

4. Gaevskaya, N. S., 1969. The role of higher aquatic plants in the nutrition of the animals of freshwater basins. Transl. ed. by K. H. Mann. Publ. by National Lending Library for Science and Technology. Boston Spa., England. Vol. 1, 2 en 3. 629 pp.
5. Heine, M., 1977. De oecologie van de Muskusrat, *Ondatra zibethicus* (L.). Scriptie no. 4. Laboratorium voor Aquatische Oecologie, Katholieke Universiteit Nijmegen. 96 pp.
6. Hoffmann, M., 1958. Die Bisamratte. Leipzig. 267 pp.
7. Kluyver, H.N., 1937. De Bisamrat. Verslagen en Mededelingen van de Plantenziektkundige Dienst te Wageningen, 85: 1-32.
8. Koersveld, E. van, 1953. De Muskusrat, *Ondatra zibethica* L., in Nederland en zijn bestrijding. Jaarboek 1951-1952, Plantenziektkundige Dienst Wageningen: 229-249.
9. Mallach, N., 1970. Der Bisam als Seerosen-Schädling. Gesunde Pflanzen, 22: 142-145.

Over het terrestrisch voorkomen van *Dicranoweisia cirrata* op de Waddeneilanden

W. V. RUBERS

Enige tijd geleden werd in dit tijdschrift een terrestrische vondst van Vlieland gerapporteerd van het bladmos *Dicranoweisia cirrata* Lindb. dat in Nederland als overwegend epifytisch bekend staat (36). Zoals uit het onderstaande moge blijken is een dergelijk voorkomen op Vlieland en nog twee andere Waddeneilanden reeds langere tijd bekend en ook gedocumenteerd. Een algeheel beeld over de verbreiding en betekenis van dit verschijnsel ontbreekt echter nog en misschien is dit een goede aanleiding om een aantal verspreid in literatuur en herbaria voorkomende gegevens eens bij elkaar te zetten en te zien welke conclusies we hieruit kunnen trekken.

In de buitenlandse literatuur ben ik geen vermelding van terrestrische groeiplaatsen van *Dicranoweisia cirrata* (fig. 1, verder als *Dicranoweisia* aangeduid) tegengekomen. Noch in de Westeuropese mosflora's noch in plantensociologische publikaties wordt het verschijnsel vermeld. Toch lijkt het vooralsog onwaarschijnlijk dat het tot Nederland beperkt is. Vooral in Britse, Deense en Noordwest-Duitse kustgebieden is het wel te

verwachten.

Daarentegen heeft het terrestrisch voorkomen van doorgaans epifytische lichenen in kustgebieden reeds in het begin van deze eeuw de aandacht van enkele onderzoekers getrokken. Bouly de Lesdain (10; 11) en Massart (30) noemen in totaal 9 soorten die zij vonden in de duinen van België (Hoogen Blikker bij Coxyde) en Noord-Frankrijk (Bray-Dunes en Ghyvelde). Daarna werd het ook vermeld van Noord-Duitse en Engelse kustgebieden (18; 23; 34) en zelfs uit Noorwegen (20). In Nederland werd het verschijnsel vooral beschreven van Terschelling (32; 39; 48). In (29) en (49) zijn er enkele uitstekende foto's van afgebeeld. Een opmerkelijke recente vondst is die van een tiental soorten „epifytische” lichenen op de Middelplassen in het Veerse Meer (25).

Behalve met lichenen is er nog een parallel met het levermos *Frullania tamarisci*. Deze soort groeit op de grond op enkele plaatsen in de duinen van Texel (29) en is verder in Nederland slechts epifytisch waargenomen. Zelf vond ik in de duinen aan de oostkust van Ierland bij Arclow

een groeiplaats waar *Frullania tamarisci* vele tientallen vierkante meters bedekte op steile noordhellinkjes met o.a. het in Nederland altijd epifytische levermos *Metzgeria furcata*. Van *Frullania tamarisci* is het echter wel bekend dat ze, zij het zeer zelden, op de grond kan groeien, bv. in kalkgrasland (28) en in de heide (13). De oecologie van deze soort is dus iets anders en we zullen er hier ook niet verder op ingaan.

Vindplaatsen aan de kust

Het terrestrische voorkomen van *Dicranoweisia* is in het Nederlandse kustgebied het meest waargenomen op de Waddeneilanden. De eerste vondst is van de Berkenvallei op Terschelling in 1965 door H. C. van der Meulen. Sommige polletjes waren al 5 cm in doorsnee, dus moeten al enkele jaren oud zijn geweest. Getuige het talrijke herbariummateriaal in Utrecht werd in de daarop volgende jaren nog een groot aantal groeiplaatsen in de duinen van Terschelling gevonden, de meeste ten oosten van Hoorn, maar ook op het westelijk gedeelte van het eiland (43). Plaatselijk is *Dicranoweisia* er nu algemeen en aangezien Westhoff (48) de soort niet aantrof tijdens zijn intensieve veldonderzoek mogen we aan-

het westelijk gedeelte van het eiland (43). Plaatselijk is *Dicranoweisia* algemeen en aangezien Westhoff de soort niet aantrof tijdens zijn intensieve veldonderzoek mogen we aan-

nd is *Dicranoweisia* een der al-
epifyten en heeft zij als zo-
brede oecologische amplitudo
roeit voornamelijk op loof-

bied is in de binnenduinen van „Het Zeepe” bij Haamstede op Schouwen, ontdekt in 1968.

Geografische verspreiding

Het areaal van *Dicranoweisia* strekt zich uit van Zuid-Skandinavië tot langs de Middellandse Zee en de Canarische Eilanden. De oostgrens in Europa gaat via Polen, Roemenië en de Kaukasus naar Turkije. Binnen dit gebied komt de soort echter niet voor in enkele delen van Midden-Europa en in de meest droge streken van de Balkan, Italië en Spanje. Verder zijn er opgaven uit Aziatisch Rusland, Australië en Noord-Amerika. Het areaal in Europa wordt door verschillende auteurs betiteld als subatlantisch (2), suboceanisch (16), „eu-oceanique collinéenne” (3) en atlantisch (5). Het areaal is echter moeilijk in dergelijke termen te vervangen, daar iedere aanduiding slechts in een gedeelte van het verspreidingsgebied opgaat. Het hoofdkwartier van *Dicranoweisia* ligt weliswaar in het kustgebied van het vaste land van Noordwest-Europa maar de soort is te algemeen in het Mediterrane gebied en te zeldzaam in een Atlantisch gebied als Ierland om er enige kwalificatie aan te kunnen geven. Interessant is dat de oecologie

het vaste land van Noordwest-Europa maar de soort is te algemeen in het Mediterrane gebied en te zeldzaam in een Atlantisch gebied als Ierland om er enige kwalificatie aan te kunnen geven. Interessant is dat de oecologie

den nog vindplaatsen vastgesteld op Vlieland (in het Kooiplekslid in 1967 en in Oost-Vlieland (36) in 1975), Schiermonnikoog (mond. med. H. J. During) en Texel (excursie Bryologische Werkgroep 1976). De tot nog toe enige bekende kuststandplaats buiten het Waddenge-

ook op
eiland
er nu a
(48) de
tensieve
namen
naamste st

Op bomen
In Nederla
gemeente
danig een
(6). Zij g

bomen met zure tot neutrale schors en ondervindt geen nadeel van een geringe mate van luchtverontreiniging (fig. 2). Experimenteel kon deze resistentie aangetoond worden met behulp van zg. begassingsproeven met SO_2 (42). Vooral onder relatief droge omstandigheden is de resistentie aanmerkelijk hoger dan bijvoorbeeld bij *Hypnum cupressiforme*. In

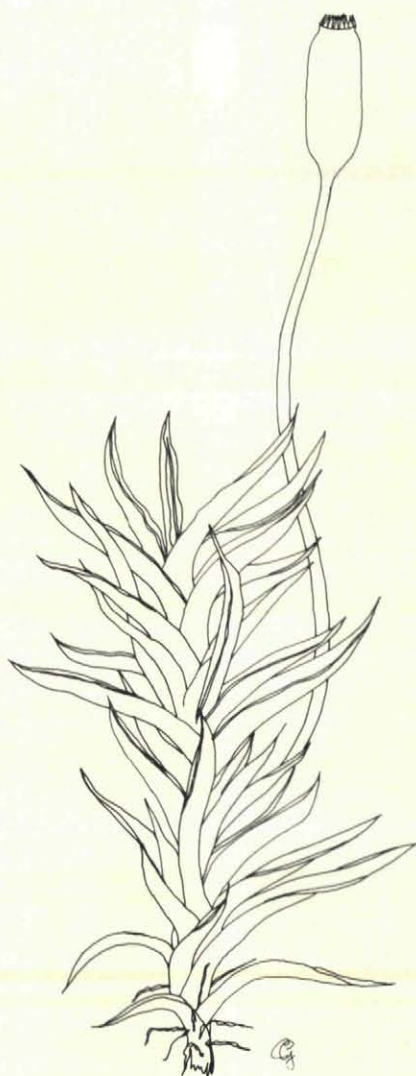


Fig. 1. Het bladmos *Dicranoweisia cirrata*, met kapsel.

verscheidene landen is in de buurt van steden zelfs een zekere uitbreiding geconstateerd. De beste verklaring hiervoor lijkt te zijn dat het regenwater dat langs de schors loopt verontreinigende stoffen bevat, waardoor het mossensubstraat steeds meer verzuurt en voor een aantal andere soorten ongeschikt wordt. *Dicranoweisia* is normaal zeer gevoelig voor concurrentie en kan nu gebruik maken van de opgevallen plaatsen om zich uit te breiden. Dit verschijnsel is echter niet direct in verband te brengen met de terrestrische groeiplaatsen op Terschelling, hoewel ook hier het regenwater in de loop der jaren zuurder geworden is (45). *Dicranoweisia* groeit hier namelijk in van nature concurrentie-arme vegetatietypen die hier reeds lang voorkomen. Zij zou er zich dan ook al eerder gevestigd kunnen hebben, net als de epifytische lichenen.

Rieten daken

Ook op rieten daken in Nederland is *Dicranoweisia* een der algemeenste mossen (fig. 3). De begroeiing van een rieten dak is door de relatief eenvoudige oecologische structuur een welhaast ideale experimentele situatie en de studie hiervan levert een schat aan autoecologische gegevens op. De successie kan vrijwel altijd achterhaald worden doordat de ouderdom van het dak steeds exact bekend is. Volgens Frahm (19) komt *Dicranoweisia* optimaal voor in een stadium nadat het dak pioniervegetaties gehad heeft van eerst algen en korstvormige lichenen en daarna *Cladonia*'s. De ouderdom van het dak ligt dan tussen de 15 en 35 jaar. Bij de op het zuiden gerichte zijde gaat de ontwikkeling daarna niet meer verder. Het substraat heeft in dit stadium een pH tussen 5,0 en 6,5 en bevat veel humuszuren. Daarnaast is riet sterk kiezel-

houdend en SiO_2 kan 80% van de gloeirest uitmaken.

Dakmossen onderscheiden zich door hun grote droogteresistentie, die noodzakelijk is daar ze veel aan sterke straling en wind blootgesteld zijn. Uit de eigenschappen van substraat en microklimaat blijkt een grote overeenkomst met enerzijds epifytische vegetaties en anderzijds met vegetaties op rotsblokken en anderstenig substraat (= epilithisch). Rietendaken kunnen als een soort tussensituatie beschouwd worden. Dit brengt ons bij de volgende belangrijke habitat van *Dicranoweisia*, nl.:

Rotsblokken en muren

In vrijwel alle landen waar *Dicranoweisia* voorkomt, wordt zij ook op steen gevonden. Meestal betreffen dit rotsblokken in het bos (fig. 4) maar soms liggen deze op wind- en zongeëxponeerde plaatsen. In Nederland en Noord-Duitsland is *Dicranoweisia* het algemeenste mos dat op hunebedden voorkomt (22; 24), zowel binnen als buiten de invloedssfeer van het bos. Ook is zij gevonden op aangevoerde zandsteenblokken op de Veluwe (27). Mogelijk is ze ook hier of daar op oude grafzerken te vinden, maar verder ontbreekt het in Nederland aan natuurlijk kalkarm gesteente.

Er zijn ook enkele vermeldingen van vondsten op kunstmatig gesteente, zoals bakstenen muren: Leiden (4), Apeldoorn (44), en daken: Ootmarsum (1), Knolendam (31). De betrekkelijke zeldzaamheid hiervan hangt waarschijnlijk samen met het feit dat er een bepaald, wankel evenwicht noodzakelijk is tussen enerzijds de humusaccumulatie, die toeneemt bij hogere ouderdom van de muur, en anderzijds een niet te hoge stofophoping, die ook toeneemt in de loop der tijd en



Fig. 2. *Dicranoweisia cirrata* op stam van Grauwe abeel. Culemborg.

het basengehalte verhoogt. Slechts in uitzonderingssituaties zal de juiste dosering van beide plaats vinden.

Over de epilithische mosgezelschappen waar *Dicranoweisia* in voorkomt, vinden we gegevens bij Von Hübschmann (21). Ze wordt hier genoemd als begeleidende soort van het Hedwigietum medio-europaeum. Dit is een gezelschap van droge, steile naar het zuiden en zuidwesten gerichte rotswanden en steenblokken van silicaatgesteenten. Volgens Von Hübschmann komt het in fragmentarische vorm voor op hunebedden van de Lüneburger Heide en gezien de oecologie en soortensamenstelling is er ongetwijfeld bij onze Nederlandse hunebedden sprake van dezelfde gezelschapsfragmenten. *Dicranoweisia* heeft hier echter een hogere

oping, dezelfde gezelschapsfragmenten. *Dicranoweisia* heeft hier echter een hogere

tijdens een niet te hoge stofopbouw die ook toeneemt in de loop der

- weisia* en een andere epifyt, nl. *Dicranum fuscescens*, van een boomstammetje afgevallen waren en op de grond verder groeiden. Dit geval is dus vrijwel analoog aan het voorgaande.
- 3) In de Mossentabel (28) wordt vermeld: „zelden op dichte turfachtige bosbodem”. Naar de schrijver mij meedeelde, heeft dit betrekking op een beukenbos aan de Molenweg bij Wageningen. In 1968 trof ook ik hier enkele kussentjes van *Dicranoweisia* op de grond aan. Door het wegwaaien van afgevallen blad en grof strooisel is plaatselijk een oppervlaktelaagje ontstaan van voornamelijk fijne amorfe humus vermengd met zand. Er komen hier ook nog enkele andere epifyten terrestrisch voor.
 - 4) Barkman (7 en in 50) vermeldt het voorkomen onder Jeneverbesstruiken. *Dicranoweisia* groeit hier in het midden van de struik, evenals een aantal soorten van zowel zure voedselarme milieus (*Plagiothecium laetum*, *P. curvifolium*) als soorten van meer voedselrijke standplaatsen (*Atrichum undulatum*, *Eurhynchium striatum*, *Brachythecium rutabulum*). Het substraat bestaat uit een dik pak naaldenstrooisel. Misschien is het van belang hierbij te vermelden dat bij de vertering van jeneverbesnaalden relatief grote hoeveelheden stikstof vrij komen (26).
 - 5) Schovenhorst, Putten. Walletje. Leg. N.E. Nannenga-Bremekamp 1950 (in herb. Utrecht). Het onder de kussentjes nog aanwezige substraat doet een zandige standplaats vermoeden

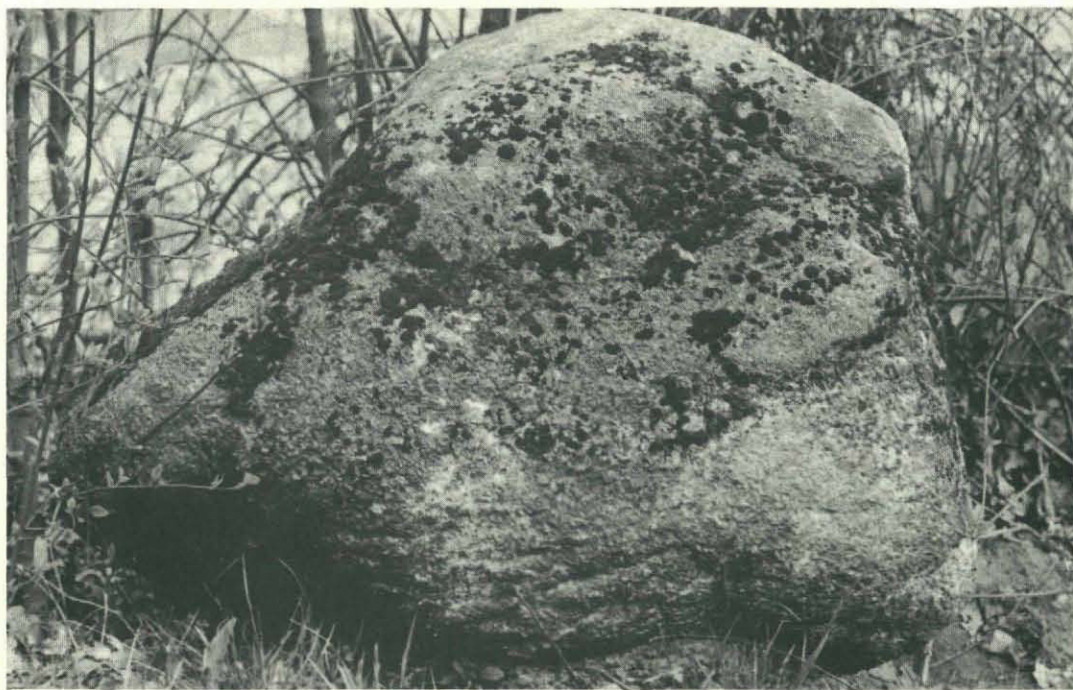


Fig. 4. Zwerfsteen met kussentjes van *Dicranoweisia cirrata*. Ootmarsum.

met een hoog gehalte aan humus. In tegenstelling tot gevallen 1), 2) en 4), die we nog pseudo-epifytisch of pseudo-epilithisch zouden kunnen noemen, is dit evenals 3) een uitgesproken terrestrische standplaats.

- 6) Stoutjesdijk (41, p. 46) beschrijft in 1959 een vondst van *Dicranoweisia* op humeuze bodem op met eikenstruweel begroeide heuvels in een vastgelegd stuifzandgebied in het zg. Kootwijkse Veld op de Noord-Veluwe en stelt dat ze hier frequent voorkomt, speciaal op zuidhellingen. Dit wordt geïllustreerd door vier opnamen. Door de nauwkeurige plaatsaanduiding kon deze locatie door mij opnieuw bezocht worden. *Dicranoweisia* bleek hier nog steeds op de grond voor te komen (fig. 7). Vastgesteld kon worden dat een deel van de kussentjes oorspronkelijk van de overhangende takken afgevallen waren, maar daarnaast kon ook vestiging van zeer jonge plantjes waargenomen worden. Tabel 1 laat de soortensamenstelling zien van enkele plekken waar vestiging van *Dicranoweisia* plaats vond op compact grijs zand. Het geheel doet meer aan een epifytisch mosgezelschap denken dan aan een terrestrisch gezelschap.

Op de Waddeneilanden komt *Dicranoweisia* algemeen voor op bomen en rietendaken. Men kan zich gemakkelijk voorstellen dat ze zich door de rijkelijk aanwezige diasporen (gemmae, sporen) van hieruit naar de terrestrische groeiplaatsen heeft kunnen verspreiden. Aan het herbariummateriaal was soms een verspreidingsmogelijkheid te zien, waardoor de soort zich vooral lokaal sterk zou kunnen uitbreiden. Kleine stukjes afgebro-

ken stengel en blad hadden een caulonema (= chlorofylloos secundair protonema) ontwikkeld waaraan zich jonge plantjes bevonden (fig. 7).

Syntaxonomisch gezien vallen de vegetaties van de groeiplaatsen op de grond aan de kust binnen het *Violo-Corynephoretum* en overgangen hiervan met het *Tortulo-Phleetum arenarii jasionetosum* en *Carici arenariae-Empetretum*. Het betreft open mos- en/of lichenrijke vegetaties op vlakke of zwak hellende plaatsen op het ontkalkte duin, zowel boven- als onderaan de helling (tabel 2).

Doordat onder de verzamelde polletjes vaak nog het oorspronkelijke substraat is blijven zitten, kon dit aan het herbariummateriaal bekeken worden. Het bestond steeds uit grofzandig materiaal met een groot (tot 50%) volumeaandeel van amorfe humuspartikeltjes van het zg. Xeromor-type (15). Voorzover nog herkenbaar, bleken deze te bestaan uit wier en resten van grondthallus van *Cladonia* en stukjes halm van *Corynephorus*. Dit humus-met-zand-laagje is sterk verkit en slechts enkele millimeters dik, daaronder neemt het humusgehalte sterk af en op 1 cm is vaak al geen humus meer zichtbaar. Eenmaal was een polletje bevestigd op een *Cephaloziëlla*-matje en een keer bevond zich een konijnekeutel midden onder het polletje, maar de oorspronkelijke vestiging leek hier niet op plaats te hebben gehad.

Vergelijken we nu de terrestrische binnenlandse standplaatsen met de kuststandplaatsen, dan kunnen we stellen dat *Dicranoweisia* in het binnenland niet buiten de invloed van het bos op de grond groeit maar aan de kust wel. Zij ontbreekt op de vele uitgestrekte stuifzanden die ogenschijnlijk op veel plaatsen



Fig. 5. *Kussentjes van Dicranoweisia op de grond groeiend. Kootwijkse Veld.*

een geschikt milieu bieden, vergelijkbaar met de kuststandplaatsen. De invloed van de zee is hiervoor blijkbaar onmisbaar. We zullen proberen te analyseren welke factoren hier een rol spelen. Hiervoor zullen we eerst enkele oecologische verschijnselen nader moeten bezien om te beoordelen of die hier van toepassing zijn.

Geografisch/oecologische verschuivingen

Een der meest opmerkelijke verschijnselen langs de kust is de zg. droogtegrens, veroorzaakt door de verhoogde verdamping als gevolg van het winderige klimaat. Er ontstaat zelfs een soort boomgrens zoals die ook in alpiene en arctische gebieden bestaat. Deze maritieme droogte houdt de vegetatie laag en open en heeft een remmende invloed op soorten als Kruipwilg, Kraaiheide en Duin-

doorn, die hierdoor plaatselijk en soms periodiek afsterven. De aldus opengevallen strooiselrijke plaatsen raken daarna begroeid met een mosrijke fase van het *Corynephoretum*. Een aantal epifytische lichenen hebben een voorkeur voor deze plekken (39).

De droogte in maritieme streken zou volgens Barkman (6) de oorzaak zijn van een algehele verschuiving van epifyten naar achtereenvolgens rottend hout, rotten en bodem. Deze standplaatsen hebben doorgaans een vochtiger microklimaat, waardoor een tekort aan vocht gecompenseerd kan worden. Op grond hiervan zouden we binnen de terrestrische standplaatsen een voorkeur verwachten voor de meest droge standplaatsen: de West- en Zuid-exposities. Van de 13 achterhaalde opgaven van exposities zijn er 10 inderdaad tussen W en ZO. Dit



Fig. 6. Overstoven eikeboom in voormalig stuifzand. Op de hellingen van het duintje groeit *Dicranoweisia* op de grond; vgl. tabel 1. Kootwijkse Zand.

kan als een aanwijzing beschouwd worden voor de droogte als oorzaak van genoemde verschuiving, maar het blijft echter evengoed mogelijk deze te verklaren als een gevolg van de doorgaans hogere bedekking van kruiden en struiken op de noordelijke hellingen, waardoor er hier geringere vestigingsmogelijkheden zijn. Voor verdere aanwijzingen van standplaatsverschuivingen bekijken we eerst enkele voorbeelden uit het buitenland. Een verschuiving van bomen naar steen en vermolmd hout is moeilijk aan te tonen en schijnt slechts lokaal van betekenis te zijn. Bijvoorbeeld in de Eifel kan *Dicranoweisia* op windgeëxponeerde rotsen groeien (12). In Hongarije is *Dicranoweisia* alleen bekend van vermolmd boomvoeten en stronken (9), in Roemenië van steen, maar in Turkije groeit ze alleen op droge schors aan de voet van

Pinus soorten (46). Störmer (40) vermeldt dat *Dicranoweisia* in Zuidoost-Noorwegen niet op vrijstaande bomen voorkomt zoals in het Zuidwesten en verklaart dit door aan te nemen dat de in aanmerking komende bomen te droog zouden zijn. Het ligt bij deze noordelijke groeiplaatsen echter meer voor de hand om te denken aan een combinatie van droogte en vorstgevoeligheid. Te meer daar Koppe (24) in Sleeswijk-Holstein waarnam dat na een strenge winter *Dicranoweisia* op geëxponeerde bomen en muren door vorst grotendeels afgestorven was. Een beschutte ligging en een beschermd sneeuwdek tijdens de vorstperioden verklaren volgens Koppe dan ook waarom *Dicranoweisia* in het nog oostelijker gelegen Pruisen helemaal niet meer op vrije standplaatsen groeit, maar alleen op grote stenen in bossen. Dit sluit

aan bij een ander klimatologisch verschijnsel in Atlantische kustgebieden, nl. het buiten het bos treden van soorten die elders aan de beschutting van het bos gebonden zijn. Dit als gevolg van de hogere gemiddelde luchtvochtigheid en/of een betere verdeling van de neerslag over het jaar.

Op de Waddeneilanden is dit bekend van varens zoals Dubbelloof (*Blechnum spicant*) en Koningsvaren (*Osmunda regalis*) (51). Mossen die op de Waddeneilanden buiten het bos voorkomen maar in het binnenland alleen binnen de invloed van het bos groeien (afgezien van zeer natte plaatsen als venen, moerassen e.d.), zijn: *Rhytidiadelphus loreus*, *Bartramia pomiformis* (Texel, zie 28), *Mnium hornum* (op Terschelling op droge plekken in de heide groeiend) en *Isoetecium myosuroides* (op Texel, Eierlandse duinen, eigen waarneming 1969, tevens nieuw voor dit eiland).

Bij *Dicranoweisia* speelt deze factor ten aanzien van de terrestrische groeiplaatsen waarschijnlijk ook een rol. Immers beide werkelijk terrestrische vondsten uit het binnenland lagen binnen de invloed van het bos. Hierbij kan nog aangetekend worden dat in door de wind geteisterde en tegelijk regenrijke gebieden als Cornwall en het grootste gedeelte van Ierland *Dicranoweisia* alleen gevonden wordt op geëxponeerd liggende stenen buiten het bos. Op binnen het bos gelegen stenen heeft deze concurrentie-gevoelige soort daar geen enkele kans door de weelderige begroeiing van andere soorten, hoewel de andere oecologische factoren voor *Dicranoweisia* juist veel gunstiger zijn. Dat het buiten het bos groeien door een combinatie van het ontbreken van concurrentie en een verhoogde luchtvochtigheid mogelijk gemaakt wordt en dus feitelijk sub-

optimaal is, blijkt ook uit de vermelding van Paton (34) dat *Dicranoweisia* op plaatsen waar ze in het bos groeit een meer vitale indruk maakt dan op plaatsen buiten het bos. Hiermee zijn we bij een tweede aspect gekomen dat met de terrestrische groei van *Dicranoweisia* verband houdt:

Concurrentie

Het ontbreken van concurrentie kan als overeenkomst gelden tussen alle vegetatietypen met *Dicranoweisia*. Duvigneaud (17) noemt het als belangrijkste verklaring voor het voorkomen van de normaal epifytische lichenen *Parmelia physodes*, *P. caperata*, *Evernia prunastri* en *Ramalina farinacea* in open kalkgrasland in de Champagne in Frankrijk. Hij suggereert verder dat dit ook de belangrijkste factor is voor de door Westhoff van de Ter-

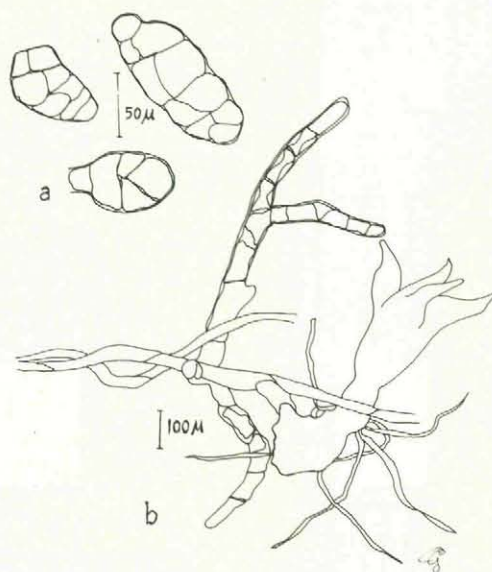


Fig. 7. Vegetatieve wijze van vermeerdering. a. broedknoppen (gemmae), b. caulonema (= secundair protonema) waaruit zich een jong plantje ontwikkelt.

schellingse duinen genoemde epifytische lichenen *Cetraria glauca*, *Usnea hirta*, *Evernia prunastri* en *Parmelia physodes*. Hij onderkent echter wél dat het speciale microklimaat van de kust mogelijk een rol speelt bij enkele soorten met een nauwere oecologische amplitudo door Darimont e.a. (14) genoemd van semi-halofiele graslanden: *Anaptychia leucome-laena*, *Teloschistes flavicans*, *Nephroma lusitanicum* en *Pseudocyphellaria aurata*. Mogelijk is deze zienswijze juist, maar met het ontbreken van concurrentie verklaart men alleen de afwezigheid van een bepaalde soort op een bepaalde standplaats en niet haar aanwezigheid op een andere plaats. Het is beter om eerst van iedere soort de gehele oecologische amplitudo na te gaan en vervolgens het belang van iedere factor afzonderlijk te beoordelen. Daarbij moeten dan ook de groeiplaatsen op steen bekeken worden, immers geen der genoemde lichenen zijn exclusieve epifyten, want ze komen allemaal ook op steen voor, hetgeen door alle auteurs buiten beschouwing gelaten is.

Het ontbreken van concurrentie is een voorwaarde waaraan in het *Violo-Corynephoretum* van Terschelling zeker tegemoet gekomen wordt. Dit is een open en stabiel vegetatietype dat als een – voorlopig – eindstadium in de successie beschouwd kan worden (48; 50). Maar daar dit ook voor binnenlandse *Corynephoretea* geldt en het terrestrisch voorkomen van *Dicranoweisia* hierin exclusief kustgebonden is, moet de nabijheid van de zee een belangrijker invloed hebben.

Overeenkomsten tussen de standplaatsen

Er bestaat een grote overeenkomst in soortensamenstelling van de plantengroei op duinen, rieten daken en rotsen (tabel

3). Ook hebben duinzand en steen gemeenschappelijke soorten onder de kleine phanerogamen die in de moslaag wortelen: Muurpeper (*Sedum acre*) en Kandelaartje (*Saxifraga tridactylites*), beide xerofyten. Dit wijst op een zekere overeenkomst in standplaatsfactoren, waarbij het onderstaande een belangrijke rol zou kunnen spelen.

Alle standplaatsen van *Dicranoweisia* hebben een sterke drainage en er is nergens sprake van stagnerend water. Daarbij komt nog dat zowel hunebedden, rieten daken als duinzand na een regenbui weer snel aan het oppervlak opdrogen, dit als gevolg van de meestal geëxponeerde ligging t.o.v. de wind. Er is dus sprake van het frequent afwisselen van nat (door regen, nevel en dauw) en droog (door zon en wind). Dit is tegelijk een der meest karakteristieke verschijnselen van Atlantische kustgebieden. Uit het voorgaande bleek reeds dat zowel droogte (maritieme droogtegrens, voorkeur voor Zuid- en West-exposities) als vochtigheid (meestal vitale groei in vochtig bos; buiten het bos treden in vochtige gebieden) in zekere mate een rol spelen. Het ligt dus voor de hand in de snelle afwisseling hiervan de hoofdvoorwaarde te zien waaraan terrestrische standplaatsen moeten voldoen.

Als we het substraat op micro-schaal bekijken, zien we dat steeds rijkelijk humus aanwezig is: verteerde rietstengels hebben plaatselijk een zwarte humusmantel, minuscule spleetjes in het steenoppervlak zijn gevuld met humus en tussen de korrels van het duinzand bevinden zich veel humuspartikeltjes. Dit zorgt samen met het wierdek en op het duinzand mogelijk ook met uiteengevallen konijnkeutels, voor een tijdelijk gunstige vochtregulatie en stabilisering van het zandoppervlak,

zodat vestiging mogelijk kan worden.

Opmerkelijk is verder dat bij alle standplaatsen (behalve epifytische) gesproken kan worden van een zekere verhoogde mineralentoevoer. Bij de in zandgebieden gelegen hunebedden en bij bebouwing gelegen oude muren geschiedt dit door inwaaiend stof en bij rieten daken door stof en vogel-excrementen. Deze laatste spelen ongetwijfeld ook een rol op de vogelrijke Waddeneilanden. Daarnaast treedt vlak langs de kust een extra aanvoer op van zg. aerosolen, in de lucht, door de werking van de wind op de zee voorkomende zouten. De betekenis van deze enigszins verhoogde mineralenrijkdom in een overigens van nature zeer voedselarm milieu is verder niet duidelijk.

Maar mogelijk levert ook deze een bijdrage tot de gehele combinatie van milieueisen van *Dicranoweisia* zoals die ons nu voor ogen staat: een kalkarm, sterk gedraineerd substraat met een hoog (volume-)aandeel van amorfe humus, een luchtvochtig en eventueel windrijk (micro-)klimaat met de mogelijkheid tot regelmatig uitdrogen en het achterwege blijven van concurrentie.

Voor wat betreft terrestrische standplaatsen buiten het bos wordt aan deze combinatie blijkbaar slechts voldaan in de open maar stabiele vegetatie van de ontcalcite duinen van de Waddeneilanden met hun zelden aflatende sterke wind, hoge luchtvochtigheid en veel neerslag in het winterhalfjaar, de belangrijkste groei-periode van mossen. Samenvattend kunnen we zeggen dat de waargenomen oecologische verschuiving ten dele slechts schijnbaar is, want het substraat gaat door de inwerking van wind, regen en humus plaatselijk sterk lijken op de omstandigheden op steen, een habitat

waar *Dicranoweisia* elders algemeen is. Ook is het zo dat in Atlantische gebieden niet alleen epifytische soorten epilithisch gaan groeien, maar ook het omgekeerde gebeurt: normaal epilithische soorten gaan er op bomen groeien. Er is dus sprake van een algehele verruiming van de oecologische amplitudo hetgeen mogelijk gemaakt wordt door zg. vervangende factoren (37). *Dicranoweisia* is een vochtminnende soort, die optimaal in de beschutting van het bos groeit, maar dank zij een grote droogteresistentie ook buiten het bos kan groeien mits er 's winters geen langdurige uitdroging plaats vindt. De eerste verschijnselen van standplaatsverschuiving doen zich reeds in het binnenland voor, nl. binnen de invloed van het bos op enkele plaatsen in Gelderland en Drente en aan wat we de bosrand zouden kunnen noemen op de Noord-Veluwe, hetgeen mogelijk door de invloed van het IJsselmeer komt.

De drie hypothesen die ten aanzien van het terrestrisch voorkomen van epifytische lichenen naar voren gebracht zijn en waarbij resp. luchtvochtigheid (Westhoff), maritieme droogte (Barkman) en het ontbreken van concurrentie (Duvigneaud) als belangrijkste factoren beschouwd worden, zijn ieder afzonderlijk niet erg goed op *Dicranoweisia* toepasbaar. Een combinatie van deze drie factoren geeft nog de meest bevredigende hypothese, maar het blijft wel noodzakelijk dat deze experimenteel getoetst wordt.

Het terrestrisch voorkomen van een verder zo gewone soort als *Dicranoweisia cirrata* wijst dus op het voorkomen van een zeer bijzondere combinatie van milieufactoren, waarmee nogmaals de belangrijke betekenis van de Waddeneilanden als natuurgebied geïllustreerd wordt.

Tabel 1. Soortensamenstelling van terrestrische groeiplaatsen van *Dicranoweisia cirrata* in het binnenland. Kootwijkse Veld.

Opname no.	1	2	3	4
Oppervlakte (dm ²)	2	1	2	4
Bedekking Bryophyten (%)	70	65	50	80
Aantal soorten blad- en levermossen	4	10	10	8
Helling (°)	60	70	65	10
Expositie	W	W	Z	ZW
Preferent epifytische soorten				
<i>Dicranoweisia cirrata</i>	+a	1b	2b	4
<i>Orthodontium lineare</i>	1b	3	+r	.
<i>Orthodicranum montanum</i>	.	2a	1b	+p
<i>Hypnum cupressiforme</i> var. cupr.	.	+r	+r	.
<i>Lophocolea heterophylla</i>	.	.	+p	1a
<i>Plagiothecium laetum</i>	.	.	1b	.
<i>Aulacomnium androgynum</i>	.	.	r	.
Overigen				
<i>Pohlia nutans</i>	3	2a	+a	1b
<i>Dicranum scoparium</i>	2b	1b	.	+p
<i>Dicranella heteromalla</i>	.	1a	2b	2b
<i>Cephaloziella divaricata</i>	.	2m	.	2m
<i>Campylopus flexuosus</i>	.	2a	.	.
<i>Gymnocolea inflata</i>	.	+r	.	.
<i>Lophozia ventricosa</i>	.	.	r	.
<i>Campylopus fragilis</i>	.	.	.	1b
<i>Cladonia chlorophaea</i>	+r	+p	.	+r
<i>Wier + protonema</i>	2b	3	3	1b

Tabel 3. Overeenkomst in samenstelling tussen 1. kalkarme duinen, 2. rieten daken, 3. hunebedden. z = zeldzaam.

	1	2	3
<i>Dicranoweisia cirrata</i>	Z	X	X
<i>Ceratodon purpureus</i>	X	X	X
<i>Polytrichum piliferum</i>	X	X	X
<i>P. juniperinum</i>	X	X	X
<i>Pohlia nutans</i>	X	X	X
<i>Dicranum scoparium</i>	X	X	Z
<i>Bryum argenteum</i>	X	X	Z
<i>Cephaloziella divaricata</i>	X	Z	X
<i>Tortula ruraliformis</i>	X	X	.
<i>Brachythecium albicans</i>	X	X	.
<i>Bryum capillare</i>	X	X	.
<i>Hypnum cupressiforme</i> var. lacunosum	X	X	.
<i>Sedum acre</i>	X	Z	.
<i>Frullania tamarisci</i>	Z	.	Z

Tabel 2. Soortensamenstelling van terrestrische *Dicranoweisia cirrata*-standplaatsen aan de kust. Terschelling.

Opname no.	1	2	3	4
Oppervlakte (dm ²)	64	64	100	40
Bedekking Bryophyten en Lichenen (%)	80	50	80	60
Bedekking Phanerogamen	40	25	20	30
Aantal soorten Bryophyten en Lichenen	18	9	10	11
Helling (°)	4	8	8	10
Expositie	ZO	ZO	ZW	Z
Preferent epifytische soorten				
<i>Dicranoweisia cirrata</i>	+p	+a	+p	2b
<i>Cephaloziella divaricata</i>	3b	3b	2a	+a
<i>Dicranum scoparium</i>	+p	.	1a	2b
<i>Ceratodon purpureus</i>	+p	+p	.	.
<i>Polytrichum piliferum</i>	3b	.	.	.
<i>Hypnum cupressiforme</i>	+p	.	.	.
<i>Cladonia foliacea</i>	2a	2a	1a	2p
<i>C. coccifera</i>	1a	2a	3b	+p
<i>C. glauca</i>	1b	2a	2a	+b
<i>Cornicularia aculeata</i>	1a	2a	2b	+a
<i>Parmelia physodes</i>	1b	+p	+a	+a
<i>Cladonia pyxidata</i>	1b	.	.	+b
<i>C. impexa</i>	+p	.	.	+a
<i>C. furcata</i>	.	1p	+p	.
<i>Evernia prunastri</i>	2a	.	.	.
<i>Parmelia furfuracea</i>	1a	.	.	.
<i>Cladonia rangiformis</i>	1a	.	.	.
<i>C. gracilis</i>	+a	.	.	.
<i>C. floerkeana</i>	1p	.	.	.
<i>C. verticillata</i>	.	.	2a	.
<i>Parmelia tubulosa</i>	.	.	.	+p
<i>Corynephorus canescens</i>	3a	2b	2b	2a
<i>Carex arenaria</i>	1a	1a	1a	.
<i>Ammophila arenaria</i>	.	+p	+p	+b
<i>Festuca rubra</i>	1p	.	.	1p
<i>Hieraceum umbellatum</i>	+p	.	.	+p
<i>Jasione montana</i>	+a	.	.	.
<i>Hypochoeris radicata</i>	+a	.	.	.
<i>Aira praecox</i>	+p	.	.	.
<i>Polypodium vulgare</i>	.	.	.	2p

Summary: Reflections upon the terrestrial occurrence of the moss *Dicranoweisia cirrata* on the Wadden Islands. On these islands a number of localities have been discovered where *Dicranoweisia cirrata*, a mainly epiphytic moss, is found growing terrestrial on leached dune sand. Also a few inland localities are recorded which are partly situated on raw humus and partly on bare sand but all within the influence of the wood. They are the first indications of a shifting in habitat. Near the coast *Dicranoweisia* may grow on the ground outside the wood following the general trend which is generally known from a number of woodplants but also from a few other mosses. In other areas within its distribution there are also signs of habitat changes: in atlantic regions to dry exposed rocks and in continental areas to shaded decaying logs. But everywhere it grows most luxuriantly under relative moist conditions, though it withstands a period of extreme drought which even may be favourable for good development. A survey is given of all known terrestrial localities and of the ecology on other substrates. Attention is drawn to the correspondence between the three main habitats of *Dicranoweisia* apart from trees: small humus-filled crevices of non-basic rocks, thatch of reed and the surface of dune sand which becomes cemented by the action of algae, humus and a frequent change of moisture. With regard to the terrestrial growth of normally epiphytic and epilithic lichens three hypotheses have been brought forward in which the main involved factors are 1) high air-moisture 2) maritime dryness 3) absence of competition. It is suggested that a combination of these will provide the most satisfying explanation for the shift to soil of *Dicranoweisia cirrata*.

Litteratuur:

1. Agsteribbe, E. & S. Groenhuizen, 1952. De najaarsexcursie naar Ootmarsum 1951. *Buxbaumia* 6: 15-22.
2. Amann, J., 1929. L'hygrothermie du climat, facteur determinant la répartition des espèces atlantiques. *Rev. Bryol.*, N.S. 2: 126-133.
3. Amann, J., 1934. La repartition, en Suisse, des muscinées de l'élément océanique. *Bull. Murithienne Soc. Valais Sci. Nat.* 51.
4. Barkman, J.J., 1947. Een en ander over de mosflora rondom Leiden. *Buxbaumia* 2: 2-12.
5. Barkman, J.J., 1956. Over de mosvegetatie op bomen in Z.W. Frankrijk. *Buxbaumia* 10: 35-46.
6. Barkman, J.J., 1958. Phytosociology and ecology of cryptogamic epiphytes. Assen.
7. Barkman, J.J., 1969. Das synsystematische Problem der Mikrogesellschaften innerhalb der Biozönosen. *Ber. Int. Symp. Pflanzensoz. Syst.*, Stolzenau/Weser 1964: 21-53.
8. Barkman, J.J. & B.O. van Zanten, 1967. De najaarsexcursie 1966 naar Drente. *Buxbaumia* 20: 64-95.
9. Boros, A., 1968. Bryogeographie und Bryoflora Ungarns. *Akadémiai Kradó, Budapest*.
10. Bouly de Lesdain, M., 1906. Lichens rares ou nouveaux pour la Belgique, recueillis pendant l'herborisation de la Société royale de Botanique en septembre 1906. *Bull. Soc. roy. Bot. Belg.* 43: 249-254.
11. Bouly de Lesdain, M., 1909. Recherche sur les lichens des environs de Dunkerque. Thèse Acad. Sciences. Parijs.
12. Breuer, H., 1962. Beitrag zur Moosvegetation und Moosflora der Liassandsteinfelsen und Liassandsteinblöcke im Bereich des Naturparks Südeifel. *Decheniana* 114: 111-123.
13. Clausen, Eva, 1952. Hepatics and humidity. *Dansk Bot. Ark.* 15: 5-80.
14. Darimont, F., J. Duvigneaud & J. Lambinon, 1962. Le massif armoricain. Excursion de la Société botanique de Liège. *Lejeunia*, N.S. 9: 1-70.
15. Duchaufour, P., 1965. Précis de pédologie. Masson, Parijs.
16. Düll, R. 1969. Übersicht zur Bryogeographie Südwest-deutschlands unter besonderer Berücksichtigung der Arealtypen. *Herzogia* 1: 215-320.
17. Duvigneaud, J., 1965. Présence des lichens *Parmelia physodes*, *P. caperata*, *Evernia prunastri* et *Ramalina farinacea* dans les pelouses de la Champagne Crayeuse (France). *Bull. Soc. roy. Bot. Belgique* 99: 13-17.
18. Erichsen, C.F.E., 1928, 1929. Die Flechten des Moränengebiets von Ostschleswig mit Berücksichtigung des angrenzenden Gebiete. *Verh. Bot. Ver. Prov. Brandenburg.* 70: 128-223, 71: 85-129.
19. Frahm, J.P., 1972. Die Vegetation auf Rethdächern. *Diss. Univ. Kiel*.
20. Höiland, K., 1974. Sandstrender, sanddyner og sanddynevegetasjon med eksempler fra Lista, Vest-Agder. *Blyttia* 32: 103-118.
21. Hübschmann, A. von, 1955. Einige Moosgesellschaften silikatreicher Felsgesteine. *Mitt. flor.-soz. Arb. Gemeinsch. N.F.* 5: 50-57.
22. Jansen, P. & W.H. Wachter, 1939. Bryologische notities IV. *Ned. Kruidk. Arch.* 49: 39-66.
23. Klement, O., 1953. Die Flechtenvegetation der Insel Wangeooge. *Veröff. Inst. Meeresf. Bremerhaven* 2: 146-214.
24. Koppe, F., 1931. Beobachtungen über Frostschäden an Moosen (1927-1930). *Ber. deutsch. Bot. Ges.* 49: 35-51.

25. Koutstaal, B.P. & H.J. Sipman, 1977. De korstmossen van de Middelpalten. D.L.N. 80: 248-260.
26. Lundegardh, H., 1957. Klima und Boden. 5e druk. Jena.
27. Margadant, W.D., 1947. Excursie naar De Hoge Veluwe. Buxbaumia 3: 41-42.
28. Margadant, W.D., 1959. Mossentabel. N.J.N., Amsterdam.
29. Margadant, W.D. & V. Westhoff, 1949. De Texel-excursie. Buxbaumia 3: 1-12.
30. Massart, J., 1908. Essai de géographie botanique des districts littoraux et alluviaux de la Belgique. Recueil Inst. bot. Errera 7: 1-584 en aanhangsel.
31. Meyer, W., 1948. Over de mosflora van de Zaanstreek en Waterland. Buxbaumia 2: 8-16.
32. Oostra, R.G.M., 1968. Verslag over een onderzoek naar de lichveenvegetatie in de droge duinen van Terschelling. Rapport RIVON en Inst. v. Syst. Plantkunde Utrecht.
33. Pankow, H. & A. Lindner, 1964. Beiträge zur Moosflora Mecklenburgs II. Das Gebiet zwischen Schilde und Sude. Wiss. Zeitschr. Univ. Rostock Math.-naturw. Reihe 13: 595-610.
34. Paton, Jean A., 1969. A bryophyte flora of Cornwall. Trans. Brit. Bryol. Soc. 5: 669-756.
35. Richards, P.W., 1929. Notes on the ecology of the bryophytes and lichens at Blakeney Point, Norfolk. J. Ecol. 17: 127-140.
36. Roos, G. Th. de, 1975. Het bladmos *Dicranoweisia cirrata* terrestrisch op Vlieland. D.L.N. 78: 94-96.
37. Rübel, B.E., 1935. The replaceability of ecological factors and the law of the minimum. Ecology 16: 336-341.
38. Schofield, W.B., 1969. Some common mosses of British Columbia. Brit. Columb. Prov. Museum, Victoria.
39. Sipman, H.J.M., 1969. Verslag over een onderzoek naar de vegetatie op de noordhelling van enkele duinen op Terschelling en in het bijzonder de rol van de lichenen daarbij. Verslag, Inst. v. Syst. Plantkunde Utrecht.
40. Störmer, P., 1969. Mosses with a western and southern distribution in Norway. Universitetsforlaget, Oslo.
41. Stoutjesdijk, P., 1959. Heath and inland dunes of the Veluwe. Diss. Utrecht: Wentia nr. 2.
42. Syrratt, W.J. & P.J. Wanstall, 1969. The effect of sulfur dioxide on epiphytic bryophytes. In: Air Pollution, Proceed., 79-85. Wageningen.
43. Touw, A., 1967. De voorjaarsexcursie 1967 naar Terschelling. Buxbaumia 21: 1-21.
44. Veth, J.A.C. & A.N. Koopmans, 1966. Bryologische vondsten op een bakstenen bruggetje. Buxbaumia 20: 31-33.
45. Visser, G., 1973. Chemische samenstelling, flora en fauna van binnendijks water op Terschelling, speciaal met betrekking tot duinplassen. Biologisch Station, Oosterend, Terschelling.
46. Walter, K., 1967. Beiträge zur Moosflora Westanatoliens I. Mitt. Staatsinst. Allg. Bot. Hamburg 12: 129-186.
47. Watson, E.V., 1960. A quantitative study of the bryophytes of chalk grassland. J. Ecol. 48: 397-414.
48. Westhoff, V., 1947. The vegetation of dunes and salt marshes on the Dutch islands of Terschelling, Vlieland and Texel. Diss. Utrecht.
49. Westhoff, V., P.A. Bakker, C.G. van Leeuwen, E.E. van der Voo & R. Westra, 1970. Wilde planten, deel 1. Ver. tot behoud van Natuurmonumenten in Ned.
50. Westhoff, V. & A.J. den Held, 1969. Plantengemeenschappen in Nederland. Zutphen.
51. Westhoff, V. & K. Reinink, 1967. *Osmunda regalis* L. op Terschelling, oecologisch en vegetatiekundig bezien. Gorteria 3: 204-209.

Vragen en korte mededelingen

Een Ekster als nestrover

Zondag 28 mei 1978 liep ik 's middags om ongeveer vijf uur langs onze Vuurdoorn, die tegen een windscherm groeit, dat ZZW tegen ons huis geplaatst is. Ongeveer 70 cm boven de grond, half verscholen onder de bladeren zat een vrouwtjesmerel te broeden. Ik had de Merels daar al geruime tijd gezien en vermoedde, dat de eieren wel op uitkomen moesten staan, maar liet de vogel zitten. Vanmorgen, 29 mei om ongeveer acht uur streek er een grote vogel neer op de bovenrand van het windscherm en vandaar in de Vuurdoorn.

Ik zag zo gauw niet wat het was, maar toen ik me naar het raam spoedde om te kijken, welke vogel het was, steeg er al een Ekster uit de Vuurdoorn op met een jong vogeltje in zijn snavel. Toen ik bij het nest kwam, lagen er nog drie kale jongen in, nog warm, maar niet meer levend. Ik vermoed, dat het bezoek van de Ekster, dat ik zag, niet het eerste is geweest, maar dat vroeger op de ochtend bij een eerder bezoek de vrouwelijke Merel is verjaagd en dat er toen al een jong is weggeroofd. Of het vrouwtje ook slachtoffer is geworden, weet ik niet. Wel zag ik de mannetjesmerel nog in