobio angustifolii-Digitalietum typicum (lokaal type: Avenella-Digitalis-type, typische variant en subvariant). Foto: Rense Haveman.



Fig. 4. *Digitalis purpurea* L. (Vingerhoedskruid) in een grazige wegberm op de Noord-Veluwe. Dergelijke vaak verstoorde graslandbegroeiingen zijn niet tot het Epilobio-Digitalietum te rekenen. Foto: Rense Haveman.

dominante soorten twee varianten onderscheiden: (i) een variant waarin *Juncus effusus* dominant is (4A), op bodems met een betere beschikbaarheid van voedingsstoffen, en (ii) een *Molinia caerulea*-dominantie variant (4B) op voedselarmere standplaatsen.

SYNTAXONOMISCHE TOEDELING VAN DE TYPEN

Vergelijking met de Europese tabel van het Epilobio-Digitalietum (Gehlken 2025) maakt duidelijk dat het Veluwe Avenella-Digitalis-type (type 1) zonder moeite tot deze associatie gerekend kan worden, zij het als arme vorm. Hoewel *Chamaenerion angustifolium* (L.) Scop., *Senecio sylvatica* L. en *Rubus idaeus* L. in de tabel bij Gehlken algemeen voorkomen en zeer schaars zijn op de Veluwe, komt de totale soortensamenstelling van het type voldoende overeen om aansluiting bij de associatie te rechtvaardigen. Het Epilobio-Digitalietum wordt volgens Gehlken (2025) gekenmerkt door kapvlaktesoorten uit de Epilobietea (in ons geval gerepresenteerd door *Digitalis purpurea* en *Ceratocarpus claviculata*), zoomsoorten uit de Galio-Urticetea en bossoorten. De schaarste aan Epilobietea-soorten op de Veluwe heeft te maken met de hoge wilddruk: *Chamaenerion* en *Rubus idaeus* worden sterk begraasd (Gehlken 2025, Gehlken et al. 2006) en ook *Senecio sylvaticus* kan te lijden

hebben van begrazing (Vogels et al. 2007). Van de bossoorten zijn vooral de jonge houtgewassen te noemen en bijvoorbeeld *Vaccinium myrtillus* L., *Dryopteris carthusiana* (Vill.) H.P.Fuchs en *Polytrichum formosum* Hedw., soorten die al voor de velling in het bos aanwezig geweest zullen zijn. Galio-Urticetea-soorten zijn schaars, maar ook in de tabel die Gehlken (2025) publiceert niet in elke variant van de associatie aanwezig en het vrijwel ontbreken van deze soortengroep op de Veluwe heeft te maken met de relatief lage nutriëntenbeschikbaarheid alhier. In de eerste plantensociologische kartering in ons land, die van Oranje Nassau's Oord bij Wageningen, publiceerde Vlieger (1937) één vegetatieopname van het Epilobio-Digitalietum (onder het kopje "Atropion-flora na lichte en grondbewerking") en hij constateerde al dat er veel minder nitrofiële soorten in dit soort begroeiingen in zijn onderzoeksgebied voorkomen dan in het buitenland. Overigens is de opname van Vlieger de oudste die we van het Epilobio-Digitalietum in ons land kennen! Vlieger vond *Digitalis* na lichte alleen op percelen die ook voorzien waren van een compostgift. Ook op de Lüneburger Heide (Niedersachsen, Noord-Duitsland), dat in bodemkundig en historisch-ecologisch opzicht veel overeenkomsten vertoont met de Veluwe, blijken Galio-Urticetea-soorten maar weinig op te treden in de associatie (Gehlken & Wörster 2025).

De *Molinia*-variant van het Avenella-Digitalis-type kan worden gerekend tot het Epilobio-Digitalietum *juncetosum effusi*, de



Fig. 5. Het Epilobio-Digitalietum typicum met *Ceratocapnos claviculata* (L.) Lidén (Rankende helmbloem) op een kapvlakte van afgestorven sparren. *Ceratocapnos claviculata* treedt in Atlantisch Europa algemeen op als begeleider van *Digitalis purpurea* L. (Vingerhoedskruid). Beide soorten groeien bij voorkeur op verterende pakketten naaldenstrooisel. In Midden-Europa treden deze twee soorten doorgaans gescheiden op, waarbij *C. claviculata* in beschuttere omstandigheden met een gematigder microklimaat groeit dan *D. purpurea*. Foto: Rense Haveman.

typische variant tot het Epilobio-Digitalietum typicum. Naast deze twee subassociaties onderscheidt Gehlken (2025) een Epilobio-Digitalietum callunetosum, maar *Calluna vulgaris* is bij ons steeds geassocieerd met soorten die door Gehlken als typisch voor het Epilobio-Digitalietum juncetosum worden beschouwd. Overigens is ook dit op de Lüneburger Heide het geval (Gehlken & Wörster 2025). Het Epilobio-Digitalietum callunetosum is daarom in een bredere, Europese context, volgens ons niet goed te handhaven.

Een paar soorten vragen om een iets uitgebreidere beschouwing. *Luzula luzuloides* (Lam.) Dandy & Wilmott, en in mindere mate ook *Senecio ovatus* (G. Gaertn., B. Mey. & Scherb.) Hoppe, zijn in de overzichtstabel bij Gehlken (2025) algemeen voorkomende soorten die in onze tabel (Tabel 1) ontbreken. Deze soorten zijn gebonden aan de colliene en montane zones. Ook bij ons is *L. luzuloides*, afgezien van introducties met graszaad in kasteelparken (Reichgelt 1960; Ronse & Leten 2011), beperkt tot het heuvelland in Zuid-Limburg en het lössgebied bij Nijmegen. *Senecio ovatus* heeft een vergelijkbaar verspreidingspatroon in Nederland, maar is nooit in parken geïntroduceerd. In Zuid-Limburg wordt *Digitalis purpurea* wel vaak vergezeld door *S. ovatus* (Haveman & Weeda 2009; Hommel et al. 2018). De afwezigheid van beide soorten in Tabel 1 maakt duidelijk dat we hier te maken hebben met een laaglandvorm van het Epilobio-Digitalietum.

De hoge frequentie van *Ceratocapnos claviculata* is typerend voor de Atlantische vorm van het Epilobio-Digitalietum (Fig. 5). In de overzichtstabel van Gehlken (2025) ontbreekt de soort vrijwel

geheel, afgezien van de kolommen uit de Limousin in Frankrijk, die door de Foucault & Cateau (2015) werden gepubliceerd. Gehlken beschouwde de soort als typisch voor de Atlantische heuvellandvorm van het Epilobio-Digitalietum, maar Tabel 1 laat zien dat *Ceratocapnos* ook frequent is in de Atlantische laaglandvorm van de associatie, evenals in de Atlantische vormen van het Senecioni sylvatici-Epilobietum (Swertz et al. 1999). *Ceratocapnos claviculata* geldt in het buitenland wel als associatiekensoort van een zelfstandige kapvlagtegemeenschap, het Epilobio angustifolii-Corydaletum claviculatae (Hülbusch & Tüxen 1968, zie Gehlken et al. 2006 voor een recentere behandeling). Deze associatie werd beschreven van oude, open *Pinus*-bossen. Het is de vraag of deze associatie ook in Nederland onderscheiden kan worden, gezien de vrij brede sociologische amplitudo van de soort in de Atlantische regio. Gehlken et al. (2006) suggereren dat dit veroorzaakt zou kunnen worden door de nivellering van bodemverschillen onder invloed van het Atlantische klimaat, maar wij vermoeden dat het oceanische klimaat in zichzelf al de oorzaak is voor de alomtegenwoordigheid van *Ceratocapnos* in de kapvlagtegemeenschappen hier. De relatief open en weinig getemperde situaties waarin het Senecioni-Epilobietum en Epilobio-Digitalietum in Centraal-Europa groeien – warm, droog en gevoelig voor late vorst – zouden wel eens te extreem kunnen zijn voor *Ceratocapnos*. In de Atlantische zone is het klimaat sterker getemperd.

Afgezien van *Digitalis purpurea* en het sporadische voorkomen van *Ceratocapnos claviculata* ontbreken de typische verbonds-

soorten van het Carici piluliferae-Epilobion angustifolii (zoals *Avenella flexuosa* (L.) Drejer, *Carex pilulifera* L., *Galium saxatile* L., *Vaccinium myrtillus* en *Dryopteris carthusiana*) in de overige typen in Tabel 1 vrijwel geheel, en juveniele houtgewassen zijn duidelijk minder frequent. Deze typen kunnen dan ook niet tot het Epilobio-Digitalietum gerekend worden. Zowel de *Calamagrostis epigejos*-gemeenschap (subvariant 1A1) als de *Urtica-Eupatorium*-subvariant van het *Holcus-Digitalis*-type kunnen nog wel losjes bij de Epilobietea angustifolii aangesloten worden. De eerste is een laat successiestadium waarin *Calamagrostis epigejos* (L.) Roth. de volledige ruimte monopoliseert, de latere vertoont enige gelijkenis met het Atropion (Haveman et al. 2017, Preising & Vahle 1996, Tüxen 1950), met soorten als *Eupatorium cannabinum* L. en *Cirsium vulgare* (Savi) Ten. De subvariant met *Festuca rubra* L. en *Carex leporina* L. is een open (verstoord) grasland dat op zijn best kan worden ingedeeld bij de Arrhenatheretalia. De *Stellaria-Poa*-variant is een verder gedegradieerd Molinio-Arrhenatheretea-grasland waarin het kruid *Stellaria media* (L.) Vill. de sterke verstoring aangeeft. Constante bodemverstoring in het *Lipandra*-type, in dit geval door wilde zwijnen in een bosweide-situatie, resulteert in een vegetatie die gelijkenis vertoont met bospad-vormen van de Bidenton, met *Persicaria mitis* (Schränk) Holub en *Lipandra polysperma* (L.) S.Fuentes-B., Uotila & Borsch; *Digitalis purpurea* groeit in dergelijke begroeiingen in hoge dichtheden.

In het *Juncus effusus*-*Ceratocapnos*-type, tenslotte, ontbreken bossoorten, evenals de meeste Epilobietea-soorten. *Ceratocapnos claviculata* en *Digitalis purpurea* zijn de enige twee soorten die kenmerkend zijn voor kapvlakten in deze plantengemeenschap. Het vertoont enige gelijkenis met de *Juncus effusus*-*Calamagrostis epigejos*-vorm van het Epilobio-Corydaletum (Dierssen 1971, Gehlken et al. 2006). In plaats van *Calamagrostis epigejos*, aanwezig in twee van de drie opnamen gepubliceerd door Dierssen i.c., komt *Molinia caerulea* voor in één opname in Tabel 1. Het lage gemiddelde aantal soorten in deze tabel (namelijk 8) is vergelijkbaar met het aantal in de tabel van Dierssen (9).

OOZAKEN VAN DE DIGITALIS PURPUREA-UITBREIDING

De eerste conclusie is dat de meeste vegetatieopnamen met *Digitalis purpurea* van de Veluwe tot het Epilobio-Digitalietum zijn te rekenen. In de literatuur is het enige doorslaggevend verschil met het (kensoortenloze) Senecioni-Epilobietum het optreden van *Digitalis purpurea*. De tweede conclusie is dat de associatie daarmee niet, of beter: niet meer, tot de heuvel- en berglandzones beperkt blijkt te zijn, anders dan door veel auteurs wordt geclaimd. Licht er in de uitbreiding van deze collien-montane associatie naar het laagland een sleutel verborgen die ons meer duidelijkheid kan geven omtrent de spectaculaire uitbreiding van *Digitalis purpurea* in de laatste halve eeuw?

Bij verschuivingen van arealen tussen hoogtezones gaan de gedachten als vanzelf uit naar klimaatverandering: sinds von Humboldt's "Essai sur la géographie des plantes" weten we dat hoogtezones en klimaatzones opvallend analoge patronen te zien geven (von Humboldt 1805). De verschuiving van het Epilobio-Digitalietum naar een lagere zone strookt echter niet met verwachtingen, want bij een warmer wordend klimaat zou verschuiving naar hogere zones logisch zijn, niet naar lagere (Kelly & Goulden 2008, Rumpf et al. 2018). Daarmee is klimaatverandering als oorzaak van de uitbreiding bijzonder onwaarschijnlijk.

Een tweede denkbare oorzaak zou de hypertrofiëring van het landschap kunnen zijn: bijna Pavlov-matig worden veranderingen in de natuur in ons tijdsgewricht toegedicht aan de

stikstofdeken die over ons land ligt. De ontwikkeling van Epilobietea-gemeenschappen wordt geassocieerd met een tijdelijke piek in het ammoniumgehalte in de bovengrond, veroorzaakt door de toenemende mineralisatie van strooisel, gevolgd door stikstofverlies en verzuring door uitspoeling (Bormann & Likens 1994, Swertz et al. 1999). Dit is het resultaat van de plotselinge, schoksgewijze veranderingen in het microklimaat, veroorzaakt door de grootschalige kap van bomen (zie Gehlken 2025 voor een gedetailleerdere bespreking van standplaatsomstandigheden op kapvlaktes). Als verschuiving van het areaal van heuvel- en bergland naar het laagland overtuigt ook deze verklaring echter niet, want het zou betekenen dat in het oorspronkelijke areaal van de associatie in de collien-montane zone de voedselbeschikbaarheid hoger was dan in het laagland en dat is niet erg aannemelijk. Er is bovendien niet veel meer dan een vluchtige blik op de tabellen nodig die Gehlken (2025) publiceerde om te zien dat de associatie een grote tolerantie heeft ten aanzien van de voedselrijkdom van de bodem.

Het is opmerkelijk dat de toename van een aantal andere soorten die vaak samen met *Digitalis purpurea* wordt aangetroffen, namelijk *Ceratocapnos claviculata*, soorten van *Rubus* L. subgen. *Rubus* en *Dryopteris*-soorten, ook wel in verband gebracht is met stikstofdepositie. Na onderzoek is iedere keer echter aannemelijk geworden dat heel andere factoren een bepalende invloed hebben gehad op de uitbreiding van deze soorten. Hoewel de directe factoren in al deze gevallen verschillen is er ook een grote gemene deler aan te wijzen: de landschapsgewijze veranderingen in het gebruik en beheer van onze bossen (Bijlsma 2004, Bijlsma et al. 2023, de Waal et al. 2001, Gehlken et al. 2006). Zo hangt de toename van *Dryopteris*-soorten samen met een veranderde opvatting over dood hout in het bos, die tot ontwikkeling kwam in de nasleep van het stormseizoen 1972–73. Als gevolg hiervan wordt veel meer dood hout in de bossen achtergelaten, wat een uitstekend kiembed blijkt te zijn voor *Dryopteris*-sporen (de Waal et al. 2001). Dominantie van bramen op de droge zandgronden is grotendeels het gevolg van het perceelsgewijs aftakelen van hakhoutbossen met een eenvormige bosstructuur die 'op enen' zijn gezet na verlaten van de hakhoutcultuur (Bijlsma 2004).

Van deze andere soorten vertoont *Ceratocapnos claviculata* ecologisch en plantengeografisch de meeste overeenkomsten met *Digitalis purpurea*: beide zijn kapvlaktesoorten met een Atlantisch verspreidingsgebied. *Ceratocapnos claviculata* is alleen nooit zo expliciet in verband gebracht met de collien-montane zone als *D. purpurea*. Hülbusch & Tüxen (1968) en Gehlken et al. (2006) brengen de uitbreiding van de soort in Noord-Duitsland in verband met de naaldboutteelt en de uitbreiding van naaldbossen. In dit verband is het opmerkelijk dat de meeste vegetatieopnames met *D. purpurea* op de Veluwe ook zijn gemaakt op (voormalige) naaldboomgroeiplaatsen. Ook waar wij opnamen gemaakt hebben in loofbos, bleek bij nadere beschouwing de standplaats van *D. purpurea* vrijwel steeds op een plek te liggen waar een naaldboom was geveld. Dit is niet een typisch Veluws fenomeen: in de oorspronkelijke beschrijving van het Epilobio-Digitalietum uit het Hohes Venn in de Belgische Ardennen schreef Schwickerath (1944):

"Eine besondere Bedeutung kommt der Assoziation auf der dichten Nadelstreue der abgetriebenen Fichtenhölzer zu".

In deze opmerking blijkt de sleutel te liggen tot de verklaring van de toename van het Epilobio-Digitalietum en (dus) ook van *D. purpurea*. Als we de uitspraak van Schwickerath (1944) en onze waarnemingen afzetten tegen de bosgeschiedenis op de Veluwe, dan ontvouwt zich het volgende beeld. Tot de tweede helft van de 19^e eeuw was de Veluwe grotendeels ongeschikt voor *D. purpurea*: grote delen van het gebied waren begroeid met *Calluna*-heide en bossen waren schaars. De meeste

bossen werden gebruikt als hakhout of, op veel kleinere oppervlakte, gemeenschappelijk plenterbos (zoals het Ederbos en delen van het Speulderbos, de zogenaamde malebossen, zie: [de Rijk 1990](#)). *Digitalis purpurea* ontbrak niet helemaal: meldingen uit de 19^e eeuw zijn zeldzaam, maar wijzen op het verspreide voorkomen in hakhoutbosjes, zoals we in de inleiding van dit verhaal al opmerkten. In het lössgebied op de Veluwezoom heeft *D. purpurea* tot in de 20^e eeuw weten stand te houden en van Soest ([1923](#)) beschouwde deze populaties als oorspronkelijk inheems. Dergelijke lokale populaties zouden (mede) de oorsprong kunnen zijn geweest van de huidige *Digitalis*-populatie op de Veluwe.

Aan het einde van 19^e en het begin van de 20^e eeuw werd een nieuw houtteeltsysteem ingevoerd, het hooghoutstelsel ([Mohren et al. 2010](#)). De directe aanleiding hiervoor was de totale ineenstorting van de plaggenlandbouw door de sterk teruggelopen opbrengsten uit de schapenteelt, in combinatie met de ontwikkeling en het beschikbaar komen van anorganische synthetische meststoffen. De heide kwam braak te liggen en kwam vrij voor nieuwe exploitatievormen, en door de toegenomen behoefte aan mijnhout leidde dit tot de aanplant van nieuwe bossen op de economisch onrendabel geworden heide. In het (toen) nieuwe bosbouwsysteem werden vooral naaldbomen (vooral *Pinus sylvestris* L.) aangeplant die in gelijkjarige opstanden geteeld werden tot ze (economisch) uitgegroeid waren en perceelsgewijze oogst door kaalkap kon plaatsvinden. Niet alleen voor *D. purpurea* effende dit de weg: het is aannemelijk dat pas na deze 'rationalisatie' van de bosbouw en de invoering van vlaktegewijze kap van naaldbossen in ons land grootschalig Epilobietea-gemeenschappen als zodanig tot ontwikkeling konden komen. Volgens Gehlken ([2025](#)) wordt velling van loofbomen, zelfs als het perceelsgewijs plaatsvindt, zelden gevolgd door de ontwikkeling van Epilobietea-gemeenschappen:

"Selbst nach Windwurf kommt es in Laubwäldern vor allem auf reichen Standorten nicht selten zu einer raschen Wiederbewaldung, bei der Schlagfluren bestenfalls angedeutet sind (s. z.B. [Dierschke 1988](#))".

In de eerste omlopen van het nieuwe naaldbos trad het Senecioni sylvatici-Epilobietum als kapvlaktegemeenschap op. *Digitalis purpurea* was nauwelijks aanwezig in het landschap en kon hier pas op grotere schaal optreden nadat meerdere generaties naaldbomen geleid hadden tot de voldoende dikke humuslaag van afgevallen naalden ([Gehlken & Wörster 2025](#)). Het Senecioni-Epilobietum en het Epilobio-Digitalietum zijn daarmee niet alleen vingervijzingen naar een gerationaliseerde bosbouw, maar ook een indicatie van verschillende successiestadia in de ontwikkeling van de (naald)bosbodem.

Als we nu de veel beschreven hoogtezone-voorkeur van *Digitalis purpurea* en het Epilobio-Digitalietum opnieuw tegen het licht houden, dan kunnen we concluderen dat deze voornamelijk werd veroorzaakt door het historische verschil in landgebruik tussen het laagland en de colliene-montane zone. Bossen, en vooral oude bossen, zijn de afgelopen eeuwen altijd schaars geweest in het 'zachte landschap' van de zandvlaktes (de uitdrukking komt van [Heinemann et al. 1986](#)) in vergelijking met het landschap van het heuvel- en bergland. Daar zijn grote delen van het landschap ongeschikt voor landbouw door de helling, de rotsachtige bodem en de beperkte toegankelijkheid; houtteelt was over grote oppervlaktes het enige mogelijke gebruik van de grond. In dit opzicht waren de mogelijkheden voor *D. purpurea* altijd al beter in de colliene en montane zones dan in de laaglandzone. Bovendien is het natuurlijke voorkomen van naaldbomen per definitie beperkt tot de montane zone, afgezien van de zeldzame extrazonale voorkomens in de colliene zone ([Ellenberg 1996](#), p. 113 e.v.), die op zijn minst ten dele beschouwd kunnen worden als refugia uit koudere periodes ([Pato et al. 2020](#)). Gezien de voorkeur voor naaldenstrooisel zal

D. purpurea daarom voornamelijk een montane plantensoort zijn geweest, die lange tijd zelfs zeldzaam was in de colliene zone. Dat wil zeggen: tot ongeveer 150 jaar geleden, toen coniferen ook op grote schaal werden geïntroduceerd in het lagergelegen heuvelland. Dit komt overeen met de opmerkingen van Philipp (1996, p. 326) over het voorkomen van de *D. purpurea* in het Zwarte Woud in Zuid-Duitsland:

"*Digitalis purpurea* dürfte sich im Schwarzwald in den letzten 150 Jahren ausgebreitet haben. Gmelin [...] und Spenner [...] haben einzelne Fundorte aufgeführt, an denen allerdings die Pflanze nicht selten war. Spenner weist auf einen Schwerpunkt des Vorkommens in den oberen Lagen hin. Die Verbreitungskarte von Eichler, Gradmann u. Meigen [...] zeigt Vorkommenslücken im mittleren Schwarzwald, die um 1950 jedoch nicht mehr den realen Verhältnissen entsprachen [...] Ursachen dieser Ausbreitung waren der verstärkte Anbau von Nadelholz und die Schaffung größerer Schlagflächen, vielleicht auch ein verstärkter Stickstoffeintrag."

Hoewel het optreden van *Digitalis purpurea* op de Veluwe mogelijk een ouder fenomeen is dan tot nu toe werd gedacht, kan het huidige massale voorkomen worden teruggevoerd op de introductie van de inmiddels weer grotendeels verlaten hooghoutteelt in de bosbouw, die gekarakteriseerd wordt door grote sparren- en dennenplantages en perceelsgewijze kaalkap. In 200 jaar werd *Digitalis* van een bergplant een soort die zich ook in het nieuwe landschap van de laagvlakte thuis voelt, als een vingervijzing naar het verdwijnende traditionele landgebruik en de grote sociaal-economische veranderingen die zich in het zandlandschap voltrokken. *Digitalis purpurea* volgde de naaldbomen die na verloop van tijd omstandigheden schiepen waarin de soort zich prima thuis voelt.

Inmiddels blijken de aangeplante naaldbomen steeds minder in staat gezonde opstanden te vormen in het laagland (bijvoorbeeld [Kamińska et al. 2021](#), [Krejza et al. 2021](#)), door oorzaken die ook weer het gevolg zijn van menselijk handelen. Zomerdroogte en verzuring verzwakken veel naaldboomsoorten, die daardoor gevoelig worden voor aantastingen, zoals de Letterzetter (*Ips typographus*) die zorgt voor het afsterven van hele percelen Fijnspar (*Picea abies* (L.) H.Karst). Wat dit betekent voor het voorkomen van *Digitalis purpurea* op de Veluwe en in Nederland is moeilijk te voorspellen. Zolang er naaldbomen zijn zal ook *Digitalis* zich wel weten te handhaven.

EEN PAAR AFSLUITENDE OPMERKINGEN

Het Epilobio-Digitalietum is in ons land niet alleen op de Veluwe te vinden. Volgens Haveman & de Ronde ([2025](#)) zijn er in de Landelijke Vegetatiedatabank opnamen van de associatie opgenomen uit Groningen, Drenthe, Overijssel, de Achterhoek in Gelderland en uit Limburg, en waarschijnlijk zijn ook in Friesland, Utrecht en Noord-Brabant wel kapvlaktes met *Digitalis purpurea* te vinden. De opnames van de Veluwe wijken af van de vegetatieopnames uit de rest van het land door de zeldzaamheid van *Chamaenerion angustifolium*, *Senecio sylvaticus* en *Rubus idaeus*. Dit is het gevolg van de hoge begrazingsdruk op de Veluwe van roodwild, waardoor ook de verjonging en ontwikkeling van het bos sterk geremd wordt ([den Ouden et al. 2026](#)). Daarnaast heeft de begrazing echter ook een effect op de overlevingsduur van het Veluwe Epilobio-Digitalietum. Op onbegraasde kapvlaktes wordt de associatie binnen enkele jaren opgevolgd door braamstruwelen die tot de Lonicero-Rubetea plicati gerekend worden, of, op betere bodems op bosrelictstandplaatsen ook wel tot het Athyrio-Rubion idaei. De hoge begrazingsdruk op de Veluwe remt echter ook deze successie richting braamstruwelen. *Digitalis purpurea* wordt vanwege de giftigheid niet gegeten en hierdoor blijft de vingervijzing veel langer in stand dan op



Fig. 6. Epilobio-Digitalietum typicum op een smalle kapvlakte van naaldbomen in het Staatsdomein op de Veluwe (Gelderland). Opvallend is de rijkdom aan kleurschakeringen in de bloeiwijzes van *Digitalis purpurea* L. (Vingerhoedskruid), van purper-roze tot wit. De aanwezigheid van witte en lichtroze bloemen wordt waarschijnlijk veroorzaakt doordat de populatie hier lang standhoudt door de geremde successie, een gevolg van de hoge begrazingsdruk. Foto: Rense Haveman.

plaatsen zonder of met veel minder begrazing (Haveman & de Ronde 2025). Ook dit maakt dat *D. purpurea* op de Veluwe overal lijkt te groeien.

Het optreden van witte en lichtroze bloemen bij *Digitalis purpurea* (Fig. 6) wordt wel toegeschreven aan de herkomst uit tuinen (Weeda et al. 1988), maar het veelvuldig voorkomen lichtbloeiende planten op de Veluwe is waarschijnlijk eveneens in verband te brengen met de hoge begrazingsdruk. Volgens Ernst (1987) houdt de verhouding van lichtroze en witte bloemen versus purperroze bloemen in lokale populaties verband met de geringere zaadproductie, een uitgestelde kieming, een hogere vocht- en nutriëntenbehoefte en de verminderde mogelijkheid van de planten met lichte bloemen om de bladeren in schaduwomstandigheden te richten naar het licht. Door de uitgestelde kieming treden ze pas na verloop van jaren op, maar door de snelle successie op kapvlaktes, waarin doorgaans al na twee jaar bramen beginnen te domineren en ze ook nog minder in staat zijn de groei bij te houden, kunnen ze in de snel in aantal afnemende lokale populatie niet of nauwelijks uitgroeien tot bloeiende planten. In de efemere populaties uit Zuid-Limburg en de Eifel, het Sauerland en het Teutburger Woud in Duitsland die Ernst (1987) onderzocht, kwamen bijna uitsluitend planten met purperroze bloemen voor. In een experimentele populatie die gevolgd werd van 1973 tot 1983, afkomstig van zaden van een purperbloeiende wilde populatie, nam het percentage lichtbloeiende planten echter langzaam toe. Door de vrijwel afwezige concurrentie in deze tuinpopulatie kwamen ook de planten met uitgestelde kieming en een lage concurrentiekracht tot bloei. In dit licht is het begrijpelijk dat de populaties op de

Veluwe, die zich onder invloed van begrazing veel langer weten te handhaven dan in onbegraasde situaties, een veel hoger percentage lichte bloemen hebben.

Het verhaal van *Digitalis purpurea* op de Veluwe laat zien dat veranderingen in levensgemeenschappen veroorzaakt kunnen worden door oorzaken die in een ver(der) verleden liggen en die niet meteen voor de hand liggen. Door het 'uitgestelde effect' (zie bijvoorbeeld Biró et al. 2026) blijven ze bij oppervlakkige beschouwing gemakkelijk buiten beeld. Ook Gehlken & Wörster (2025) wijzen hierop in verband met de uitbreiding van *D. purpurea* en het Epilobio-Digitalietum op de Lüneburger Heide. In het huidige natuuronderzoek is vooral veel aandacht voor stikstofdepositie en de effecten van klimaatverandering en maar weinig lijkt beseft te worden dat verschuivingen tussen soorten vaak hun oorsprong vinden in veranderingen in landgebruik, veranderingen die ook in een ver verleden kunnen liggen. Daarbij moet rekening gehouden worden met een domino-effect (Kehoe et al. 2021 spreken van een cascade-effect): door uitgestelde veranderingen in plantengemeenschappen zullen ook uitgestelde veranderingen in de rest van de levensgemeenschap plaatsvinden, bijvoorbeeld in de insectenpopulaties. De negatieve kant van deze uitgestelde reactie van de levensgemeenschap op veranderende omstandigheden is bekend geworden onder de term 'extinction debt' (zie onder anderen Gargiulo et al. 2025, Piessens & Hermy 2006, Tilman et al. 1994), maar zoals we hebben laten zien in dit artikel zijn er ook soorten die toe kunnen nemen als gevolg van veranderingen in het systeem. Geen 'uitsterf-schuld' dus, maar 'verander-schuld'. Dit brengt ons terug bij de inleidende

woorden over de methode (Kader 1): de vegetatie is de synthetische uitdrukking van alle werkzame factoren. Alle factoren, dus ook de historie. Ecologische studies die hiervan geen rekenschap geven, vertellen maar een deel van het verhaal. Vaak is dit het deel dat gemakkelijk te meten en te tellen is, terwijl de diepere oorzaken van de veranderingen buiten zicht blijven. Behoud van de biodiversiteit is echter niet gebaat bij een versimpeling van de oorzaken die leiden tot veranderingen en verschuivingen, maar vraagt om een zorgvuldige afweging van mogelijke bepalende factoren. In dit artikel hebben we ook willen laten zien hoe de plantensociologie daarbij behulpzaam kan zijn. Het is een manier van kijken die de gedachten op een ander spoor kan zetten en bredere verbanden probeert te vinden. Een plantensociologie die niet stopt bij het labeltjes plakken, maar een duidende plantensociologie die volledig gericht is op het verstaan van de factoren die leiden tot verschillen en veranderingen in de vegetatie.

CONCLUSIE

De plantensociologische analyse van de groeiplaatsen van *Digitalis purpurea* op de Veluwe toont aan dat het collienmontane Epilobio-Digitalietum zich heeft uitgebreid tot in de Noordwest-Europese laagvlakte. Uit de plantensociologische literatuur is af te leiden dat deze associatie bevorderd is door veranderde bosbouwmethoden vanaf het einde van de 19^e eeuw, waarbij heides, hakhout en malebossen plaats maakten voor naaldbossen die als hooghout geëxploiteerd werden. Het massale optreden van *Digitalis purpurea* is daarmee een opvallende vingervijzing naar de veranderingen die gedurende de laatste anderhalve eeuw in de bosbouw plaatsvonden.

Dankwoord – We danken Eddy Weeda voor twee artikelen over *Digitalis purpurea* die hij ons stuurde naar aanleiding van ons artikel over dit onderwerp in het Notizbuch.

LITERATUUR

- Berger PL, Kellner H. 1981. Sociology reinterpreted. An essay on method and vocation. Anchor Press/Doubleday Garden City, New York.
- Bijlsma RJ. 2004. Verbraming: oorzaken en ecologische plaats. *Levende Natuur* 105: 138–144.
- Bijlsma RJ, Haveman R, Reutelingsperger L. 2023. Bramenland Nederland. Soortenrijkdom en natuurwaarde. Driebergen: OBN-deskundigenteam Droog Zandlandschap/Vereniging van Bos- en Natuureigenaren.
- Biró M, Öllerer K, Molnár K, Türke IJ, Horváth D, Juhász-Kocsis M, Babai D, Molnár Z. 2026. Delayed effects of indirect drivers behind changing habitat management in Central Europe. *J. Ethnobiol. Ethnomed.*: 18. (<https://doi.org/10.1186/s13002-025-00835-8>).
- Bormann FH, Likens GE. 1994. Pattern and Process in a Forested Ecosystem. Disturbance, Development and the Steady State Based on the Hubbard Brook Ecosystem Study. Springer, New York.
- de Foucault B, Catteau E. 2015. Contribution au Prodrome des végétations de France: les Epilobietea angustifolii Tüxen et Preising in Tüxen 1950. *J. Bot. Soc. Bot. France* 70: 1–26.
- de Rijk JH. 1990. Vergeten Veluwe malebossen. *Ned. Bosbouwijdschr.* 62: 68–77.
- de Waal R, Bijlsma RJ, Dijkman E, van der Werff M. 2001. Stekelvaren-dominantie in bossen op arme bodems. *Levende Natuur* 102: 118–122.
- den Held JJ, den Held AJ. 1973. Beknopte handleiding voor vegetatiekundig onderzoek. Wetensch. Meded. Kon. Ned. Natuurhist. Ver. 97: 1–42.
- den Ouden J, Jansen PA, Krul L, Visser-Winterink A, Leidekker J. 2026. Ungulate browsing blocks restoration of coniferous European Sand Belt forests into a broadleaved state. *Forest Ecol. Managem.* 606: 123558. (<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2026.123558>).
- Dierschke H. 1988. Pflanzensoziologische und ökologische Untersuchungen in Wäldern Süd-Niedersachsens. IV. Vegetationsentwicklung auf langfristigen Dauerflächen von Buchenwald-Kahlschlägen. *Tuexenia* 8: 307–326.
- Dierschke H, Hülbusch KH, Tüxen R. 1973. Eschen-Erlen-Quellwälder am Südwestrand der Bückeberge bei Bad Eilsen, zugleich ein Beitrag zur örtlichen pflanzensoziologischen Arbeitsweise. *Mitt. Florist.-Soziol. Arbeitsgem.* 15–16: 153–164.
- Dierssen K. 1971. Die *Corydalis claviculata*-Epilobium angustifolium-Ass. im Deister. *Natur & Heimat (Münster)* 31: 103–104.
- Dilthey W. 1883. Einleitung in die Geisteswissenschaften. Duncker & Humblot, Leipzig.
- Ellenberg H. 1996. Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen in ökologischer, dynamischer und historischer Sicht. Eugen Ulmer, Stuttgart.
- Ernst WHO. 1987. Scarcity of flower colour polymorphism in field populations of *Digitalis purpurea* L. *Flora* 179: 231–239.
- Fleiß J. 2010. Paul Lazarsfelds typologische Methode und die Grounded Theory. Generierung und Qualität von Typologien. *Österr. Z. Soziol.* 35: 3–18. (<https://doi.org/10.1007/s11614-010-0060-1>).
- FLORON. 2015. *Digitalis purpurea* L. Vingerhoedskruid. Online verspreidingsatlas planten. www.verspreidingsatlas.nl/0406, geraadpleegd in januari 2026.
- Gargiulo R, Budde KB, Heuertz M. 2025. Mind the lag: understanding genetic extinction debt for conservation. *Trends Ecol. Evol.* 40: 228–237. (<https://doi.org/10.1016/j.tree.2024.10.008>).
- Gehsthem A, Descubes-Gouilly C. 1977. Phytosociologie de *Digitalis purpurea* L. en Limousin (France). *Doc. Phytosoc.* 1: 127–133.
- Gehlken B. 2000. Klassenlotterte. Die Pflanzensoziologie zwischen Vegetationskundigkeit, Formalismus und Technokratie. *Notizb. Kasseler Schule* 55: 259–346.
- Gehlken B. 2025. Beitrag zur Kenntnis der Fingerhut-Schlagfluren des Digitalis purpureae-Epilobietum angustifolii Schwick. 1944. *Notizb. Kasseler Schule* 97: 113–147.
- Gehlken B, Hülbusch KH, Klauck EJ. 2006. Von der Geest zur Geest. Vegetationskundige Streifzüge durch Nordwestdeutschland. *Notizb. Kasseler Schule* 68: 65–144.
- Gehlken B, Wörster J. 2025. Kurze Mitteilung zum Vorkommen des Roten Fingerhutes (*Digitalis purpurea*) in der Lüneburger Heide. *Notizb. Kasseler Schule* 97: 181–190.
- Hard G. 1995. Spuren und Spurenleser. Zur Theorie und Ästhetik des Spurenlesens in der Vegetation und anderswo. *Osnabrücker Studien zur Geographie. Vol. 16*. Universitätsverlag Rasch, Osnabrück.
- Haveman R, de Ronde I. 2021. Eten is weten. Over plantensociologie, vegetatiekunde en kundig weten. *Stratiotes* 57: 16–39.
- Haveman R, de Ronde I. 2025. Das Epilobio angustifolii-Digitalietum purpureae Schwick. 1944 in der Veluwe, Niederlande. *Notizb. Kasseler Schule* 97: 149–179.
- Haveman R, de Ronde I, Hommel PJFM, Schaminée JHJ. 2017. Galio-Urticetea. *Stratiotes* 50–51: 92–97.
- Haveman R, Weeda EJ. 2009. Vijlenerbossen: colliene zomen, mantels en bosruigten. In: van Dort KW, Haveman R, Janssen JAM (red). Excursieverslagen 2005: 73–80. Plantensociologische Kring Nederland, Wageningen.
- Heinemann G, Hülbusch K., Kuttelwascher P. 1986. Naturschutz durch Landnutzung, Die Pflanzengesellschaften in der Wümmeniederung im Leher Feld am nördlichen Stadtrand Bremens. *Urbs et Regio* 40: 1–216.
- Hennekens SM. 2018. *TurbovegSD v1.3*. [Handleiding voor TurbovegSD v1.3, digitale uitgave].
- Hennekens SM, Schaminée JHJ. 2001. TURBOVEG, a comprehensive data base management system for vegetation data. *J. Veg. Sci.* 12: 589–591.
- Hilbig W, Wagner W. 1990. Übersicht über die Pflanzengesellschaften des südlichen Teiles der DDR. XVI. Die Kahlschlagvegetation - Epilobietea. *Hercynia* 27: 387–397.
- Hommel P, Bijlsma RJ, Jansman H, den Ouden J, Schaminée JHJ, de Waal R, de Vries MW. 2018. Karakterisering, uitbreiding en herstel kwaliteit van Veldbies-Beukenbossen. Vereniging van Bos- en Natuureigenaren, Driebergen.
- Hülbusch KH, Tüxen R. 1968. *Corydalis claviculata*-Epilobium angustifolium-Ass. *Mitt. Florist.-Soziol. Arbeitsgem.* 13: 224–225.
- Kamińska A, Lisiewicz M, Kraszewski B, Stereńczak K. 2021. Mass outbreaks and factors related to the spatial dynamics of spruce bark beetle (*Ips typographus*) dieback considering diverse management regimes in the Białowieża forest. *Forest Ecol. Managem.* 498: 1195530. (<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2021.119530>).
- Kehoe R, Frago E, Sanders D. 2021. Cascading extinctions as a hidden driver of insect decline. *Ecol. Entomol.* 46: 743–756. (<https://doi.org/10.1111/een.12985>).
- Kelly AE, Goulden ML. 2008. Rapid shifts in plant distribution with recent climate change. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 105: 11823–11826. (<https://doi.org/10.1073/pnas.0802891105>).
- Krejza J, Cienciala E, Světlík J, Bellan M, Noyer E, Horáček P, Štěpánek P, Marek MV. 2021. Evidence of climate-induced stress of Norway spruce

- along elevation gradient preceding the current dieback in Central Europe. *Trees* 35: 103–119. (<https://doi.org/10.1007/s00468-020-02022-6>).
- McKinney JC. 1966. *Constructive typology and social theory*. Appleton-Century-Crofts, New York.
- Mohren F, Muys B, van der Aa B, Verheyen. 2010. Hooghout. In: den Ouden J, Muys B, Mohren F, Verheyen K (red), *Bosecologie en bosbeheer*: 325–340. Acco, Leuven / Den Haag.
- Mucina L. 1993. *Epilobietea angustifolii*. In: Mucina L, Grabherr G, Ellmauer T (red). *Die Pflanzengesellschaften Österreichs. Teil I. Anthropogene Vegetation*. Vol. I: 252–270. Gustav Fischer Verlag, Jena / Stuttgart / New York.
- Neuhäuslová Z, Härtel H. 2001. *Digitalis purpureae-Epilobietum* in the Czech Republic. *Polish Bot. J.* 46: 211–218.
- Oberdorfer E. 1978. *Süddeutsche Pflanzengesellschaften*, Ed. 2.2. Gustav Fischer Verlag, Jena.
- Pato ZA, Standovar T, Gałka M, Jakab G, Molnar M, Szomorad F, Magyari E. 2020. Exposure matters: Forest dynamics reveal an early Holocene conifer refugium on a north facing slope in Central Europe. *Holocene* 30: 1833–1848. (<https://doi.org/10.1177/0959683620950452>).
- Philippi G 1996. *Scrophulariaceae*. In: Sebald O, Seybold S, Philippi G, Wörz A (red.). *Die Farn- und Blütenpflanzen Baden-Württembergs*. Band 5: *Spezieller Teil (Spermatophyta, Unterklasse Asteridae). Buddlejaceae bis Caprifoliaceae*: 255–358. Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart.
- Piessens K, Hemy M. 2006. Does the heathland flora in north-western Belgium show an extinction debt? *Biol. Conservation* 132: 382–394. (<https://doi.org/10.1016/j.biocon.2006.04.032>).
- Preisig E, Vahle H-C. 1996. *Epilobietea angustifolii* Tx. et Prsg. in Tx. 1950. *Weidenröschen-Waldlichtungsfuren*. In: Preisig E, Vahle H-C, Brandes D, Hofmeister H, Tüxen J, Weber HE (red). *Die Pflanzengesellschaften Niedersachsens - Bestandsentwicklung, Gefährdung und Schutzprobleme. Ruderale Staudenfluren und Saumgesellschaften*. Vol. 20(4): 19–29. Niedersächsisches Landesamt für Ökologie, Naturschutz, Hannover.
- Reichgelt TJ. 1960. Over enige met graszaden in parken en buitenplaatsen ingevoerde planten. *Correspondentiebl. Dienste Florist. Veg.-Onderz. Ned.* 15: 161–163.
- Ronse A, Leten M. 2011. Wood lawn neophytes: historical park relics. *Scripta Bot. Belg.* 47: 113–121.
- Rumpf SB, Hülber K, Klonner G, Moser D, Schütz M, Wessely J, Willner W, Zimmermann NE, Dullinger S. 2018. Range dynamics of mountain plants decrease with elevation. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 115: 1848–1853. (<https://doi.org/10.1073/pnas.1713936115>).
- Schaminée JHJ, Hennekens SM, Ozinga WA. 2012. The Dutch National Vegetation Database. *Biodivers. & Ecol.* 4: 201–210. (<https://doi.org/10.7809/b-e.00077>).
- Schwickerath M. 1944. *Das Hohe Venn und seine Randgebiete. Vegetation, Boden und Landschaft. Pflanzensoziologie. Eine Reihe vegetationskundlicher Gebietsmonographien*. Vol. 6. Gustav Fischer, Jena.
- Swertz CA, Weeda EJ, Stortelder AHF. 1999. *Epilobietea angustifolii*. In: Stortelder AHF, Schaminée JHJ, Hommel PWFM (red). *De vegetatie van Nederland*. Deel 5. Plantengemeenschappen van ruigten, struwelen en bossen: 73–88. Opulus Press, Uppsala / Leiden.
- Tichý L. 2002. JUICE, software for vegetation classification. *J. Veg. Sci.* 13: 451–453. (<https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2002.tb02069.x>).
- Tilman D, May RM, Lehman CL, Nowak MA. 1994. Habitat destruction and the extinction debt. *Nature* 371: 65–66. (<https://doi.org/10.1038/371065a0>).
- Tüxen R. 1950. Grundriß einer Systematik der nitrophilen Unkrautgesellschaften in der Eurosibirischen Region Europas. *Mitt. Florist.-Soziol. Arbeitsgem.* 2: 94–175.
- Tüxen R. 1970a. Zur Syntaxonomie de europäischen Wirtschafts-Grünlandes (Wiesen, Weiden, Tritt- und Flutrasen). *Ber. Naturhist. Ges. Hannover* 114: 77–85.
- Tüxen, R. 1970b. *Pflanzensoziologie als synthetische Wissenschaft*. Misc. Pap. Landbouwhoogeschool 5: 141–157.
- van der Ploeg DTE. 1984. Over de status van *Digitalis purpurea* L. in een deel van oostelijk Friesland. *Gorteria* 12: 104–107.
- van Soest JL. 1923. *Digitalis purpurea* L. (Vingerhoedskruid). *Natura* 1923: 54–58.
- Vlieger J. 1937. *De plantensociologische boskartering van het landgoed Oranje Nassau's Oord bij Wageningen*. Studentenscriptie Landbouwhogeschool Wageningen, Wageningen.
- Vogels J, Nijssen M, Esselink H. 2007. *Begrazing in het Kraansvlak; effecten op de entomofauna. Nulmeting 2004–2005*. Stichting Bargerveen, Nijmegen.
- von Humboldt A. 1805. *Essai sur la géographie des plantes*. Schoell & Co., Paris.
- Vuyck L. 1904. *Prodromus Florae Batavae*, ed. 2, I(3). MacDonald, Nijmegen.
- Weber M. 1904. Die 'Objektivität' sozialwissenschaftlicher und sozialpolitischer Erkenntnis. *Archiv für Sozialwissenschaft und Sozialpolitik* 19: 22–87.
- Weeda EJ, Schaminée JHJ, van Duuren L. 2005. *Atlas van Plantengemeenschappen in Nederland*. 4. Bossen, struwelen en ruigten. KNNV Uitgeverij, Utrecht.
- Weeda EJ, Westra R, Westra C, Westra T. 1988. *Nederlandse Oecologische Flora. Wilde planten en hun relaties* 3. IVN / VARA / VEWIN, Utrecht.
- Westhoff, V, den Held AJ. 1969. *Plantengemeenschappen in Nederland*. N.V. W.J. Thieme & Cie., Zutphen.
- Westhoff V, Schaminée JHJ, Stortelder AHF. 1995. De analytische fase van het vegetatieonderzoek. In: Schaminée JHJ, Stortelder AHF, Westhoff V (red). *De vegetatie van Nederland*. Deel 1. Inleiding tot de plantensociologie – grondslagen, methoden en toepassingen: 63–80. Opulus Press, Uppsala / Leiden.