

Passie voor mossen op de proef gesteld: ontdekking, herkenning en ecologie van kwelderknikmos (*Bryum warneum*)

Eddy Weeda

Bij vegetatieonderzoek in natte basenrijke pioniermilieus, zoals verzoetende strandvlakten en uitgegraven duinvalleien, vormt het geslacht *Bryum* een welbekend struikelblok. Heel wat monsters uit dergelijke terreinen heb ik aan Rienk-Jan Bijlsma voorgelegd, en bij herhaling leverde dat als determinatie kwelderknikmos (*Bryum warneum*) op. Zo raakte ik geïntrigeerd door deze zeldzame maar soms plotseling talrijk optredende mossoort. Het resultaat is het volgende relaas over haar ontdekkingsgeschiedenis en ecologie. Als motto kan de volgende waarschuwing van onze westerburen dienen: alle zeldzame *Bryum*-soorten van de kust hebben de neiging moeilijk herkenbaar te zijn, en geduld en volharding zijn nuttige deugden als je er greep op wilt krijgen (Porley & Hodgetts 2005, p. 304). Of in het taaleigen van Ger Harmsen (1998): ze kunnen de 'passie voor mossen' behoorlijk op de proef stellen.

Een mos met een Mecklenburgse naam

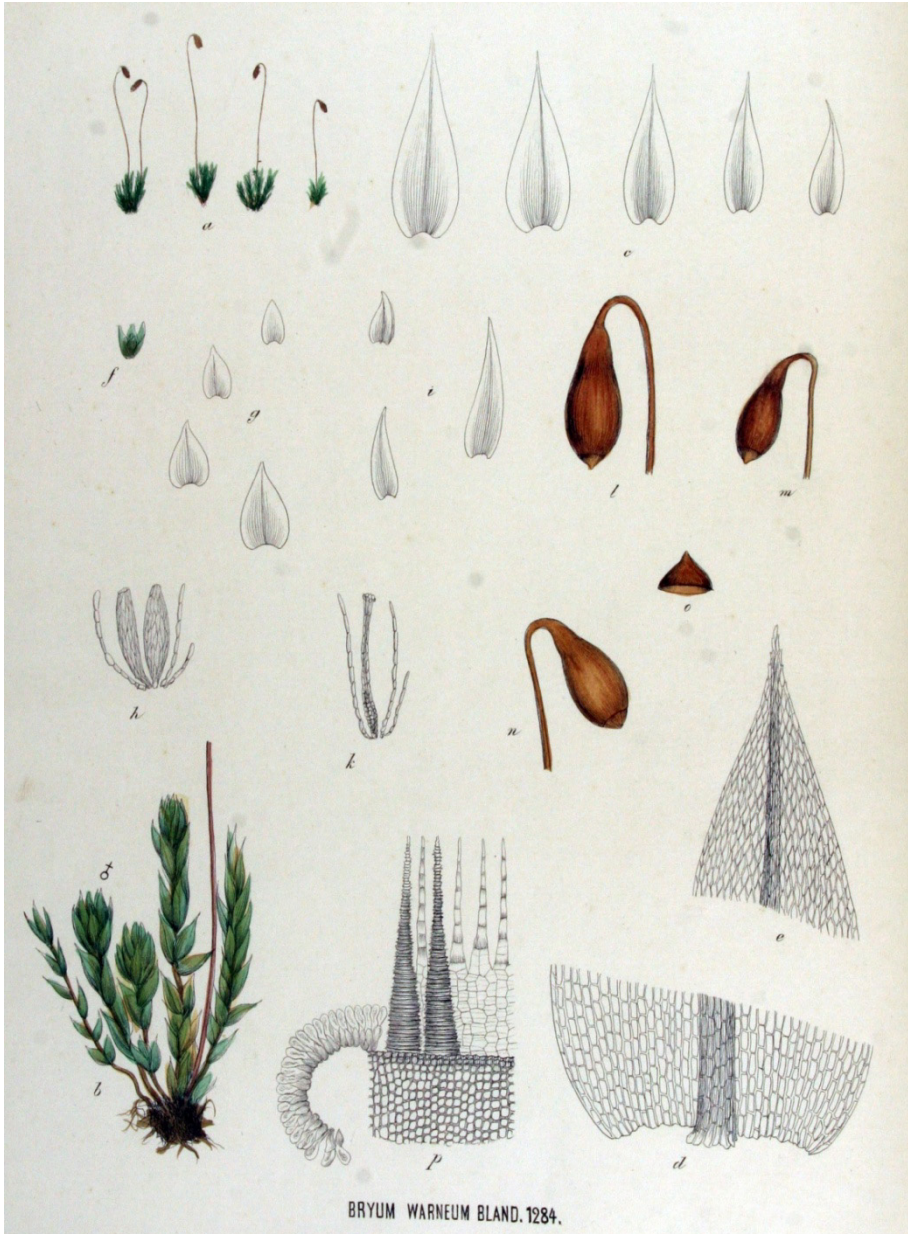
De soortaanduiding *warneum* is ontleend aan Waren, een plaats in Noordoost-Duitsland, gelegen op 80 km van de Oostzeekust in een pleistoceen merengebied in het zuiden van Mecklenburg. Deze provinciestad ligt aan een uitloper van de Müritz, na de Bodensee het grootste binnenmeer van Duitsland, eigenlijk een samenstel van één groot meer en een aantal kleinere (Geinitz 1886). In Waren woonde en botaniseerde aan het begin van 19de eeuw de apotheker en notaris Otto Christian Blandow (1778-1810). Hij was acht jaar in de leer geweest bij Joachim Christian Timm (1734-1805), apotheker en burgemeester in de naburige stad Malchin.

Deze had weer in contact gestaan met Johann Hedwig (1730-1799), de vader van de moderne bladmosstudie, die een door Timm ontdekt mos had beschreven onder de naam *Timmia megapolitana* (vloedschedemos). *Megapolis* is een vergrieksing van Mecklenburg. Dankzij Timm raakte Blandow geïnfecteerd met de passie voor mossen: in zijn korte leven verzamelde hij rondom zijn woonplaats tussen de 250 en 300 mossoorten. Hiervan distribueerde hij herbariummateriaal in bundels van 50 (Blandow 1809; Brockmüller 1870; Stafleu & Cowan 1976; Frahm & Eggers 2001). Sommige van deze soorten waren nieuw voor de wetenschap, zoals *Rhynchostegium megapolitanum* (duinsnavelmos), de naar hem genoemde *Helodium blandowii* (schansmos) en *Bryum warneum*. De eerste twee werden gepubliceerd door Weber & Mohr (1807) en vervolgens door Blandow beschreven voor *Deutschlands Flora* van Sturm (1809-'11). Met *Bryum warneum* gebeurde dat echter niet; wel werd deze soort als nr. 184 opgenomen in Blandows vierde exsiccaten-serie, uitgebracht in 1807.

In de collectie van Naturalis-NHN te Leiden is authentiek materiaal van *Bryum warneum* aanwezig in de vorm van een kapseldragende stengel. Dat deze door Blandow zelf is verzameld, blijkt uit de aanduiding *Bryum warneum mihi*. Hij voegt hieraan de vraag toe of zijn nieuwe mos wellicht slechts een variëteit van *Bryum caespiticium* (zodeknikmos) is. Misschien is deze twijfel over de soortstatus de reden waarom hij *B. warneum* niet heeft opgenomen onder de 34 bladmossen die hij beschreef voor de Flora van Sturm. Wat hij over het voorkomen van deze soort te

melden had, is alleen via correspondentie en rondgestuurde collecties gecommuni- ceerd; de door hem gepubliceerde soortenlijst (Blandow 1809) biedt geen nadere informatie. De vondstgegevens bij

Blandows exemplaar van *B. warneum* in Leiden luiden: *In arenosis-glareosis- humidis prope Waren Jul - Augs*, oftewel: in juli-augustus op zandig-grinderige, vocht- ige plekken bij Waren.



Figuur 1. Afbeelding van *Bryum warneum* (kwelderknikmos) in de Flora Batava (Van Eeden 1885).

Blijkbaar heeft Blandow het door hem uitgedeelde materiaal van *Bryum warneum* op verschillende tijdstippen verzameld, gezien de verschillende vondstdata die worden opgegeven: september 1804 (Bridel-Brideri 1826; Limpricht 1895), april 1805 (Brockmüller 1870) en de zojuist genoemd opgave 'juli-augustus' zonder jaartal. Ook de standplaats wordt verschillend omschreven. De opgaven van Bridel-Brideri (1826) en Wallroth (1831) ontlopen elkaar niet veel: de eerste heeft het over kale, slijkerige plekken en rivieroeveren (*in udis limosis fluminumque ripis*), de tweede houdt het op slijkerige velden en oevers (*in campis limosis, ad ripis*). Fiedler (1844) formuleert het anders: op leembodem, op zandige vochtige plaatsen aan meeroevers en vijvers. Er worden dus uiteenlopende substraten genoemd (zand/grind, slijk, leem) en verschillende soorten oevers, terwijl zowel Bridel-Brideri en Wallroth als Fiedler zich uitsluitend op Blandow beroepen. Later wordt de oever van de Müritz als eerst ontdekte groeiplaats vermeld (Brockmüller 1870; Limpricht 1895). Vermoedelijk kwam *B. warneum* in Blandows tijd op diverse plekken bij Waren voor, wat de ruime omschrijving op het Leidse etiket zou verklaren.

Ook bij de naburige stad Neustrelitz werd *Bryum warneum* meer dan eens gevonden, steeds aan meren (Brockmüller 1870; Limpricht 1895). Tot op heden vormt Mecklenburg-Voorpommeren, samen met aangrenzende delen van Brandenburg en Sleeswijk-Holstein, het zwaartepunt van het voorkomen van deze mossoort in Duitsland (Meinunger & Schröder 2007). In het daarbij aansluitende deel van Polen, het vroegere Pommeren, zijn eveneens tal van vondsten gedaan (Podpěra 1973).

Standplaats in het binnenland van Midden-Europa

Een interessante karakteristiek van de standplaats vinden we bij Hübener (1833), die *Bryum warneum* – door hem aangeduid als *Pohlia warnensis* – op twee plekken in de omgeving van Hamburg ontdekte. Volgens hem groeit deze soort op

zandgrond, op tevoren overstroomde plaatsen aan de oever van binnenmeren en moerassen waarvan het waterpeil gedaald is (*zurückgetretene Landseen* resp. *Sümpfe*). Op een van beide groeiplaatsen werd zij vergezeld door pilvaren.

Ook verder oost- en zuidwaarts in het binnenland van Midden-Europa is *Bryum warneum* in de 19de eeuw aan oevers van natuurlijke meren gevonden, onder meer aan de zwak brakke Neusiedlersee op de grens van Oostenrijk en Hongarije. Half mei 1865, toen het meer voor een groot deel droog lag, verscheen het mos ongewoon fraai en talrijk in tot 10 cm brede, rijkelijk fructificerende zoden tussen het riet (Milde 1869). In de 20ste eeuw lijkt het voorkomen van *B. warneum* langs natuurlijke meren verleden tijd; een opgave voor het Balatonmeer in Hongarije (Boros 1968; Podpěra 1973) bleek betrekking te hebben op *B. algovicum* (netknikmos)(Erzberger & Papp 2004).

Aan enkele Oost-Europese rivieren werd *Bryum warneum* aangetroffen op vochtig zand aan de oever (Szépesfalvy 1926; 1931). Met '*versandete Wiesen*', die als standplaats worden genoemd door Von Klinggraeff (1858) en Ruthe (1867), worden vermoedelijk beekbegeleidende graslanden bedoeld waarop door de beek zand is afgezet. Nog in 1983 werd de soort in Mecklenburg in zandige beekdalen aangetroffen (mededeling Chr. Berg).

Vanaf de tweede helft van de 19de eeuw hebben Midden-Europese vondsten van *Bryum warneum* steeds vaker betrekking op standplaatsen die door graafwerk zijn ontstaan, gezien aanduidingen als *Ausstich* of *Grube* (zie het vondstenoverzicht van Podpěra 1973). In een kleigroeve bij Hamburg verscheen *B. warneum* precies daar waar de regen zand had doen binnenspoelen (Timm 1925) – zoals van een pionier van kale zandoevers mag worden verwacht. Aan de noordrand van Hongarije is zij aangetroffen in een diepe zandgroeve waarin zich bronnen hadden gevormd (Boros 1968). Ook uit noord-oostelijk Midden-Europa (het voormalige

Pruisen) wordt een voorkeur voor bronmilieus aangegeven; Dietzow (1939, p. 5) formuleert het aldus: '*Liebt quellig-mergeligen, kahlen Boden*', alweer zo'n treffende Duitse formulering die niet bondig in het Nederlands is weer te geven.

Een veelbesproken eigenschap van *Bryum warneum* is de vorming van flagellen: verlengde, ijl bebladerde, rood getinte, op ranken lijkende scheuten met een priemvormige, vrijwel bladloze top. Deze worden al beschreven door Bridel-Brideri (1826) en Hübener (1833), maar blijken lang niet altijd aanwezig. Zo kon Von Klinggraeff (1858) ze niet vinden in zijn overzande graslanden, hoewel het voor de hand lijkt te liggen dat overzanding het ontstaan van verlengde scheuten zou stimuleren. Volgens Boulay (1884) en Podpěra (1973) hangt hun optreden echter samen met een wisselend waterpeil: zij schrijven de vorming van flagellen toe aan inundatie in het voorjaar.

Opvallend is het plotselinge verschijnen van *Bryum warneum*, vaak ver van bekende vindplaatsen en soms talrijk maar vaak slechts voor korte tijd. Reeds Ruthe (1867) noemt deze soort zeer weinig standvastig. Loeske (1925) vond *B. warneum* samen met zes andere *Bryum*-soorten op nat zand in een afgraving in de omgeving van Berlijn, waar zij binnen enkele jaren sterk afnamen door het dichtgroeien van het terrein. Dietzow (1939) vermeldt dat zij in een nieuwe afgraving bij Koningsbergen (tegenwoordig Kaliningrad) massaal maar onbestendig optrad. De term 'meteor-effect' en de vergelijking met moerasandijvie dringen zich op. Zijn wisselvalligheid wordt eveneens geïllustreerd door de opgaven van Von Klinggraeff, die in 1858 schreef dat dit mos op zijn groeiplaatsen steeds sporadisch voorkomt tussen andere *Bryum*-soorten, maar in 1893 dat het meestal in groot aantal optreedt.

Op het samen voorkomen van *B. warneum* met andere soorten uit hetzelfde geslacht wijzen behalve Loeske (1925) ook Röhl (1928, p. 225) en Torka (1931, p. 184). Als

begeleiders in afgravingen noemen deze auteurs onder meer *B. algovicum*, *B. archangelicum* (ongewimperd knikmos), *B. knowltonii* (roodmondknikmos) en *B. pseudotriquetrum* (veenknikmos).

***Bryum warneum* als kustbewoner**

In de tweede helft van de 19de eeuw raakt *Bryum warneum* ook buiten de Duitstalige wereld bekend en wordt de contour van zijn Europese areaal duidelijk. Noordwaarts wordt deze soort aangetroffen tot in Noord-Noorwegen, westwaarts tot Groot-Brittannië, de oostkust van Ierland (slechts één oude vondst) en Noord-Frankrijk, met Cherbourg als meest zuidwestelijke vindplaats (Podpěra 1973). In het westen van haar verspreidingsgebied blijkt zij aan de kust gebonden (Bouly de Lesdain 1910, p. 296; Crundwell 1994). Ook in Noord-Europa komt zij in hoofdzaak langs de kusten voor – speciaal langs de Oostzee – al zijn ook enkele vondsten bekend in de Noorse bergen, onder meer in de Dovrefjell (Hallingbäck et al. 2008). Buiten Europa is *B. warneum* slechts enkele malen gevonden (Podpěra 1973; Shaw & Marcotte 1983).

Als standplaatsen aan de kust worden voornamelijk natte duinvalleien en strandvlakten vermeld. De volgende omschrijving van een vondst op het schiereiland Eiderstedt in Sleeswijk-Holstein klinkt opvallend trefzeker: in vochtige laagten tussen zandheuveltjes op strandweiden, samen met *B. algovicum* en sierlijke vetmuur (Schmidt 1910). Vrij gedetailleerd is ook de omschrijving van een recente vindplaats in de lagune ten noorden van Kaliningrad: in grote populaties op zandrichels aan de oever van de lagune, samen met onder meer *Bryum argenteum* (zilvermos), *Marchantia polymorpha* (paraplutjesmos), sierlijke vetmuur en slijkgroen (Dolnik & Napreenko 2007). Net als in het binnenland profiteert *B. warneum* ook aan de kust soms van menselijke activiteiten: bij Duinkerke was zij af en toe talrijk bij steenfabrieken (Bouly de Lesdain 1910, p. 296) en in de Britse kustgebieden wordt zij soms in grindgroeven aangetroffen (Crundwell 1994). Verder

worden in ook in kuststreken van tijd tot tijd plekken ontdekt waar een aanzienlijk aantal *Bryum*-soorten naast elkaar voorkomt. Tot de zeldzame soorten die hier samen met *B. warneum* kunnen optreden, behoren *B. marratii* (zilt knikmos), *B.*

calophyllum (holbladig knikmos) en *B. knowltonii*, die net als *B. warneum* een zekere zouttolerantie bezitten (Ingham 1906; Timm 1925; Crundwell 1994; Porley & Hodgetts 2005; Hallingbäck et al. 2008).

Tabel 1. Vondsten van *Bryum*-soorten bij Sloten en Halfweg in het midden van de 19de eeuw. H'meer: Haarlemmermeer.

Locatie	Onggeving Sloten/Halfweg	H'meer bij Sloten	H'meer bij Sloten	H'meer bij Sloten	H'meer bij Halfweg
Jaar	1843-'48 (vóór drooglegging)	1852	1853	1853	1853
Maanden	-	mei/juni	mei	augustus/ september	mei
Aantal bezoeken	-	3	1	2	1
<i>Bryum pseudotriquetrum</i>	H'meer bij Sloten op veengrond
<i>Bryum rubens</i> s.l.	Ringdijk H'meer bij Sloten
<i>Bryum dichotomum</i>	Aan het H'meer bij Halfweg	x	.	x	x
<i>Bryum algovicum</i>	Stenen aan het H'meer bij Sloten	x	.	.	x
<i>Bryum archangelicum</i>	Veengrond bij Sloten	x	x	.	x
<i>Bryum pallescens</i>	Veengrond bij Sloten	.	.	.	x
<i>Bryum knowltonii</i>	.	x	.	.	.
<i>Bryum caespiticium</i>	.	x	.	.	.
<i>Bryum intermedium</i>	.	x	.	x	.
<i>Bryum uliginosum</i>	.	x	.	.	x
<i>Bryum warneum</i>	.	.	.	x	x
<i>Bryum pallens</i>	x

De ontdekking en moeizame herkenning in Nederland

De toetreding van *Bryum warneum* tot de Nederlandse mosflora verliep in oer-Hollandse stijl: dit mos begon als pionier in de polder en het kostte decennia voordat zijn identiteitspapieren in orde waren. Zijn vestiging werd mogelijk gemaakt door de drooglegging van het Haarlemmermeer, die duurde van 1848 tot begin 1852 (Wiggers et al. 1975). In de voorafgaande jaren was het meer al bij herhaling

excursiedoel geweest van C.M. van der Sande Lacoste, die zijn oogst aan mossen vooral op stenen aan de oever wist te vergaren. In de voorzomer van 1852 waagde hij zich vanuit Sloten in de nieuwe droogmakerij, die een *Bryum*-paradijs bleek en zeven soorten opleverde. Op 29 mei 1853 richtte hij zijn schreden opnieuw naar de polder, maar nu kon hij bij Sloten alleen *B. archangelicum* (= *B. amblyodon*) buitmaken. Daarop liep hij door richting Halfweg en hier wist hij op dezelfde dag

zeven soorten te verzamelen, deels andere dan hij in 1852 bij Sloten had gevonden. Eén daarvan was *Bryum warneum* als nieuwe soort voor Nederland. In de nazomer van 1853 vond hij deze ook op de

meerbodem bij Sloten, samen met *B. dichotomum* (= *B. bicolor*; grofkorrelknikmos) en *B. intermedium* (middelst knikmos)(tabel 1).

Tabel 2. Vergelijking van determinaties van *Bryum*-materiaal uit de pas drooggevallen Haarlemmermeerpolder (1852-'53) door C.M. van der Sande Lacoste en W.V. Rubers. groen = determinaties overeenstemmend; rood = determinaties verschillend.

Det. Van der Sande Lacoste ▶	<i>B. angustirete</i> (= <i>B. algovicum</i>)	<i>B. pendulum</i> (= <i>B. algovicum</i>)	<i>B. inclinatum</i> (= <i>B. archangelicum</i>)	<i>B. badium</i> (= <i>B. caespiticium</i>)	<i>B. bicolor</i> (= <i>B. dichotomum</i>)	<i>B. intermedium</i>	<i>B. lacustre</i> (= <i>B. knowltonii</i>)	<i>B. caespiticium</i>	<i>B. cirratum</i> (= <i>B. pallescens</i>)	<i>B. cernuum</i> (= <i>B. uliginosum</i>)	<i>B. warneum</i>
Det. Rubers ▼	<i>B. algovicum</i>	Green	Green								
<i>B. archangelicum</i>			Green			Red		Red	Red		
<i>B. caespiticium</i>				Green							
<i>B. dichotomum</i>					Green						
<i>B. intermedium</i>						Green					
<i>B. knowltonii</i>							Green				
<i>B. pallens</i>						Red					
<i>B. pallescens</i>								Red			
<i>B. uliginosum</i>										Green	Red
<i>B. warneum</i>										Red	Green

Deze reconstructie is gebaseerd op de collecties in Leiden en het is de vraag in hoeverre Van der Sande Lacoste zich erin zou hebben herkend. In werkelijkheid waren vele jaren gemoeid met de identificatie van zijn *Bryum*-oogst. In zijn mossenlijst voor Amsterdam en omgeving noemde hij slechts vier soorten voor de drooggevallen meerbodem (Van der Sande Lacoste 1860b). Een kwart eeuw later wordt hieraan een drietal toegevoegd in de Flora Batava (Van Eeden 1885), waarvoor Lacoste een aantal van zijn *Bryum*-collecties beschikbaar stelde om af te beelden (figuur 1). Zijn uiteindelijke determinaties werden postuum gepubliceerd in de tweede editie van de Prodrromus

(Abeleven 1893), die bij elf *Bryum*-soorten 'Haarlemmermeer' als vindplaats opgeeft. Bij inspectie van de mossenkaartsysteem van Dries Touw en Wim Rubers in Leiden blijken twee van dit elftal alleen vóór de drooglegging te zijn verzameld langs de oever van het meer. Voor de overige negen soorten bevestigde de revisie voor de Bladmosflora (Touw & Rubers 1989) dat ze in de kersverse polder zijn verzameld. Een tiende soort (*B. pallens*; rood knikmos) was aanvankelijk voor de Haarlemmermeer vermeld (Van der Sande Lacoste 1860b) en later niet meer (Van Eeden 1885; Abeleven 1893), maar bleek uiteindelijk toch in de polder te zijn verzameld; het materiaal was als *B.*

intermedium geëtiketteerd. Van de tien *Bryum*-soorten in de pas drooggevalen Haarlemmermeerpolder waren er vier ook al vóór de drooglegging aan de meeroever of althans bij Sloten aangetroffen (tabel 1). Nieuw voor de streek waren onder meer de zeldzame *B. knowltonii* en de uiterst zeldzame *B. uliginosum* (rozetknikmos).

Het blijkt meer geluk dan wijsheid dat de 19de-eeuwse literatuuropgaven per saldo dezelfde lijst opleveren als de revisie door Wim Rubers. Bij zorgvuldige beschouwing komen allerlei fricties tussen de meldingen in de literatuur en de bewaarde collecties aan het licht. Heel wat materiaal bleek verkeerd gedetermineerd; zo lag *Bryum archangelicum* onder vier verschillende namen in het Leidse herbarium (tabel 2). Niet alle fricties zijn trouwens aan de hand van herbariummateriaal op te lossen. Zo zou *Bryum knowltonii* volgens Van der Sande Lacoste (1860b) zowel in 1852 als

in 1853 zijn gevonden en zowel bij Sloten als bij Halfweg; in de Leidse collectie bevindt zich echter alleen materiaal uit 1852 van Sloten. Mogelijk zijn bij het afbeelden in de Flora Batava collecties verloren gegaan. *Bryum warneum* was een van de soorten waarvan de herkenning veel moeite kostte.

De eerste vermelding van dit mos voor Nederland staat op een onverwachte plek: in de Mosflora van Silezië van Julius Milde (1869), die met Van der Sande Lacoste en met Buse in correspondentie stond. Milde geeft geen nadere gegevens, maar baseert zich volgens Abeleven (1878) op exemplaren die door Lacoste onder de naam *B. cernuum* waren verzameld. Verscheidene Nederlandse collecties werden omstreeks 1870 van *B. cernuum* in *B. warneum* omgedoopt, maar dat bleek in minder dan de helft van de gevallen terecht (Tabel 3).

Tabel 3. Opgaven van *Bryum warneum* uit Nederland in 19de-eeuwse literatuur en de opeenvolgende determinaties van het bijbehorende herbariummateriaal. Vinder: LHB = L.H. Buse; CMvdSL = C.M. van der Sande Lacoste.

*) Deze datum wordt niet vermeld door Buse (1870), maar is ontleend aan de enige collectie die met zijn opgave in verband is te brengen.

Publicatie	Vindplaats	Datum vondst	Vinder	<i>Bryum</i> -determinaties op etiket	<i>Bryum</i> -revisie Bladmosflora
Buse (1870)	Spaarndam (zeer zeldzaam in weiden)	januari 1844 *)	LHB	<i>cernuum</i> , later <i>pendulum</i>	<i>algovicum</i>
Abeleven (1878)	Sloten, moerassige bodem H'meer	juni 1852	CMvdSL	<i>cernuum</i>	<i>uliginosum</i>
Abeleven (1878)	Sloten, moerassige bodem H'meer	september 1853	CMvdSL	<i>cernuum</i> , later <i>warneum</i>	<i>warneum</i>
Abeleven (1878)	Halfweg, moerassige bodem H'meer	mei 1853	CMvdSL	<i>cernuum</i> , later <i>warneum</i>	<i>warneum</i>
Abeleven (1878)	Halfweg, moerassige bodem H'meer	september 1853	CMvdSL	-	geen materiaal gevonden
Abeleven (1878)	Epe, Gorteler veen	juni 1865	CMvdSL	<i>warneum</i> , later <i>pendulum</i>	<i>amblyodon</i> (= <i>archangelicum</i>)
Van Eeden (1885)	Sloten en Halfweg, drassige zandbodem H'meer	1852 en 1853	CMvdSL	zie hierboven	<i>uliginosum</i> en <i>warneum</i>
Abeleven (1893)	Halfweg en Sloten, H'meer(polder)	1851 en 1853	CMvdSL	1853: zie hierboven; geen <i>Bryum</i> -collecties uit 1851	<i>warneum</i> (1853)

Per saldo zijn alleen collecties uit de Haarlemmermeer uit 1853 werkelijk *B. warneum*. In latere jaren werd de soort hier niet teruggevonden (Van Eeden 1885). Behalve *Bryum*-soorten verzamelde Van der Sande Lacoste slechts één ander mos op de drooggevallede meerbodem: de zoutindicator *Henediella heimii* (ziltmos). Vóór de drooglegging had hij een aanzienlijk aantal mossoorten verzameld op stenen aan de oever waarvan sommige, zoals *Didymodon tophaceus* (stomp dubbel-tandmos), zeker in de pioniervegetatie in de polder te verwachten waren. Het blijft gissen of ze afwezig waren dan wel geen aandacht meer kregen.

Vaak wordt de Haarlemmermeer als een zeekleipolder beschouwd, maar er komen veel zandige afzettingen voor, vaak met zoute kwel (Steenbergen et al. 2009). Deze zoutinvloed verklaart het optreden van *Henediella*. Sloten en Halfweg liggen aan de noordoostzijde van het vroegere meer, dus aan de loefzijde, gezien de overheersende windrichting (zuidwest). Bij beide plaatsen ligt aan de rand van de polder een smalle strook die pas in een late fase (na 1740) door het meer was opgeslokt. Vermoedelijk groeiden de knikmossen in de zone die vóór de drooglegging het karakter van een branding had. Bij sommige *Bryum*-soorten wordt het zandige karakter van de standplaats genoemd; dit geldt onder meer voor *B. warneum* (Van Eeden 1885) en *B. knowltonii* (op herbariumetiketten).

Opnieuw ontdekt, nu aan de kust

Nieuwe meldingen van *Bryum warneum* lieten lang op zich wachten. Herhaaldelijk kregen vondsten van deze soort het etiket *Bryum inclinatum* (= *B. amblyodon* = *B. archangelicum*) opgespeld, zoals toen F.W. van Eeden het mos in 1871 talrijk aantrof langs het Velzerkanaal (een onderdeel van het Noordzeekanaal dat toen in aanleg was). Ook vondsten op Schouwen (ongedateerd), bij Wassenaar in 1968 en in Oostelijk Flevoland in 1979 bleven aanvankelijk onopgemerkt doordat het verzamelde mos voor *B. inclinatum* werd aangezien.

Het duurde na de ontdekking in de Haarlemmermeer ruim 80 jaar voordat *Bryum warneum* in Nederland opnieuw werd herkend. De herontdekking vond plaats op Vlieland in 1937, het jaar waarin het vegetatiekundig onderzoek op de Waddeneilanden opnieuw ter hand werd genomen – voor het eerst na de dood van Fr. Holkema in 1870. Deze late ontdekking is in twee opzichten opmerkelijk: allereerst omdat *Bryum warneum* omstreeks 1900 al bekend was van de naburige Duitse Waddeneilanden Langeoog, Norderney en Borkum (Müller 1901), en verder omdat het Nederlandse Waddengebied tegenwoordig de hoogste vindplaatsdichtheid van Noordwest-Europa kent. In goed Nederlandse stijl werd de soort op Vlieland aangetroffen in een nieuwe inpoldering, de Kroon's Polders. De ontdekker V. de Vries omschrijft de standplaats als een warm, iets vochtig en kalkrijk hellinkje aan de voet van de stuifdijk, waar *B. warneum* en allerlei andere zeldzame, fraai fructificerende *Bryum*-soorten samen met strandduizendguldenkruid en sierlijke vetmuur voorkomen. Hij geeft een plantensociologische verklaring door verband te leggen tussen *B. warneum* en het *Centaurio-Saginetum*, een pioniergemeenschap aan randen van jonge duinvalleien (De Vries 1950). Deze relatie werd bevestigd door het onderzoek van During (1973a; 1973b; 1980), die *B. warneum* van Texel tot Rottum en op Voorne aantrof (en ook in de duinen van Noord-Frankrijk terugvond). Petersen (2000), die het hele Waddengebied onderzocht, vermeldt de soort eveneens voor het *Centaurio-Saginetum* maar hij vond haar alleen op Langeoog. Mijn opnamen van een vijftal locaties geven eveneens een optimum van *B. warneum* in deze associatie aan.

De late ontdekking van *Bryum warneum* in het Nederlandse Waddengebied vraagt om een verklaring. In de tweede helft van de 19de eeuw waren hier slechts twee *Bryum*-soorten wijdverbreid, als we afgaan op de collecties: *B. algovicum* is op de vijf grote eilanden verzameld en de nu vrij zeldzame *B. archangelicum* op vier van de vijf (niet op Vlieland). Deze collecties zijn bijeen-

gebracht door slechts twee botanici, Van der Sande Lacoste en Holkema, van wie de eerste alleen Vlieland en Texel bezocht (Van der Sande Lacoste 1860a; 1861) en de tweede zich voornamelijk op vaatplanten richtte. Lacoste gaf echter wel blijk een goed oog voor bijzondere knikmossen te hebben: op Texel wist hij *B. neodamense* (zoddeknikmos) te ontdekken en op Vlieland *B. intermedium* (de enige 19de-eeuwse vondst in de duinen, gedetermineerd als *B. luridum*; zie Abeleven 1878). Als *B. warneum* destijds al op de Wadden-

eilanden voorkwam, dan zeker veel minder dan tegenwoordig. Dit geldt temeer voor de vastelandsduinen in de omgeving van Haarlem en verder zuidwaarts. Deze zijn intensief op mossen uitgekamd in het midden van de 19de eeuw, voordat de waterwinning de duinen op grote schaal deed verdrogen. De meeste vondsten in de vastelandsduinen hebben betrekking op natte pioniermilieus die niet langs natuurlijke weg maar door graafwerk zijn ontstaan.



Figuur 2. Vlieland, Vliehors, overgang van jonge duinen naar strandvlakte: typisch habitat van *Bryum warneum* (kwelderknikmos) (foto: Rienk-Jan Bijlsma, mei 2008).

De oudste van dergelijke vondsten is de al genoemde vondst in 1871 langs het Velzertkanaal in aanleg, maar pas een eeuw later komen er meer van zulke waarnemingen:

- 1968 – Wassenaar, infiltratiegebied, open rand van plasje in pan 26.
- 1973 – Bloemendaal, Thijsses Hof, op vochtig open duinzand, met onder meer *Riccia cavernosa* (sponswater-vorkje), *Marchantia polymorpha*, *Drepanocladus aduncus* (moeras-sikkelmos) en *Bryum dichotomum*; in 1967 had hier ‘milieubouw’ plaatsgevonden (Londo 1975).
- 1991 – Bloemendaal, Kennemerduinen, op de oeverstrook van de Oosterdel, een gegraven plasje in de binnenduinen.
- 1997 – IJmuiden, Kennemerstrand, oever van het Kennemermeer, in open, licht brakke pioniervegetatie met onder meer *Didymodon topiaceus*

en massaal *Funaria hygrometrica* (krulmos); dit meer was enkele jaren tevoren ontstaan door graafwerk en aanleg van een zanddijk.

Vanaf de laatste eeuwwisseling neemt het aantal vondsten snel toe. Buiten de duinen

is *B. warneum* aangetroffen op enkele plaatsen in het IJsselmeergebied en op één plek in de Betuwe. Van zeer recente datum is zijn ontdekking in Twente (mededeling Rienk-Jan Bijlsma).



Figuur 3. Terschelling, Noordvaarder. Mozaïek van lage duintjes en laagten met *Centauro-Saginetum*, de typische standplaats van *Bryum warneum* (kwelderknikmos) (foto's: Rienk-Jan Bijlsma, mei 2010).

Plaats van *Bryum warneum* in het mosdek op vijf locaties

De aanleiding tot het schrijven van dit artikel vormde de identificatie van *Bryum warneum* in mosmonsters uit Berkheide en Meijendel bij Wassenaar, de Kerf bij Schoorl en de Braakman bij Terneuzen, verzameld in de jaren 2007-2010. Op basis van waarnemingen op deze en twee andere locaties (de Vliehors en het Kennemerstrand) wil ik proberen de recente uitbreiding van deze mossoort langs de Nederlandse kust te interpreteren.

Aan de westkant van enige Waddeneilanden vindt aangroei van de kust plaats op de grens van Noordzee en Waddenzee. Mozaïeken van zandige kwelders en duintjes die zich op de overgang van de duin- naar de waddenkust vormen, staan bekend onder de naam groene stranden (figuren 2-6). *Bryum warneum* is een van de mossen die snel profiteren van de vorming van zulke terreinen. Op Vlieland werd deze soort in 2000 aangetroffen in een grotendeels door duinen omgeven maar incidenteel door zeewater bereikte vallei tussen de Vliehors en het schietkamp. Deze 'achterduinse strandvlakte' lag direct ten noorden van de zandplaat die zich in de volgende jaren zou ontwikkelen tot een nieuw groen strand. *Bryum warneum* vormde op zijn eentje de moslaag in een orchideerijke valleivegetatie. Zes jaar later was dit mos ter plaatse door slaapmosses verdrongen en lag het zwaartepunt van zijn voorkomen zo'n 100 meter zuidwaarts. Het was toen het voornaamste mos in laagten en op de flank van lage zandhevelletjes aan de rand van het groene strand. Op de meeste plaatsen bedekte het niet meer dan 20 % van de grond, lokaal echter tot 70 %. Hier en daar werd het vergezeld door andere topkapselmosses zoals *B. algovicum*, *Ceratodon purpureus* (purpersteeltje) en

Funaria hygrometrica, maar deze hadden hun zwaartepunt op hogere en drogere plekken. Het opschuiven van *B. warneum* weerspiegelt het begroeid raken van de omstreeks 2000 nog kale zandvlakte, die blijkbaar omhoog groeit door zandaanvoer (Haveman 2009). Ook op Terschelling, Ameland en Schiermonnikoog weet dit mos van een dergelijke ontwikkeling te profiteren (mededeling Rienk-Jan Bijlsma; figuren 3-6).

De Kerf bij Schoorl is net als de Vliehors een strandvlakte, maar dan één die door toedoen van de mens is ontstaan en die bovendien maar kort als zodanig heeft gefunctioneerd. Het instroomgat dat hier in 1997 werd gemaakt, is inmiddels zover dichtgestoven dat de zee zich alleen bij extreme stormvloed opnieuw toegang zou kunnen verschaffen. In 2003 werd hier *Bryum barnesii* (geelkorrelknikmos) waargenomen; vijf jaar later was het de beurt aan *B. warneum*, *B. algovicum*, *B. dichotomum* en *Aneura pinguis* (echt vetmos). Op een enkele plek wist *B. warneum* een bedekkingsgraad van 30% te bereiken, maar over het geheel genomen was het aandeel van mossen in de vegetatie gering.

Op het Kennemerstrand heeft zich achter het Kennemermeer een verzoete duinvallei ontwikkeld, die in maaibeheer is genomen (De Boer 2008). Anno 2007 had de moslaag een hoge bedekking (60-100 %) en vormde zij samen met de kruidlaag een gesloten vegetatie. Hoofdrobspelers in het mosdek waren *Pellia endiviifolia* (gekroesd plakkaatmos) en *Ceratodon purpureus*, terwijl *Bryum*-soorten een heel bescheiden rol speelden. Behalve *B. warneum* werd ook *B. intermedium* op een paar plekken waargenomen, maar beide waren anno 2007 schaars en werden niet samen aangetroffen.



Figuur 4. Ameland, Groene strand bij paal 7 met dominantie van *Bryum warneum* (kwelderknikmos) over 10-tallen m² (foto's: Rienk-Jan Bijlsma, april 2011).



Figuur 5. Ameland, Groene strand. Massavegetatie van *Bryum warneum* (kwelderknikmos) (vergelijk figuur 4). (foto: Rienk-Jan Bijlsma, april 2011).

In de Wassenaarse duinen werd *B. warneum* in 2007 teruggevonden, bijna 40 jaar na de eerste vondst in deze omgeving. Ditmaal werd de soort op één nazomerdag aangetroffen op alle vier plekken waar op die dag een natte valleivegetatie werd opgenomen. Het gaat om twee valleien in Berkheide en om een van de Kikkervalleien en de Libellenvallei in Meijendel. Samen bestrijken ze een lengte van 4 km van de kust. Drie van de vier locaties waren betrekkelijk recent naar een pionierstadium teruggezet: de valleien in Berkheide zijn uitgegraven in 2001-2002, de Kikkervalleien zijn afgeplagd in 1996-1998 (Leltz 2005). Op alle vier plekken werd *Bryum warneum* vergezeld door *Pellia endiviifolia*. Op de plek met de meest open begroeiing bereikte *B. warneum* zijn hoogste bedekking (20 %); hier kwam tevens *B. intermedium* voor. Op de drie andere plekken hadden slaapmossen de overhand.

Het meest onverwacht was de vondst nabij de Westgeul in de Braakman, een voormalig schorregebied dat herhaaldelijk bryologisch is uitgekamd (Hoffmann & Roorda van Eijsinga 1999). *Bryum warneum* werd hier in 2010 aangetroffen op één plek in een terreingedeelte dat pas laat reseruaat is geworden. Daarvoor was het met slootaarde opgehoogd en als weiland in particulier gebruik. Nadat het eigendom van Staatsbosbeheer was geworden, is het afgeplagd (beheergegevens meegedeeld door Peter Maas). Het mosdek is op veel plaatsen gesloten, en tegelijk heel wat soortenrijker dan op de hiervoor genoemde locaties. Soorten als *Dicranella varia* (kleigreppelmos) en *Didymodon fallax* (kleidubbeltandmos) verraden kleihoudende grond. De groeiplaats van *B. warneum* onderscheidde zich door een geringe bedekking van mossen en vaatplanten: op deze plek droeg bijna driekwart van de grond alleen een kleurig algendekje. *Bryum warneum* werd in de

Braakman onder meer vergezeld door *B. intermedium* en *Pellia endiviifolia*, die echter een aanzienlijk ruimere verspreiding in het afgeplagde terrein hebben.

Ecologische karakteristiek

Op basis van literatuurgegevens en eigen waarnemingen is het optreden van *Bryum warneum* als volgt te karakteriseren:

1. Dit mos kan zowel in zoete omgeving groeien als op plekken die recent door zeewater zijn beïnvloed. In dit laatste milieu kan het in aanzienlijke hoeveelheden voorkomen, terwijl slechts weinig andere mossoorten aanwezig zijn. Van een echte zoutvegetatie is echter geen sprake; het aantal zoutplanten in begroeiingen met *B. warneum* is gering en hun aandeel beperkt. De Nederlandse naam 'kwelderknikmos' geeft dan ook een onjuiste indruk van zijn standplaats.
2. *Bryum warneum* lijkt niet erg kieskeurig wat de voedselrijkdom van zijn standplaats betreft. Zijn voorkomen in het *Centaurio-Saginetum* doet aan voedselarme omstandigheden denken, maar dit mos kan ook samen voorkomen met soorten van voedselrijk milieu zoals *Marchantia polymorpha*, *Funaria hygrometrica* en *Bryum dichotomum*.
3. De groeiplaatsen liggen vaak in de droogvallende oeverzone van wateren. Onder de begeleidende vaatplanten zijn vrij veel door de wind verspreide soorten, vaak met vruchten of zaden die een kuif van haren dragen (diverse composieten, riet, basterdwederik-soorten). Ook groeien er soorten waarvan de zaden door aan vogels aan hun poten worden meegenomen. Het water vangt deze diasporen op en zet ze vervolgens geconcentreerd af langs de oever (De Vries 1938; 1950, p. 52 e.v.). Voor de sporen van *B. warneum* geldt vermoedelijk hetzelfde.
4. Zijn aanwezigheid op een bepaalde vindplaats is doorgaans van korte duur (een verschil met onder andere *B. intermedium* en *B. pseudotriquetrum*). Gewoonlijk wordt *B. warneum*

spoedig verdrongen door andere bladmossoorten of door *Pellia endiviifolia*, behalve binnen bereik van zeewater. In Noordwest-Europa bieden alleen dynamische kustmilieus met vorming van nieuwe strandvlakten kansen voor langduriger aanwezigheid en opbouw van grote populaties. Deze vergroten tevens de kans op kolonisatie van kleine, tijdelijk geschikte plekken verder landinwaarts.

5. Terreinen waar allerlei *Bryum*-soorten naast elkaar voorkomen ('*Bryum*-paradijsjes') hebben voor *B. warneum* in Nederland een beperkte betekenis. Al wordt dit mos met enige regelmaat in gezelschap van *B. algovicum* of *B. intermedium* aangetroffen, in zijn optimale milieu spelen andere *Bryum*-soorten een geringe rol.
6. Graafwerk en inpoldering kunnen tijdelijk kansen voor *B. warneum* scheppen, maar de populaties blijven zowel in omvang als in bestaansduur achter bij die op aangroeiende strandvlakten. Op de laatste worden hoeveelheden sporen in omloop gebracht die over een groot achterland kunnen uitzwermen. Tot in de 19de eeuw vulden oevers van meren waarschijnlijk een soortgelijke functie, althans in noordoostelijk Midden-Europa, maar door vastlegging van deze oevers is hun betekenis voor *B. warneum* verloren gegaan.

Verzamelen blijft nodig!

Voor dit artikel is zowel de BLWG-database als het mossenkaartsysteem en de mossencollectie in Leiden geraadpleegd. Een aantal recent toegevoegde collecties is gereviseerd door Rienk-Jan Bijlsma. De conclusie is dat meldingen die goed in het verspreidingsbeeld passen, daarom nog niet hoeven te kloppen. Zo bleken recente collecties van Rottumeroog (3.23) en Rottumerplaat (3.22) tot *Bryum dichotomum* te behoren, van Spaarnwoude (25.22) tot *B. microerythrocarpum*, van de Waarderpolder bij Haarlem (25.32) tot *B. algovicum* en van de Maasvlakte (37.21) tot *B. knowltonii*. Van twee collecties van

de Hompelvoet behoort de ene tot *B. algovicum* (42.17), de andere tot *B. intermedium* (42.18). Van de Dintelse Gorzen (43.44) lijkt geen materiaal te zijn bewaard (mededeling Bas van Gennip). De stip midden in Flevoland (26.25) op de verspreidingskaart van Van Tooren & Sparrius is abuis: het gaat om de reeds aangestipte locatie aan de Gooimeerkust in 26.52. Een stip in de Amsterdamse Waterleidingduinen (24.48) berust op een vegetatie-

opname van V. Westhoff waarin genoteerd staat '*Bryum warneum* of *marratii*', een opmerkelijke opgave gezien de geringe onderlinge gelijkheid tussen beide *Bryum*-soorten.

Moraal: het documenteren van vondstmeldingen van zeldzame soorten met herbariummateriaal is bij een lastig geslacht als *Bryum* gebiedende noodzaak.



Figuur 6. Schiermonnikoog, Groene strand. Rijke groeiplaats van *Bryum warneum* (kwelderknikmos) en *Bryum marratii* (zilt knikmos) (foto: Rienk-Jan Bijlsma, oktober 2006).

Dank

Mijn hartelijke aan Christian Berg (Graz) en Eva Mikulaskova (Brno) voor hun hulp bij het opsporen van literatuur, en aan Rienk-Jan Bijlsma voor het reviseren van collecties en het uitwisselen van ideeën.

Literatuur

- Abeleven, Th.H.A.J. 1878. Verslag van de een en dertigste jaarvergadering der Nederlandsche Botanische Vereeniging. Nederlands Kruidkundig Archief II(3): 77-103.
- Abeleven, Th.H.A.J. 1893. Prodrromus Flora Batavae, ed. 2, II(1). Nieuwe lijst der

Nederlandsche Blad- en Levermossen. MacDonald, Nijmegen.

Blandow, O. 1809. Uebersicht der Mecklenburgischen Moose nach alphabetischer Ordnung entworfen. Brochure (kopie in bibliotheek Naturalis-NHN, Leiden).

Boer, L. de. 2008. Floraonderzoek Kennemerstrand. Rapport Floron / Natuurmonumenten.

Boros, A. 1968. Bryogeographie und Bryoflora Ungarns. Akadémiai Kiadó, Budapest.

Boulay, J.N., 1884. Muscinées de la France. Première partie. Mousset, F. Savy, Paris.

Bouly de Lesdain, M. 1910. Muscinées des environs de Dunkerque. Mémoires de la

- Société nationale des Sciences naturelles et mathématiques de Cherbourg 37: 277-320.
- Bridel-Brideri, S.-E. de. 1826. *Bryologia universa*, vol. 1. Barth, Leipzig.
- Brockmüller, H.J.H. 1870. Die Laubmoose Meklenburgs. Archiv des Vereins der Freunde der Naturgeschichte in Meklenburg 23: 1-170.
- Buse, L.H. 1870. Additamentum ad Floram Batavam Cryptogamicam. *Nederlandsch Kruidkundig Archief* I(5): 306-311.
- Crundwell, A.C. 1994. *Bryum warneum* (Röhl.) Bland. ex Brid. In: M.O. Hill, C.D. Preston & A.J.E. Smith (ed.). *Atlas of the Bryophytes of Britain and Ireland* 3. Mosses (Diplolepidaceae): 83. Harley, Colchester.
- Dietzow, L. 1939. Die Moose Altpreußens und ihre Standorte (Fortsetzung). *Jahresbericht des Preußischen Botanischen Vereins* 58 (1937-1938): 1-84.
- Dolnik, C. & M.G. Napreenko. 2007. The bryophytes of the southern Curonian Spit (Baltic Sea coast). *Arctoa* 16: 35-46.
- During, H.J. 1973a. Het Nanocyperion flavescens in de duinen, in atlantisch verband bezien. *Doctoraalverslag Rijksuniversiteit Groningen*.
- During, H.J. 1973b. Some bryological aspects of pioneer vegetations in moist dune valleys in Denmark, the Netherlands and France. *Lindbergia* 1: 99-104.
- During, H.J. 1980. Life forms and life strategies in Nanocyperion communities from the Netherlands Frisian islands. *Acta Botanica Neerlandica* 29: 483-496.
- Eeden, F.W. van. 1885. *Flora Batava* 17 (pl. 1281-1360). De Breuk en Smits, Leiden.
- Erzberger, P. & B. Papp. 2004. Annotated checklist of Hungarian bryophytes. *Studia botanica hungarica* 35: 91-149.
- Fiedler, C.F.B. 1844. *Synopsis der Laubmoose Mecklenburg's. Kürschner, Schwerin*.
- Frahm, J.-P. & J. Eggers. 2001. *Lexikon deutschsprachiger Bryologen* 2. Books on Demand, Norderstedt.
- Geinitz, F.E. 1886. Die Seen, Moore und Flussläufe Mecklenburgs. *Opitz, Güstrow*.
- Hallingbäck, T., N. Lönnell & H. Weibull. 2008. *Bladmossor: Kompaktmossor-kapmossor/ Bryophyta: Anoetangium-Orthodontium*. ArtDatabanken, Sveriges landbruksuniversitet, Uppsala.
- Harmsen, G. 1998. *Passie voor mossen*. KNNV Uitgeverij, Utrecht.
- Haveman, R. 2009. Duinen Vlieland. In: J.A.M. Janssen & J.H.J. Schaminée (red.). *Natura 2000-gebieden van zee en kust*: 190-195. KNNV Uitgeverij, Zeist.
- Hoffmann, M. & P. Roorda van Eijsinga. 1999. Mossen en korstmossen in het natuurreservaat De Westgeul bij Terneuzen (Nederland), excursie van 6 september 1987. *Muscillanea* 19: 12-27.
- Hübener, J.W.P. 1833. *Muscologia germanica oder Beschreibung der deutschen Laubmoose*. Hofmeister, Leipzig.
- Ingham, W. 1906. Some new and rare Hepatics and Mosses from Yorkshire and Durham. *Revue bryologique* 33: 6-13.
- Klinggraeff, H. von. 1858. Die höheren Cryptogamen Preussens. Koch, Königsberg.
- Klinggraeff, H. von. 1893. Die Leber- und Laubmoose West- und Ostpreussens. Engelmann, Danzig.
- Leltz, G.M. 2005. Natuurherstel van duinvalleien in Berkheide en Meijndel. *Holland's duinen* 47: 26-30.
- Limpricht, K.G. 1895. Die Laubmoose Deutschlands, Oesterreichs und der Schweiz. In: L. Rabenhorst. *Kryptogamen-Flora von Deutschland, Oesterreich und der Schweiz*, 2. Auflage, Band 4. Kummer, Leipzig.
- Loeske, L. 1925. Zur Moosflora von Berlin. *Verhandlungen des Botanischen Vereins der Provinz Brandenburg* 67: 51-57.
- Londo, G. 1975. Een instructieve heemtuin op natuurlijke basis. In: *Vijftig jaar in Thijsse's Hof*: 28-67. Thieme, Zutphen.
- Meinunger, L. & W. Schröder. 2007. *Verbreitungsatlas der Moose Deutschlands* 3.
- Milde, J. 1869. *Bryologia Silesiaca*. Laubmoos-Flora von Nord- und Mittel-Deutschland. A. Felix, Leipzig.
- Müller, F. 1901. Moose. In: F. Buchenau. *Flora der ostfriesischen Inseln (einschliesslich der Insel Wangeroog)*, 4. Aufl.: 187-193. Engelmann, Leipzig.
- Petersen, J. 2000. Die Dünenalvegetation der Wattenmeer-Inseln in der südlichen Nordsee. Eine pflanzensoziologische und ökologische Vergleichsuntersuchung von Nutzung und Naturschutz. *Husum*.
- Podpěra, J. 1973. *Bryum generis monographiae prodromus II. 1. Species Eurasiae septentrionalis. Pars 17. systematica*. Academia, Praag.
- Porley, R. & N. Hodgetts. 2005. *Mosses and Liverworts*. Collins, London.
- Röll, J. 1928. Die Torfmoose und Laubmoose des Odenwaldes und ihre geographische Verbreitung. *Abhandlungen Naturwissenschaftlichen Verein zu Bremen* 26: 113-254.
- Ruthe, R. 1867. Verzeichniss der in der Umgebung von Bärwalde in de Neumark beobachteten Moose nebat Bemerkungen zu einigen Arten. *Verhandlungen des botanischen Vereins für die Provinz Brandenburg und die angrenzenden Länder* 9: 44-75.
- Sande Lacoste, C.M. van der. 1860a. [Vegetatie van Vlieland.] In: C.A.J.A. Oudemans. *Verslag van de veertiende jaarlijksche vergadering van de Vereeniging voor de flora van Nederland en*

- zijne overzeesche bezittingen. Nederlandsch Kruidkundig Archief I(5): 71-80.
- Sande Lacoste, C.M. van der. 1860b. Eenige cryptogamische planten uit de omstreken van Amsterdam. Nederlandsch Kruidkundig Archief I(5): 108-134.
- Sande Lacoste, C.M. van der. 1861. [Mededeeling van eene ... botanische excursie naar het eiland Texel.] In: C.A.J.A. Oudemans. Verslag van de vijftiende jaarlijksche vergadering der Vereeniging voor de flora van Nederland en zijne overzeesche bezittingen. Nederlandsch Kruidkundig Archief I(5): 291-294.
- Schmidt, J. 1910. Neue Ergebnisse der erforschung der Hamburger Flora. Allgemeine Botanische Zeitschrift 16: 23-25.
- Shaw, J. & F. Marcotte. 1983. *Bryum warneum* in North America. The Bryologist 86: 266-269.
- Stafleu, F.A. & R.S. Cowan. 1976. Taxonomic literature, 2nd edition. Volume 1: A-G. Bohn, Scheltema & Holkema, Utrecht.
- Steenbergen, C., W. Reh, S. Nijhuis & M. Pouderoijen. 2009. De Polderatlas van Nederland. Thoth, Bussum.
- Sturm, J. 1809-'11. Deutschlands flora. Abtheilung II: Cryptogamie. Band 3. Nürnberg.
- Szepesfalvy, J. 1926. Beiträge zur Bryo-geographie des östlichen Polens. Annales historico-naturales Musei Nationalis Hungarici 23: 80-92.
- Szepesfalvy, J. 1931. Beiträge zur Moosflora Nordungarns. (III. Mitteilung.) Botanikai Közlemények 27: 27-38.
- Timm, R. 1925. Neue Ergebnisse der erforschung unserer Pflanzenwelt. B. Moose. Verhandlungen des naturwissenschaftlichen Vereins zu Hamburg 4/2: 176-174.
- Torka, V. 1931. Die Moosflora von Oberschlesien. Hedwigia 70: 157-210.
- Touw, A. & W.V. Rubers. 1989. De Nederlandse Bladmossen. Flora en verspreidingsatlas van de Nederlandse Musci (Sphagnum uitgezonderd). KNNV Uitgeverij, Utrecht.
- Vries, V. de. 1938. Verspreiding van plantenzaden door vogels. De Levende Natuur 43: 210-215.
- Vries, V. de. 1950. Vlieland. Landschap en plantengroei. Brill, Leiden.
- Wiggers, A.J., R.F. Lissens, A. Devreker, G.A. Kooy, H.A. Lauwerier & J. Presser (red.). 1975. Grote Winkler Prins Encyclopedie, deel 9: Haak - Indi. Elsevier, Amsterdam / Brussel.
- Wallroth, C.F.W. 1831. Flora cryptogamica Germaniae 1. Schrag, Nürnberg.
- Weber, F. & D.M.H. Mohr. 1807. Botanisches Taschenbuch. Kiel.

Auteursgegevens

E.J. Weeda, Veerallee 28, 8019 AC Zwolle, ejweeda@hotmail.com

Abstract

Discovery, recognition and ecology of Bryum warneum

Bryum warneum has been named after its site of discovery, the town of Waren in Mecklenburg (NE Germany). In the first half of the 19th century it was only known from the northern part of Central Europe, with lake shores as its principal habitat. After 1850 it also became known among bryologists in Western and Northern Europe, where it was mainly found near the sea shore. Meanwhile in Central Europe excavations became its main habitat. Although its occurrence may be massive at times, its presence tends to be short-lived. Apparently lake-sides are not suitable anymore for *B. warneum*, probably because they have been fixed throughout Central and Western Europe. Several authors report co-occurrence of *B. warneum* with a number of other *Bryum* species like *B. algovicum*, *B. archangelicum*, and *B. knowltonii*. This also holds for its first-discovered station in The Netherlands, the newly reclaimed Haarlemmermeerpolder in 1853. Its identification took much efforts, the Silesian bryologist Julius Milde being the first to recognize *B. warneum* from Dutch collections. More than 80 years later the second station became known, the Wadden Isle of Vlieland, one or two earlier collections being mistaken for *B. inclinatum* (= *B. archangelicum*) and only recognized much later. From then the Wadden area appeared to be its main centre of occurrence in The Netherlands. About the last turn of the century the number of finds in the mainland dunes of Holland started to increase as well. As to its ecology, *B. warneum* can occur both in freshwater habitats and in sites that have been recently influenced by the sea, but only in the latter it persists for longer periods. It seems to be rather indifferent with regard to soil trophic, but is easily outcompeted by other bryophytes. Often it occurs near water surfaces whose shore has run dry. It is generally accompanied by a number of vascular plant species with wind- or bird-dispersed seeds, suggesting that water catches its spores and deposits them at the shoreline. Its optimal habitat is constituted by elevated beach plains developing in dune slacks; here it is accompanied by few if any other bryophytes. *Bryum algovicum* may join it, but has its optimum in somewhat drier sites. As long as a beach plain is expanding, it may continue to offer a suitable habitat for *B. warneum*, which may build up a vast spore pool. In this respect its more short-lived sites in excavations are of minor importance.