

## Over *Kegelmos* (*Conocephalum conicum* (L.) Underw.) en het *Pellio-Conocephaletum*, in het bijzonder in Twente

E.J. Weeda

Terrestrische begroeiingen die door mossen worden beheerst, zijn in onze streken tamelijk schaars. Een van de weinige goed gekarakteriseerde terrestrische mosgemeenschappen is het *Tortello flavovirentis-Bryoerythrophyllum*, dat voorkomt op erosiekantjes van noordhellingen in kalkrijke duinen (Boerboom 1960; Weeda 1992). Een tweede voorbeeld wordt gevormd door het *Pellio-Conocephaletum* langs laaglandbeken, beschreven door Maas (1959). Beide vegetatietypen hebben met elkaar gemeen dat ze voorkomen op hellende tot loodrechte, beschaduwde en tegen sterke uitdroging beschutte plaatsen op humushoudende, lichte minerale grond met goede basenvoorziening. Andere door mossen beheerste begroeiingen treden op in min of meer voedselarme omgeving op plaatsen met een permanent hoge waterstand: in bronnen, vennen en verlandende vennen. Voorbeelden zijn het *Trichocoleo-Sphagnetum* (Maas 1959) en het *Sphagnetum cuspidato-obesi* (Schaminée & Westhoff 1994). De overige mosgemeenschappen zijn merendeels obligaat epifytisch of epilithisch, groeien dus op stammen, takken of stobben van bomen en grote struiken, dan wel op rotsen en muren. Een overeenkomst tussen epifytische en epilithi-

sche mosvegetaties, het *Tortello-Bryoerythrophyllum* en het *Pellio-Conocephaletum* is de veelal hellende tot loodrechte stand van het substraat.

In hoeverre door mossen beheerste begroeiingen een plaats verdienen in het systeem van (vaat-)plantengemeenschappen, is een omstreden kwestie. Volgens algemeen geaccepteerde opvatting worden epifytische gemeenschappen buiten het 'gewone' systeem gehouden, omdat ze (evenals bijvoorbeeld veel fytofage insecten) in een afhankelijkheidsrelatie staan tot één bepaald onderdeel van de vegetatie en met de rest van de vegetatie weinig tot geen interactie hebben, zodat het aanbeveling verdient ze als apart element uit de begroeiing te lichten. Met epilithische mosbegrøeiingen gebeurt doorgaans hetzelfde, omdat steen evenals boomstammen een apart, sterk van de bodem verschuilend substraat vormt. Vaak echter krijgen ook terrestrische mosgemeenschappen geen plaats in het 'gewone' systeem (Schaminée et al. 1995), op enkele uitzonderingen na, waaronder het *Pellio-Conocephaletum* (Siebum & Schaminée 1991). Anderzijds negeren beschrijvers van mossen-microgemeenschappen, zoals Barkman (1958a) en Von Hübschmann (1986), de in deze microcoena

optredende vaatplanten. Het resultaat is dat op ontoelaatbare wijze het mes wordt gezet in de natuur: delen van de vegetatie die samen voorkomen en elkaar beïnvloeden, worden op louter plantensystematische gronden los van elkaar behandeld.

Als illustratie kan het *Tortello-Bryophyllum* dienen. In en tussen de moskussens vindt *Arabis hirsuta* subsp. *hirsuta* een optimaal kiemingsmilieu en kan *Sagina nodosa* ver boven het freatisch vlak gedijen. Deze aspecten van de oecologie van deze vaatplanten worden met de mossen van tafel geveegd bij een boedelscheiding tussen terrestrische mossen- en vaatplantengemeenschappen.

#### Voorkomen van Kegelmos in Nederland en speciaal in Twente

Hoofdrolspeeler in het hiervoor genoemde *Pellio-Conocephaletum* is Kegelmos (*Conocephalum conicum*, in oudere literatuur vaak *Fegatella conica* genoemd). Dit grootste levermos van onze streken heeft een holarctisch areaal en komt in grote delen van de boreale en gematigde zone van het noordelijk halfrond algemeen voor, met name in bergstreken (Herzog 1926; MacVicar 1926). In Nederland is het betrekkelijk algemeen in Zuid-Limburg, in het oosten en zuiden van Twente, om Winterswijk, aan de westrand van de Achterhoek en in sommige delen van Noord-Brabant, met name in het Dommeldal. Verder wordt het hier en daar aangetroffen in de Gelderse Vallei, aan de rand van de Veluwe en het Gooi, in Noord-Drenthe, in mondingsgebieden van de grote rivieren en aan de noordostrand van de Noordoostpolder. In de vorige eeuw is het een keer in de duin-

streek bij Haarlem gevonden. In grote trekken lijkt het verspreidingspatroon (Figuur 1) op dat van Slanke sleutelbloem (*Primula elatior*) en Zwartblauwe rapunzel (*Phyteuma spicatum* subsp. *nigrum*), die evenals Kegelmos bewoners van beekdalen en hellingbossen zijn.

Barkman (1961) stelt dat de soort zich in de 20ste eeuw in Nederland uitgebreid heeft: voor 1900 was Kegelmos volgens zijn gegevens van 10 vindplaatsen in Zuid-Limburg en 4 daarbuiten bekend, na 1900 van vele plaatsen in Zuid-Limburg en 17 daarbuiten, onder meer in de Achterhoek en Noord-Brabant (vergelijk ook Booy & Groenhuijzen 1959). Aangezien de voornaamste concentraties van vindplaatsen in het laagland zich bevinden in Twente en Noord-Brabant, gebieden die in de vorige eeuw niet bijster veel aandacht van bryologen hebben gekregen, lijkt het zeer wel



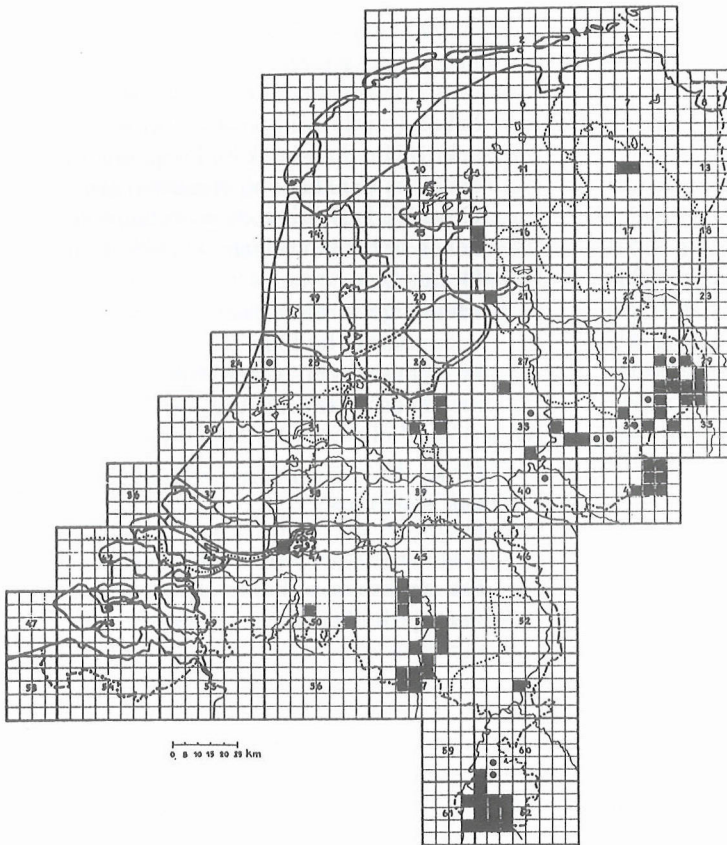
Het *Pellio-Conocephaletum* aan de Hegebeek bij Buurse (foto Knol).

mogelijk dat de toeneming schijn is en als inventarisatie-effect moet worden beschouwd. Uitbreiding van het areaal vanuit het heuvelland naar de laagvlakte is niet aannemelijk te maken, omdat de 19de-eeuwse vondsten, hoewel gering in aantal, een aanzienlijk deel van het land bestrijken: Kegelmoss is vóór 1900 behalve in Zuid-Limburg verzameld in Noord-Brabant en Twente, aan de Veluwerand en in Kennemerland, dus in ver uiteen gelegen gebieden. Hoogstens zal het aantal vindplaatsen in sommige streken genomen zijn. Weliswaar betreffen beide oude Twentse vondsten geen terrestrische maar epilithische groeiplaatsen, namelijk watermolens (bij Oele en Dene-kamp). We moeten echter bedenken dat bij de geringe ontsluiting van de streek de groeiplaatsen aan bosbeken door de veelal 'gebiedsvreemde' floristen moeilijk opgespoord konden worden.

Zoals gezegd behoort Twente tot de gebieden waar Kegelmoss een relatief hoge verspreidingsdichtheid heeft (Figuur 2). Uitgangspunt voor dit artikel is een inventarisatie van zijn voorkomen langs Twentse beken, uitgevoerd in de jaren '80. Daarbij zijn 18 vegetatieopnamen gemaakt; ter vergelijking zijn ook op een vijftal plaatsen in andere delen van het land Kegelmossvegetaties opgenomen. Deze 23 opnamen zijn gebruikt bij het samenstellen van de tabel van het *Pellio-Conocephaletum* voor het concept van de *Montio-Cardaminetea* voor het Plantengemeenschappenproject (Siebum & Schaminée 1991). Onlangs is in Zuid-Limburg en bij Winterswijk aanvullend opnamemateriaal verzameld, dat een betere vergelijking met buitenlandse literatuurgegevens mogelijk maakt. Het lijkt nuttig het basismateriaal hier te presente-

ren en de synsystematiek van de Kegelmossbegroeiingen op diverse standplaatsen uitvoeriger te bespreken.

Voor Twente kan de volgende karakteristiek van het voorkomen van Kegelmoss gegeven worden (vergelijk Figuur 2). De meeste groeiplaatsen liggen langs ongekanaliseerde, althans niet recent vergraven trajecten van laaglandbeken die door loofbossen of houtwallen omgeven worden (Westhoff 1949). Een reeks van groeiplaatsen ligt langs zijbeken van de Dinkel, waarvan vooral de Snoeyinksbeek en de Elsbeek (Zoeke) rijk met Kegelmoss bedeed zijn. Hierbij valt op dat het voorkomen beperkt is tot de benedenlopen, die zandig terrein doorsnijden, terwijl bijvoorbeeld de lemige wanden van de Snoeyinksbeek in het bos bij Duivelshof geen *Conocephalum* herbergen (wel komen *Pellia epiphylla*, *Chiloscyphus polyanthos* en *Rhizomnium punctatum* hier in overvloed voor, mossen die vaak samen met *Conocephalum* optreden). Aan het Nederlandse deel van de Rührenbergerbeek staat slechts op één plek wat Kegelmoss, en aan de Glanerbeek en de Luttermolenbeek werd het in het geheel niet aangetroffen, terwijl geschikte plekken hier ruimschoots voorhanden lijken. De vraag of de afwezigheid van Kegelmoss aan bepaalde beken of beektrajecten aan edafische dan wel historische oorzaken is toe te schrijven, valt voorshands niet te beantwoorden. (Bij historische oorzaken valt in het geval van de Snoeyinksbeek te denken aan het feit dat zijn huidige, diep liggende bedding bij Duivelshof resultaat is van graafwerk en dat de soort wellicht (nog) geen kans heeft gezien dit potentieel geschikte stuk beekwand met haar diasporen te bereiken.) Aan de Dinkel werd de plant alleen waargenomen in de



Figuur 1: Voorkomen van *Conocephalum conicum* in Nederland.

■ = atlasblok waar de soort sinds 1950 is waargenomen.

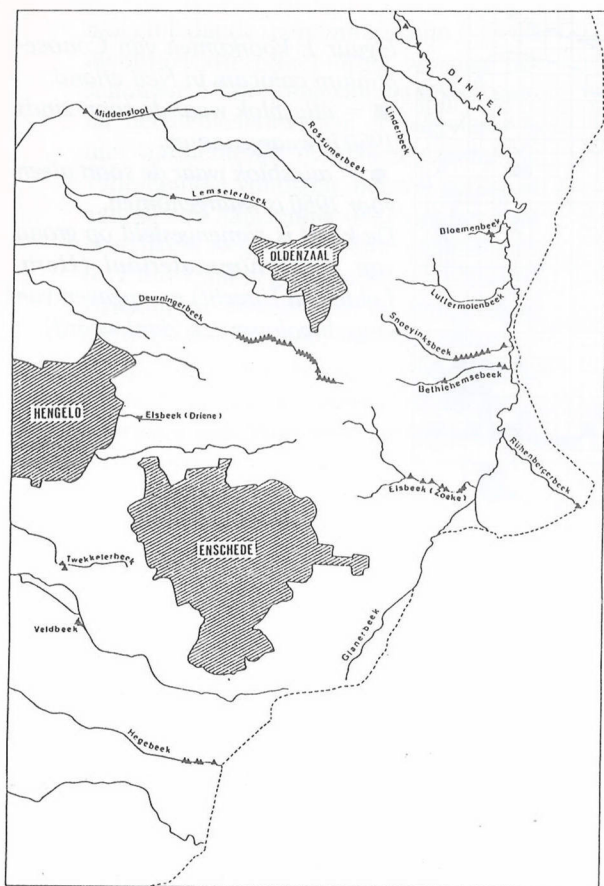
● = atlasblok waar de soort alleen voor 1950 is waargenomen.

De kaart is samengesteld op grond van herbariummateriaal (Herb. Leiden en Utrecht) en opgaven van enige bryologen (zie dankwoord).

spatzone van muren van de watermolen van Singraven. In de buurt hiervan ligt een groeiplaats aan een bosgreppeltje, vrijwel de enige plek in Twente waar *Kegelmos* op tennaastebij vlakke bodem groeit.

Ten westen van de Oostwentedse waterscheiding heeft *Conocephalum conicum* zijn rijkste groeiplaats langs de Deurningerbeek, die over meer dan vier kilometer door deze soort begeleid wordt (Weeda 1984); het grootste deel van dit traject ligt in landschappelijk nog gave omgeving, zij het onder de rook van het om zich heen

grijpende Oldenzaal. Zeer fraaie *Kegelmos*plakkaten zijn ook te vinden aan de twee kilometer van de Hegebeek die aan kanalisatie heeft weten te ontsnappen. Aan de Elsbeek (Driene) is *Conocephalum* beperkt tot een stuk beekwand dat met bakstenen beschoeid is, en aan de Tweekelerbeek groeit de plant het weligst op zo'n beschoeiing. Fructificatie - bij het tweehuizige *Kegelmos* geen algemeen voorkomend verschijnsel - lijkt op stenig substraat naar verhouding vaker voor te komen dan op zandige beekwanden. Tij-



Figuur 2: Voorkomen van *Conocephalum conicum* in Oost-Twente (geinventariseerd 1981-1990). Met ▲ zijn de locaties aangegeven waar de plant uitsluitend op steen groeit.

dens het onderzoek zijn fructificerende thalli in Twente alleen aangetroffen op zand en steen aan de Deurningerbeek en op steen aan de Twakkelerbeek; ruim een kwart eeuw geleden kwamen ze ook voor op zand aan de Lemselerbeek. In Zuid-Limburg is fructificatie waargenomen op een tunnelwand aan de Eyserbeek.

Enkele kleine plekjes *Kegelmos* aan

slootkanten vormen vermoedelijk relictten van vroegere groeiplaatsen op wanden van inmiddels gekanaliseerde beken (bij de Middensloot bij Weerselo, bij de Poelsbeek bij Diepenheim en in het Lankheet bij Haaksbergen). Opvallend afwezig is de soort langs de beken in het heuvelachtige gebied bij Ootmarsum, evenals in andere heuvelachtige streken met een relatief voedselarme bodem: aan de zuidelijke Veluwezoom, in het Rijk van Nijmegen en in de omgeving van Venlo.

### Groeiwijze, fysiologie en jaarcyclus van *Kegelmos*

*Kegelmos* groeit op zachte steensoorten en lichte sedimenten en vormt daarop donkergroene plakaten, die verscheidene vierkante meters groot kunnen worden. Door zijn groeiwijze in de vorm van een aaneensluitende deken schermt het zijn substraat af tegen uitdroging.

Groeiplaatsen van *Kegelmos* worden gekenmerkt door beschaduwing, hoge luchtvochtigheid en een poreus, vochthoudend tot vochtig, niet uitdrogend, niet sterk zuur, mineraal substraat, waarop zich geen strooisel ophoopt. Vaak gaat het om hellende tot loodrechte terreindelen, hetzij wanden van poreuze steen zoals mergel of baksteen, hetzij zandwanden langs beken. In het laatste geval speelt *Kegelmos* een belangrijke rol door het zand bijeen te houden en tegen erosie te beschermen. De randvoorwaarden voor het ontstaan van loodrechte zandwanden zijn het wortelstelsel van bomen aan de bovenzijde, en stromend water aan de onderzijde; de rol van stabilisator wordt gespeeld door

forse thalleuze levermossen, en hiervan is *Conocephalum conicum* de effectiefste (al speelt ook *Pellia epiphylla* vaak een rol van betekenis).

Tamelijk zelden groeit Kegelmos op vlak terrein en dan veelal op plekken waar het strooisel van tijd tot tijd bij sterke golfslag of zware regen weggespoeld wordt. De daarbij optredende inundaties worden door Kegelmos slechts verdragen zolang ze van korte duur zijn.

Om de fysiologie van Kegelmos te verduidelijken moeten we hier eerst ingaan op de typologie van Buch (1945, 1947). Al naar de wijze waarop mossen en andere planten water en voedingsstoffen opnemen, worden ze door Buch verdeeld in endo-, ecto- en mixohydrische soorten. De opname vindt bij endohydrische mossen alleen of in hoofdzaak plaats door rhizoïden, waarna distributie via het inwendige van de plant plaatsvindt. Er is een van binnen naar buiten gerichte transpiratiestroom. Bij ectohydrische mossen worden water en voedingsstoffen via het oppervlak van de plant opgenomen. Mixohydrische soorten maken van beide manieren van opnemen gebruik.

Bij vaatplanten is de endohydrische wijze van wateropname en -transport regel. Bij mossen komt zij voor in een aantal gespecialiseerde groepen van uiteenlopende verwantschap. Tot de endohydrische bladmossen behoren talrijke vertegenwoordigers van de acrocarpe orden *Polytrichales*, *Fissidentales*, *Funariales* en *Bryales*. Ook veel thalleuze levermossen hebben een endohydrische wateropname; dit geldt onder meer voor vrijwel alle *Marchantiales*, de orde waartoe *Conocephalum conicum* behoort. Voor laatstgenoemde soort is door Rifot & Barrière (1974) aangetoond dat zij water en voe-

dingsstoffen uitsluitend met behulp van haar rizoïden opneemt. De bovenzijde van de thallus van *Marchantiales* is waterafstotend.

Behalve *Conocephalum conicum* behoren ook diverse mossen waarmee het min of meer regelmatig samen voorkomt, tot de endohydrische soorten, zoals *Pellia* spp., *Marchantia polymorpha*, *Mniaceae* en *Atrichum undulatum*. Ectohydrisch zijn vrijwel alle epifyten, de meeste epilithische soorten en de meerderheid van de pleurocarpe bladmossen. Tal van folieuze levermossen zijn mixohydrisch; zo ook *Chiloscyphus polyanthos*, die dikwijls een zoom vormt aan de onderrand van *Conocephalum*-begroeiingen.

Kegelmos verdraagt zware beschaduwning: in extreme gevallen is waargenomen dat het zich bij minder dan 0,3 % van het daglicht nog kan handhaven (Lämmermeyer, geciteerd door Herzog 1926). Een zekere beschaduwning is voor dit mos van vitaal belang, omdat het grote en/of frequente wisselingen in vochtigheidstoestand slecht verdraagt. Slavík (1965) onderzocht de relatie tussen de fotosynthetische activiteit en de waterverzadigingsgraad van de thallus van *Conocephalum conicum*. Wordt de activiteit van een volledig met water verzadigde thallus (watergehalte 700 % t.o.v. het drooggewicht) als uitgangspunt genomen, dan blijkt de activiteit aanvankelijk ongeveer lineair te dalen met de afnemende van het watergehalte. Is het watergehalte gelijk aan het drooggewicht, dan is de fotosynthetische activiteit vrijwel nihil. Daarmee behoort Kegelmos tot de mossen die bij intern vochtgebrek het snelst hun fotosynthese staken (Proctor 1982). Als Kegelmos na indroging weer bevochtigd wordt, bereikt de ademhaling sneller haar maximum dan

de fotosynthese, zodat althans aanvankelijk verlies van metabolieten optreedt (Ensgraber 1954; Proctor 1982). Vindt een dergelijke wisseling tussen indroging en bevochtiging herhaaldelijk plaats, dan raakt de plant spoedig door haar reserves heen en gaat te gronde. Wel kan gemakkelijk vanuit kleine thallusfragmenten regeneratie plaatsvinden (Bolleter 1905).

Fragmenten of knoppen kunnen door stromend water worden verspreid; volgens Bolleter vindt ook verspreiding van sporen door water plaats. Blijkens proeven die B.O. van Zanten in 1984 heeft genomen met sporen van Twents materiaal (van de Deurningerbeek en de Twekelerbeek), kunnen de sporen hoogstens anderhalve maand tegen uitdroging en verliezen ze in grote meerderheid hun kiemkracht na natte bevriezing, terwijl droogvriezen zonder meer dodelijk is. Verspreiding over lange afstand door de lucht is derhalve niet waarschijnlijk.

Op beekwanden staat *Kegelmos* na zware regenval nogal eens aan inundatie bloot, met name in het vroege voorjaar. Op het eerste gezicht lijkt het paradoxaal dat het mosdek op een zozeer door het waterregime bepaalde standplaats als beekwanden wordt beheerst door een endohydrische soort. De plant ontbeert immers de mogelijkheid van inundaties te profiteren door met het thallus-oppervlak water en voedingsstoffen op te nemen. Dit is blijkbaar de 'prijs' die *Kegelmos* betaalt voor de instandhouding van een duurzaam vochtig substraat voor zijn rizoiden. Ectohydrische soorten kunnen zich weliswaar de inundaties ten nutte maken voor hun voedselvoorziening, maar daar staat tegenover dat ze in droge perioden verschrompelen, waardoor ook hun substraat niet tegen uitdroging en

erosie beschermd wordt. Verschrompeling treedt trouwens ook op bij endohydrische bladmossen, maar niet bij de thal-leuze *Marchantiales*. Aan de onderzijde van een gesloten *Kegelmos*dek op een beekwand wordt zijdelings uittredend bodemvocht vastgehouden, en als de mosplakkaten tot de rand van de beek reiken, kan tevens capillaire opstijging van beekwater plaatsvinden.

Zoals gezegd, verdraagt *Kegelmos* inundaties slechts in beperkte mate. In het voorjaar sterven vaak nogal wat thalluslobben af nadat ze onder water hebben gestaan, maar juist in deze periode lopen ook de meeste jonge thalluslobben uit: de plant is langs beken in de lente 'in de rui'. Wel kunnen de inundaties bressen slaan in het gesloten *Kegelmos*dek, en het zijn deze open plekje waarin zich met name *Mniaceae* weten te nestelen. Dikwijls bereiken deze bij lange na niet hun volle wasdom, doordat nieuw watergeweld hun stengeltjes voortijdig doet afsterven. Wat grotere erosieplekjes worden vaak door *Pellia* gekoloniseerd, die sneller uitdijt dan *Conocephalum*, maar later weer door deze teruggedrongen wordt. Voor aanhoudende inundatie blijkt *Pellia epiphylla* trouwens nog gevoeliger dan *Conocephalum*, getuige de zwarte plakkaten van (grotendeels) dode *Pellia* na overstroming.

Positieve betekenis hebben de inundaties voor *Conocephalum conicum* stellig in zoverre als ze het basengehalte van het substraat op peil houden en, als de plant op steen groeit, open ruimten tussen thallus en steen met slib opvullen. De betekenis van de zuurgraad van de grond en het beekwater wordt geïllustreerd door de hoogteligging van *Kegelmos*begroeiingen in beekdalen in uiteenlopende omgeving.

Bij Niersen op de Veluwe staat Kegelmos op een enkele plek aan een spreng in Beukenbos met een bijna venig-humeuze, grinderige zandbodem (Tabel I, opname 1); het komt hier niet hoger dan 2 decimeter boven de waterrand voor, terwijl het op voedselrijker zand langs wat grotere beken gemakkelijk tot een meter boven het waterniveau voorkomt. Opvallend is het contrast tussen de twee wanden van de bovenloop van de Deurningerbeek, die door een bermgreppel langs de Veendijk bij Oldenzaal loopt. Aan de noordkant ligt een boswallepje met een zuurindicerende mosvegetatie van *Mnium hornum*, *Isopterygium elegans*, *Pellia epiphylla*, *Dicranella heteromalla*, *Tetraphis pellucida* en *Diplophyllum albicans*; hier groeit *Conocephalum* alleen vlak boven de waterrand. De zuidelijke wand heeft een bakstenen beschoeiing van ongeveer een meter hoog, die tot bovenaan gedomineerd wordt door *Conocephalum* (opname 9; hier en daar ook vergezeld door *Fissidens taxifolius* en *Chiloscyphus polyanthos*). Op nog kalkrijker substraat, zoals de mergelwanden van het Geuldal bij Valkenburg, kan Kegelmos in schaduwrijke omgeving zelfs vele meters boven de dalvloer groeien, ver van het stromende water.

De vaatplanten die zich in het Kegelmosdek op beekwanden handhaven dan wel nestelen, zijn deels polvormend, deels hebben ze kruipende stengels of wortelstokken of uitlopers. Ook enige annuellen nemen hier hun kans waar, al halen ze dikwijls niet het bloeistadium. Hoewel de meeste vaatplanten zich in het *Pellio-Conocephaletum* niet optimaal ontwikkelen, zijn er diverse bosplanten die in de open ruimten in de Kegelmosmat uitstekend gedijen. Met name voorjaarsplanten zoals *Ranunculus ficaria*, *Adoxa moschatellina*

en *Anemone nemorosa* kunnen aanzienlijk bedekkingspercentages bereiken. Hun maximale ontplooiing valt in de 'ruiperiode' van Kegelmos. Maar ook sommige bosplanten die het grootste deel van het jaar groen blijven, blijken zich in het *Pellio-Conocephaletum* goed thuis te voelen, zoals *Poa nemoralis* en *Primula elatior*, die op sommige plaatsen zelfs grotendeels tot de *Conocephalum*-zone van de beekoever beperkt zijn.

#### Synsystematiek van het *Pellio-Conocephaletum*

Het *Pellio-Conocephaletum* is een van de drie associaties die door Siebum & Schaminée (1991) voor Nederland worden onderscheiden in de klasse der brongemeenschappen (*Montio-Cardaminetea*). De andere twee zijn het *Pellio epiphyllae-Chrysosplenietum oppositifolii* van min of meer beschaduwde, vrij voedsel- en basenrijke bronbeekjes, en het *Philonotido fontanae-Montietum* van onbeschaduwde, vrij voedsel- en basenarme bronbeekjes. Alle drie associaties worden gerekend tot het verbond *Cardamino-Montion*. Hierin vervult het *Pellio-Chrysosplenietum* de samenbindende rol. Het heeft met het *Pellio-Conocephaletum* de levermossen *Pellia epiphylla* en *Chiloscyphus polyanthos* gemeen, die in het *Philonotido-Montietum* geen rol van betekenis spelen. Gemeenschappelijk aan het *Pellio-Chrysosplenietum* en het *Philonotido-Montietum* zijn *Stellaria uliginosa* en *Epilobium obscurum*, die in het *Pellio-Conocephaletum* slechts een marginale positie innemen (Tabel I, opnamen 10-12 en 20). Ook de typische bronplanten *Cardamine amara* en *Chrysosplenium oppositifolium* spelen in het *Pellio-Conocephaletum* een





**Addenda:** opname 3: *Lysimachia vulgaris* r, *Rorippa amphibia* r; opname 4: *Holcus mollis* 1; opname 5: *Calypogeia fissa* 1; opname 7: *Poa pratensis* +; opname 8: *Amblystegium serpens* 1, *Rhynchostegium confertum* +; opname 10: *Agrostis stolonifera* r, *Solidago virgaurea* r; opname 11: *Leptobryum pyriforme* +; opname 15: *Hieracium* (subg. *Hieracium*) spec. r; opname 16: *Veronica chamaedrys* +; opname 17: *Philonotis fontana* +; opname 18: *Ceratocarpus claviculata* r, *Phalaris arundinacea* r; opname 20: *Matricaria* spec. r, *Phyteuma spicatum* +, *Prunus padus* s; opname 21: *Cornus sanguinea* s; opname 23: *Impatiens noli-tangere* +, *Maianthemum bifolium* +, *Phegopteris connectilis* +; opname 24: *Crataegus laevigata* s, *Tetraphis pellucida* r; opname 25: *Brachypodium sylvaticum* +, *Carpinus betulus* b, *Polygonatum multiflorum* r, *Sedum telephium* +, *Viburnum opulus* r; opname 26: *Chaerophyllum temulum* r; opname 27: *Viscum album* b, *Acer pseudoplatanus* juv. +; opname 28: *Arrhenatherum elatius* +, *Cerastium fontanum* subsp. *vulgare* +, *Cirriphyllum piliferum* +; *Festuca rubra* subsp. *commutata* +, *Lamium album* +, *Poa annua* +; *Thamnobryum alopecurum* +; opname 30: *Castanea sativa* b, *Epilobium montanum* +, *Luzula sylvatica* 1, *Potentilla sterilis* +, *Stachys sylvatica* +.

Tabel I. Opnamen van het *Pellio-Conocephaletum* uit Oost- en Zuid-Nederland.

<sup>1</sup>Gebieden: B = Noord-Brabant (Baronie van Breda), D = Noord-Drenthe, L = Zuid-Limburg, T = Twente, V = Veluwe, W = Achterhoek (omgeving Winterswijk).

<sup>2</sup>Beken (met atlasblok; zie voor de Twentse beken ook Figuur 2): Be = Bethlehemsebeek (29.52), Bl = Bloemenbeek (29.42), De = Deurningerbeek (28.58/29.51), ED = Elsbeek Driene (28.57), Ey = Eyserbeek (62.23), EZ = Elsbeek Zoek (35.12), Ga = Gasterense diepje (12.35), Ge = Geelmolenschebeek (27.53), He = Hegebeek (34.38), Li = Limbeek (41.36), No = Noorbeek (62.41), Ra = Ratumsebeek (41.16/27), Ro = Roode beek (50.24), Sa = grub in Savelsbos (62.31), Se = Selzerbeek (62.33), Sl = Slinge (41.26), Sn = Snoeyinksbeek (29.51/52), St = Stortelerbeek (41.35), Tw = Tweekelerbeek (34.17), Ve = Veldbeek (34.27); onderstreept: opname gemaakt op stenen beschoeiing.

<sup>3</sup>Viltlaag: draadwieren en/of protonema van mossen; niet geïdentificeerd, behalve in opnamen 26 en 27.

<sup>4</sup>Presentie in subassociaties; pe = *pelliosum epiphyllae* (opnamen 1-23), mm = *mnietosum marginati* (opnamen 24-29).

<sup>5</sup>Houtgewassen: b = present in boomlaag, s = present in struiklaag.

<sup>6</sup>Vermoedelijk gaat het in de meeste gevallen om de variabele *Eurhynchium hians*. Overtuigende *Eurhynchium speciosum* werd alleen aangetroffen in opname 26, maar kleine plukjes in sommige andere opnamen zouden eventueel ook tot deze soort kunnen behoren.

geringe rol. Tussen het *Philonotido-Montietum* en het *Pellio-Conocephaletum* bestaat nauwelijks floristische of structurele overeenkomst.

Feitelijk wordt de klasse *Montio-Cardaminetea* veeleer op standplaatskenmerken dan op floristische criteria onderscheiden. Uit de overzichtstabel van Philippi & Oberdorfer (1977) blijkt dat de acht associaties die door hen voor Midden-Europa worden erkend, slechts bijeengehouden worden door de klassekensoort *Cardamine amara* en de begeleiders *Calitha palustris* en *Deschampsia cespitosa*. Doorslaggevend voor het rekenen van

associaties tot de *Montio-Cardaminetea* lijkt hun voorkomen in of aan bronnen.

De vraag is nu of het *Pellio-Conocephaletum* in deze klasse thuishoort. Een brongemeenschap is het in elk geval niet: het komt voor aan de midden- en benedenloop van beken, zelden aan de bovenloop. De combinatie van regelmatig optredende vaatplanten wordt gevormd door *Urtica dioica*, *Poa trivialis*, *Aegopodium podagraria*, *Ranunculus ficaria*, *Oxalis acetosella* en *Poa nemoralis*. Ook *Moehringia trinervia*, *Athyrium filix-femina*, *Adoxa moschatellina* en *Anemone nemorosa* komen nogal eens voor. Deze

soortencombinatie wijst in de richting van het *Alno-Padion*, meer speciaal van het *Pruno-Fraxinetum aegopodietosum* (Maas 1959). In feite vormt het *Pellio-Conocephaletum* een micro-associatie binnen het *Pruno-Fraxinetum aegopodietosum*, dat zelf weer als lintvormig element ingebed is in loofbos van een vlakdekkend type, veelal *Milio-Fagetum* of *Fago-Quercetum* (zie voor een karakterisering van deze en andere bosgemeenschappen Van der Werf 1991). Eigenlijk betekent deze positie van het *Pellio-Conocephaletum* als microcoenon een van de voornaamste overeenkomsten tussen deze associatie en brongemeenschappen! Zowel een bron als een beekwand vormt een micro-biotoop. Het *Pellio-Chrysosplenietum* bijvoorbeeld treedt vaak op als microgemeenschap binnen het *Chrysosplenio oppositifolii-Aletum*. Het karakter van microgemeenschap kan dan ook niet als argument worden gebruikt om bepaalde brongemeenschappen erkenning te ontzeggen, zoals Siebum & Schaminée (1991) doen met het *Trichocoleo-Sphagnetum*. (Slechts heterogeniteit van de begroeiingen met *Trichocolea tomentella* kan een steekhoudend argument vormen om deze associatie af te wijzen.)

Von Hübschmann (1986) vat in zijn *Prodromus* van Middeneuropese mosgemeenschappen de door Kegelmos beheerste begroeiingen samen onder de naam *Fegatelletum conicae* Schade 1934 (= *Conocephaletum conici*). Hij behandelt de associatie onder de rotsmosgemeenschappen van basenrijk gesteente (*Tortulo-Homalothecietea sericei*) en rekent haar tot het verbond *Neckerion complanatae*. Zijn tabel 146 laat echter zien dat het *Fegatelletum* met andere associaties van het *Neckerion* weinig floristische

verwantschap vertoont, zoals de auteur trouwens ook zelf toegeeft: geen enkele kensoort van de klasse of van verwant geachte associaties bereikt een hogere presentieklasse dan I, en verbonds- en ordekensoorten ontbreken zelfs geheel! De *Tortulo-Homalothecietea* omvatten in hoofdzaak begroeiingen waarin ectohydrische soorten op de voorgrond treden, en het door endohydrische soorten beheerste *Fegatelletum* vormt in deze context een vreemde eend in de bijt.

Ten aanzien van de reikwijdte en onderverdeling van het *Pellio-Conocephaletum* is er veel voor te zeggen de inhoud van de associatie te verbreden en naast de oorspronkelijk beschreven laaglandvorm van kalkarme gebieden ook andere *Conocephalum*-begroeiingen als vormen van deze associatie op te vatten. In structuur en floristische samenstelling vertonen de Kegelmosvegetaties uit verschillende omgeving grote overeenkomst. Wel zijn er aanzienlijke verschillen in soortenrijkdom, maar deze doen zich zowel in het laagland als in bergigten voor, zowel op kalkarm als op kalkrijk substraat, zowel op sediment als op steen. Opvallend is het optreden van enige min of meer vicariërende soorten: in kalkarme omgeving treden de kalkmijdende *Mnium hornum* en *Pellia epiphylla* op, in kalkrijke omgeving de kalkminnende *Mnium marginatum* (= *Mnium serratum*), *Mnium stellare* en *Pellia endiviifolia*. Hun aan- of afwezigheid vormt de leidraad voor de onderverdeling van het *Pellio-Conocephaletum*.

Over de naamgeving van de Kegelmos-associatie valt het volgende op te merken. Voor zover na te gaan is Maas (1959) de eerste die op wettige wijze een door *Conocephalum conicum* gedomi-

neerd vegetatietype heeft beschreven. Hij beschreef het *Pellieto-Conocephaletum* als een associatie in het fanerogamensysteem, en wel in de klasse *Montio-Cardaminetea*, de orde *Montio-Cardaminetalia* en het verbond *Cardaminion*. Oudere beschrijvingen van een *Fegatelletum* (Schade 1924 en 1934), een *Mnium serratum-Fegatella conica*-Verband of -Sozion (Herzog & Höfler 1944; Koppe 1955) en een *Conocephalum conicum*-Verein (Poelt 1954) worden niet met tabellen gedocumenteerd, zodat het om *nomina nuda* gaat. Merkwaardigerwijze noemt Mamczarz (1978) niet Maas 1959 maar Strasser 1971 als beschrijver van het *Pellio-Conocephaletum*; ook Von Hübschmann (1986) negeert Maas' beschrijving van deze associatie, hoewel Mamczarz en Von Hübschmann blijkens hun literatuurlijsten het werk van Maas wel geraadpleegd hebben.

#### Beschrijving van de associatie *Pellio-Conocephaletum* Maas 1959

Kensoort: *Conocephalum conicum*. Westhoff & Den Held (1969) noemen ook *Chrysosplenium alternifolium* als kensoort van de associatie, althans binnen Nederland. Aan de Bloemenbeek in Twente en de bovenloop van het Gasterse diepje in Noord-Drenthe komt deze soort in combinatie met *Conocephalum conicum* voor (Tabel I, opnamen 17-19). Aan andere Twentse beken echter - Bethlehemsebeek, Elsbeek (Driene), Lemselerbeek - liggen de groeiplaatsen weliswaar in directe nabijheid, maar toch duidelijk van elkaar gescheiden (in opnamen 13, 14 en 16 ontbreekt *Chrysosplenium alternifolium* dan ook). Dat beide soorten bij Maas (1959) in 5 van de 7 opnamen van

het *Pellio-Conocephaletum* samen voorkomen, is wel toe te schrijven aan de relatief grote proefvlakken van deze auteur. Maas (l.c.) suggereert nog dat *Bryum pallens* een kensoort van de associatie zou kunnen zijn; de gegevens van Rubers (1989) geven deze veronderstelling geen steun, evenmin als de geringe presentie en abundantie van *Bryum pallens* in de opnamen van Maas en Tabel I.

Constante begeleiders: Slechts enkele triviale soorten komen in het Nederlandse opnamemateriaal constant voor, te weten *Eurhynchium praelongum*, *Urtica dioica* en *Poa trivialis*; voorts *Mnium hornum* en *Pellia epiphylla*, die echter op grond van gegevens uit omringende landen als differentiërende soorten voor de eerste subassociatie moeten worden beschouwd. In meer dan de helft van de opnamen komt *Rhizomnium punctatum* voor, zij het meestal steriel en met geringe abundantie; dikwijls komt dit mos niet verder dan het juveniele stadium.

Opmerking: Voor verscheidene componenten die met een zekere regelmaat in het *Pellio-Conocephaletum* optreden, geldt dat zij dikwijls niet met zekerheid tot op de soort te determineren zijn. Dit geldt voor *Dryopteris carthusiana/dilatata* (vaak alleen juveniel aanwezig) en *Eurhynchium hians/speciosum* (zie noot 6 bij Tabel I). Zelfs het onderscheiden van niet-bloeiende *Poa nemoralis* en *Poa trivialis* is in het milieu van het *Pellio-Conocephaletum* soms verre van eenvoudig!

Type-opname (lectotype): Maas 1959, tabel 9, opname 5. Noord-Brabant, Hondsdonk bij Chaam (ten Z. van Breda), oever Roode Beek, 3 m<sup>2</sup>, mei 1956. 25 soorten vaatplanten (vnl. van het *Pruno-Fraxinetum*), 14 soorten blad- en levermossen. Deze Brabantse opname beant-



*Kegelmos op baksteen-beschoeiing aan de Tweekelerbeek bij Boekelo (foto Knol).*

woordt door de bedekkingscijfers van *Conocephalum conicum* (4) en *Pellia epiphylla* (2) beter aan het 'ideaalbeeld' van de associatie dan de drie Twentse opnamen in Maas' tabel 9, terwijl de grootte van het proefvlak geringer en daardoor adequater is dan bij sommige andere opnamen van dezelfde auteur. De opgave van *Glyceria plicata* (= *G. notata* subsp. *notata*) in de opname is twijfelachtig; vermoedelijk gaat het om *Glyceria fluitans*.

### Subassociaties

#### *1. Pellio-Conocephaletum pellietosum epiphyllae, subass. nova*

Differentiërende soorten: *Pellia epiphylla*, *Chiloscyphus polyanthos*, *Mnium hornum* (zwak) en *Isopterygium elegans*. *Chiloscyphus* is beperkt tot het onderste deel van de *Conocephalum*-zone, en komt bovendien voornamelijk voor in de rijkere vormen van de gemeenschap met een aanzienlijke inslag van bosplanten van het *Pruno-Fraxinetum*. (Over het al dan niet differentiërend zijn van vaatplantesoort-

ten voor deze en de volgende subassociatie wordt in dit artikel geen uitspraak gedaan, wegens de zeldzaamheid van de tweede subassociatie in ons land en de schaarste aan buitenlandse gegevens ter vergelijking.)

Type-opname: als de associatie.

Voorkomen: op steile tot loodrechte wanden van bosbeken, voornamelijk in het laagland; op zandig, kalkarm substraat en op met slib bedekte stenen constructies. Volledige opnamen met mossen en vaatplanten waren tot dusver alleen gepubliceerd uit Nederland (Twente, Noord-Brabant, Noord-Drenthe) en naburig Noordoost-België (Maas 1959). In Nederland in de pleistocene streken, met zwaartepunt in Twente; zie Tabel I, opnamen 1-23. Uit Noord-Brabant is alleen opnamemateriaal beschikbaar van Heeze (Maas l.c., zie p. 80) en Chaam. Stellig komt het *Pellio-Conocephaletum* in deze provincie op meer plaatsen voor, onder andere bij Hilvarenbeek (Luitingh & Van Melick 1981), Bostel (Van Melick 1992) en Bergeijk, maar over het algemeen is het toch niet zo goed ontwikkeld als in

Twente. Behalve op zand en leem groeit *Conocephalum* in Noord-Brabant vooral ook op baksteen en beton, soms op hout van paaltjes en dergelijke; naast *Pellia epiphylla*, *Marchantia polymorpha* en *Amblystegium riparium* worden ook *Lunularia cruciata*, *Fissidens bryoides* en *Rhynchostegium riparioides* als begeleiders aangetroffen (meded. H. van Melick). Een plantensociologische inventarisatie van deze begroeiingen is gewenst.

Mossen-microcoena die corresponderen met de subassociatie *pellietosum epiphyllae*, zijn met Duitse opnamen gedocumenteerd door Neumayr (1971) en Von Hübschmann (1975). Uit de verzameltabel van Von Hübschmann (1986, tabel 145) is kolom 13 tot deze subassociatie te rekenen. Opmerkelijk genoeg vermeldt Schade (1924) voor een Oostduits berggebied dat *Pellia epiphylla* en *Conocephalum conicum* op soortgelijke standplaatsen optreden, maar elkaar bijna overal volledig uitsluiten. Ook in de opnamen van Mamczarz (1978) uit Polen komen beide soorten niet samen voor.

Aan de onderrand van het *Pellio-Conocephaletum pellietosum epiphyllae* langs beken met relatief voedselarm water komt soms een zoom van *Scapania undulata* voor (Neumayr 1971; Luitingh & Van Melick 1981; Weeda 1986).

## 2. *Pellio-Conocephaletum mnietosum marginati*, subass. nova

Differentiërende soorten: *Mnium marginatum*, *Mnium stellare*, *Pellia endiviifolia*, *Cratoneuron filicinum*, buiten Nederland ook *Brachythecium rivulare* en wellicht *Ctenidium molluscum*. De honorering van *Cratoneuron filicinum* als differentiërende soort voor deze subassociatie gebeurt op grond van buitenlandse gegevens; in Nederland is dit mos alleen

aan de Noorbeek in het *Pellio-Conocephaletum* aangetroffen. *Mnium marginatum* is in Zuidoost-Nederland de naar verhouding meest voorkomende indicator van de kalkminnende vorm van het *Pellio-Conocephaletum*. Het is een uitgesproken schaduwplant, die in het laagland beperkt is tot het overspoelingsbereik van beken en rivieren en daar vaak - evenals de verwante *Rhizomnium punctatum* - in een juveniel stadium blijft steken. Behalve in de onderhavige associatie treedt het ook op in het *Chiloscypho-Mnietum* op overslibde boomvoeten (Barkman 1958a), bijvoorbeeld in Beken-delle bij Winterswijk; zijn optimum bereikt het echter niet aan beek- en rivieroevers maar veeleer op vochtige, schaduwrijke mergelwanden (met *Anomodon viticulosus*, *Thamnobryum alopecurum*, *Neckera* spp., *Encalypta streptocarpa*, *Tortula marginata* e.d.). Het kan dus niet als kensoort van het *Pellio-Conocephaletum* gelden. In Tabel I komt *Plagiothecium denticulatum* alleen in de tweede subassociatie voor, bij Maas (1959) echter in vier opnamen die tot de eerste subassociatie behoren, terwijl deze soort in buitenlandse publicaties niet voor *Conocephalum*-begroeiingen vermeld wordt. Daarom wordt zij niet als differentiërende soort opgevoerd.

Type-opname: dit artikel, Tabel I, opname 27; Zuid-Limburg, Noorbeek, zuidelijke oever van de Noorbeek nabij de Belgische grens, op leem,  $2 \times 1/2 \text{ m}^2$ , 23 april 1994. 11 soorten vaatplanten in de kruidlaag (vnl. van het *Pruno-Fraxinetum*); 9 soorten blad- en levermossen.

Voorkomen: op steile tot loodrechte wanden van bosbeken, rotskloven, enz.; op kalkrijk substraat, voornamelijk in berg- en heuvelgebieden. In Nederland

alleen bekend uit Zuid-Limburg en de Achterhoek (vgl. Barkman 1958b en Rubers 1989). Zie Tabel I, opnamen 24-29. Voor een Zuidwestduitse lokatie is een presentietabel van het bedoelde vegetatietype gepubliceerd door Philippi (1965). Fragmenten van deze subassociatie zijn te herkennen in enkele opnamen van Sebald (1975, tabel 5), eveneens uit Zuidwest-Duitsland. Ermee corresponderende mossen-microcoena zijn gedocumenteerd door opnamen uit Zuid- en Oost-Duitsland, Polen, Oostenrijk en Roemenië (Hagel 1966; Nörr 1969; Von der Dunk 1972; Mamczarz 1978: tabel 7, alléén opnamen 6-8!; in tabel 145 van Von Hübschmann, 1986: kolom 2, 4-9, 12). In de richting van het bedoelde vegetatietype wijzen voorts oudere, niet van opnamen voorziene beschrijvingen uit Letland en Zuid-Duitsland (Malta 1926; Herzog & Höfler 1944; Poelt 1954; Koppe 1955).

Enkele opnamen uit Noordoost-België (Maas 1959, tabel 9, opname 6; Bongers & Govers 1986) en van de Ratumsebeek bij Winterswijk (Tabel I, opnamen 24 en 25) geven overgangsvormen tussen de eerste en de tweede subassociatie weer met enerzijds *Pellia epiphylla* en/of *Mnium hornum*, anderzijds *Mnium marginatum* en/of *Mnium stellare*. Op grond van het overwicht van de tweede groep zijn de opnamen van de Ratumsebeek tot de subassociatie *mnietosum marginati* gerekend.

### 3. *Pellio-Conocephaletum inops*

Hiertoe behoren soortenarme of eensoortige, in elk geval volledig door *Conocephalum conicum* gedomineerde begroeiingen zonder *Pellia* of *Mniaceae*, eventueel wel met slaapmossen zoals *Eurhynchium* spp. Dergelijke Kegelmosvege-

taties zijn onder meer te vinden op muren van watermolens en andere muren langs riviertjes, en ook op schaduwrijke mergelwanden die niet (direct) aan waterkanten gelegen zijn. In tegenstelling tot aarden wanden worden deze stenige substraten niet snel aangetast door watererosie, en onder zulke omstandigheden is Kegelmos in staat zulke dichte en uitgestrekte maten te vormen dat er voor andere planten hoegenaamd geen plaats overblijft. Voorbeelden van een dergelijk *Pellio-Conocephaletum inops* zijn in Nederland onder meer te vinden op de watermolens van Singraven en Wylre, op beschoeiingen langs de Geul en de Jeker, en op de Geuldalwand tussen Valkenburg en Geulhem in Zuid-Limburg. Als gevolg van de vaak moeilijke benaderbaarheid van dergelijke groeiplaatsen zijn geen opnamen beschikbaar.

### Moeilijk 'plaatsbare' Kegelmosbegroeiingen

In het Savelsbos in Zuid-Limburg komt *Conocephalum conicum* op bijeengepoeld en -geschoven bodemmateriaal aan de rand van de 'vloer' van grubben voor (Tabel I, opname 30). Soms groeit het daar onder *Allium ursinum* (meded. K. van Dort). *Mnium marginatum* en *Mnium stellare* komen in dezelfde omgeving voor, echter op de wand van de grubben en niet samen met *Conocephalum*, zoals Kruijsen (1982) met enige verbazing vaststelt. Vermoedelijk is het waterregime hier, anders dan langs beken, niet in staat voldoende openingen in de *Conocephalum*-matten te maken om de tengere *Mnium*-plantjes een vestigingskans te geven. De bosvegetatie in de grub behoort volgens Van der Werf (1991) tot het *Aceri-*

*Fraxinetum*, maar de vegetatie van de grubbodem wordt door deze auteur bij wijze van 'micro-bosgemeenschap' onderscheiden als *Pruno-Fraxinetum conocephalotosum* - een wat verwarrende benaming, omdat de *Conocephalum*-begroeiingen van bosbeekwanden ook vaak zo nauw met het *Pruno-Fraxinetum* verwachten zijn.

Opmerkelijk is het gezamenlijk voorkomen van *Conocephalum conicum* en *Lunularia cruciata* in uiteenlopende omgeving: aan Zuidlimburgse beken (Tabel I, opnamen 27 en 28), in Noord-Brabant (meded. H. van Melick) en in het mondingsgebied van de grote rivieren. In buitenslands opnamemateriaal is de combinatie van beide soorten niet aangetroffen. *Lunularia* behoort evenals *Conocephalum* tot de *Marchantiales*; zij is een kosmopolitische cultuurvolger van mediterrane oorsprong (Herzog 1926; MacVicar 1926) en komt vooral voor op sterk door de mens bepaalde standplaatsen zoals tuinen en perken en vochtig plaveisel. Op twee plekken in het rivierengebied groeien beide forse thalleuze levermossen vlakdekkend op vlakke bodem, namelijk op een kale oever achter een basaltglooiing langs een van de killen in de Biesbosch (meded. A. van der Pluijm) en in een ruig, maar door golfslag schoongespoeld rietland langs het Kattendiep bij Kampereiland (meded. G. Dirkse).

Zowel de Kegelmossbegroeiingen van grubbodems als die in het rivierengebied zijn niet goed bij een van de genoemde subassociaties onder te brengen. (Meer) opnamemateriaal is nodig om over hun plantensociologische positie te beslissen.

#### Natuurbeheersaspecten

In principe kan het *Pellio-Conocephalium* zich langs bosbeken onbeperkt handhaven, zolang waterregime en -kwaliteit en omringend bos intact blijven. Beekkanalisaties betekenen veelal het eind voor dit vegetatietype, al kan zich pleksgewijs weleens een Kegelmossplakkaat handhaven. Vermindering van de steilte van de oever, afgenomen beschaduwing en/of watervervuiling kunnen leiden tot vergrassing van de beekoever, waarbij Kegelmoss achteruitgaat of verdwijnt. Aldus is bijvoorbeeld de groeiplaats aan de Lemselerbeek in Twente, waar de plant in de jaren zestig nog fructificeerde, na verlegging van de kruisende weg Deurningen-Weerselo sterk ingekrompen en fructificatie is hier de laatste decennia niet meer waargenomen. Funest is voorts het beschoeien van beekwanden met houten vlechtwerk.

Terwijl vestigingen op geïsoleerde plekken zich zelden voordoen, lijkt Kegelmoss zich binnen beeksystemen tamelijk gemakkelijk te verspreiden. Bij herstel van beektrajecten biedt beplanting van de beekoever met Zwarte els (*Alnus glutinosa*) verreweg de beste perspectieven voor instandhouding van houtwalbeken (Lohmeyer & Krause 1975). Ook Kegelmossvegetaties zullen hiervan stellig profiteren. Een mooi voorbeeld van een door Zwarte elzen omzoomde beek met welige groei van Kegelmoss geeft de Hegebeek in Zuid-Twente te zien.

#### Dankwoord

Met hartelijke dank aan: Gerard Dirkse voor het wegwijs maken in de fysiologische literatuur betreffende Kegelmoss en het doorgeven van een aantal groeiplaatsen; Rob Gradstein voor het ter inzage

geven van materiaal uit Herb. Utrecht; Huub van Melick voor het verschaffen van veel standplaats- en verspreidingsgegevens, met name uit Noord-Brabant; Prof. G. Philippi voor het verstrekken van relevante passages uit Duitse literatuur; Ben van Zanten voor het doorgeven van resultaten van experimenten met kegelmossporen; Piet Bremer, Wim Margadant, Arno van der Pluijm en Ben Wijlens voor gegevens uit Noordoostpolder, Gelderse Vallei, Biesbosch en Achterhoek; en voor het controleren van materiaal: Ben Kruijssen, Rienk-Jan Bijlsma en Wim Rubers (diverse bladmossen), Flip Sollman en Ben van Zanten (folieuze levermossen) en Bert Lokhorst (*Vaucheria*).

### Summary

Vegetation types dominated by the hepatic *Conocephalum conicum* are discussed, principally those along lowland brooks in the eastern and southern parts of the Netherlands. It is argued that they can be brought to one association, the *Pellio-Conocephaleetum* Maas 1959, which can be subdivided in three subassociations after the occurrence of calcifuge or calciphile species. Subassociation *pellietosum epiphyllae* (with *Pellia epiphylla*, *Chiloscyphus polyanthos*, *Mnium hornum*, *Isopterygium elegans*) occurs on soils poor in lime and is in the Netherlands locally rather common; elsewhere it is only known from Belgium and Germany. The more calcicolous subassociation *mnietosum marginati* (with *Mnium marginatum*, *Mnium stellare*, *Pellia endiviifolia*, *Cratoneuron filicinum*) is rare in the Netherlands, where it is confined to some southeastern regions, but it is known from many parts of Central Europe. Monospe-

cific stands of *Conocephalum conicum* and those with only some pleurocarpic mosses as companions are termed *Pellio-Conocephaleetum inops*. They are mainly found on stony substrata. Hitherto the *Pellio-Conocephaleetum* was placed in the class of spring communities (*Montio-Caradaminetea*), but the connections with this class seem rather loose. It might be more justly looked upon as a microcoenon within the *Pruno-Fraxinetum* (*Alno-Padiion*), which by turn is embedded in woodland types covering larger surfaces. The bryophytes in the association predominantly belong to the endohydric species. In a habitat so heavily governed by water as brook sides this seems paradoxal, but it is just the carpet of endohydric *Conocephalum* that prevents desiccation of the substratum.

### Gerefereerde literatuur

- Barkman, J.J. (1958a). Phytosociology and ecology of cryptogamic epiphytes. Assen. 627 pp.
- Barkman, J.J. (1958b). De voorjaarsexcursie naar Winterswijk. *Buxbaumia* 12: 33-45.
- Barkman, J.J. (1961). De verarming van onze mosflora. *Buxbaumia* 15: 52-59.
- Boerboom, J.H.A. (1960). De plantengemeenschappen van de Wassenaarse duinen. Diss. Meded. Landb.hogesch. Wageningen 60(10). 135 pp.
- Bolleter, E. (1905). *Fegatella conica* (L.) Corda. Eine morphologisch-physiologische Monographie. Inaug.-Diss. Zürich. Leipzig. 84 pp.
- Bongers, M.G.H. & A.A.M. Govers (1986). Het dal van de Hohn. Vegetatie en bodem van een natuurgebied in Noordoost-België. Publ. Natuurh.

- Gen. Limb. 35 (1/2). 44 pp.
- Booy, C. & S. Groenhuijzen (1959). De najaarsexcursie naar Hilversum, Spanderswoud en 't Hol. *Buxbaumia* 13: 1-9.
- Buch, H. (1945). Ueber die Wasser- und Mineralstoffversorgung der Moose 1. *Soc. Scient. Fenn., Comment. Biol.* IX, 16. 44 pp.
- Buch, H. (1947). Über die Wasser- und Mineralstoffversorgung der Moose 2. *Soc. Scient. Fenn., Comment. Biol.* IX, 20. 61 pp.
- Dunk, K. von der (1972). Moosgesellschaften im Bereich des Sandkeupers in Mittel- und Oberfranken. *Diss. Erlangen/Nürnberg*. 100 pp.
- Engraber, A. (1954). Über den Einfluß der Antrocknung auf die Assimilation und Atmung von Moosen und Flechten. *Flora* 141: 432-475.
- Hagel, H. (1966). Gesteinsmoosgesellschaften im westlichen Wienerwald. *Verhandl. Zool.-Bot. Ges. Wien* 105/106: 137-167.
- Herzog, Th. (1926). *Geographie der Moose*. (Jena.) Herdruckt Amsterdam 1974. 440 pp.
- Herzog, Th. & K. Höfler (1944). Kalkmoosgesellschaften um Golling. *Hedwigia* 82: 1-92.
- Hübschmann, A. von (1975). Moosgesellschaften des nordwestdeutschen Tieflandes zwischen Ems und Weser 2. *Erdmoos-Gesellschaften*. *Herzogia* 3: 275-326.
- Hübschmann, A. von (1986). *Prodromus der Moosgesellschaften Zentraleuropas*. *Bryophytorum Bibliotheca* 32. 413 pp. Berlin/Stuttgart.
- Koppe, F. (1955). Moosvegetation und Moosgesellschaften von Altötting in Oberbayern. *Feddes Repert.* 58: 92-144.
- Kruijzen, B. (1982). Terrestrische en epilithische mosgezelschappen in grubben van het Savelsbos (Zuid-Limburg). *Verslag SBB Limburg/Rijks-univ. Utrecht*. 92 pp.
- Lohmeyer, W. & A. Krause (1975). Über die Auswirkungen des Gehölzbewuchses an kleinen Wasserläufen des Münsterlandes auf die Vegetation im Wasser und an den Böschungen im Hinblick auf die Unterhaltung der Gewässer. *Schriften. Veget.* 9. 105 pp.
- Luitingh, A.J. & H. van Melick (1981). *Verslag van de najaarsexcursie 1978 naar Midden-Brabant*. *Buxbaumia* 10: 29-56.
- Maas, F.M. (1959). Bronnen, bronbeken en bronbossen van Nederland, in het bijzonder die van de Veluwezoom. *Diss. Meded. Landb.hogesch. Wageningen* 59(12). 166 pp.
- MacVicar, S.M. (1926). *The student's handbook of British hepatics*, ed. 2. 463 pp. Herdruckt 1971.
- Malta, N. (1926). Die Kryptogamenflora der Sandsteinfelsen in Lettland. *Acta Horti Bot. Univ. Latviensis* 1: 13-32.
- Mamczarz, H. (1978). *Brieflora i zbiorowiska mszaków Beskidu Sadeckiego*. 2. *Zbiorowiska mszaków*. *Monogr. Bot.* 56. 94 pp.
- Melick, H. van (1992). De voorjaarsexcursie 1989 omgeving Boxtel, bryologisch verslag. *Buxbaumia* 28: 9-16.
- Neumayr, L. (1971). Moosgesellschaften der südöstlichen Frankenalb und des Vorderen Bayerischen Waldes. *Hoppea* 29. 364 pp.
- Nörr, M. (1969). Die Moosvegetation des Naturschutzgebietes Bodetal. *Hercynia* 6: 345-435.
- Philippi, G. (1965). Die Moosgesellschaften

- ten der Wutachschlucht. Mitt. Bad. Landesver. Naturk. Naturschutz N.F. 8: 625-668.
- Philippi, G. & E. Oberdorfer (1977). Montio-Cardaminetea. In: E. Oberdorfer, Süddeutsche Pflanzengesellschaften, ed. 2, 1. Stuttgart/New York: 199-213.
- Poelt, J. (1954). Moosgesellschaften im Alpenvorland 1. Sitzungsber. Österr. Akad. Wiss. Math.-nat. Kl. 163: 141-174.
- Proctor, M.C.F. (1982). Physiological ecology: water relations, light and temperature responses, carbon balance. In: A.J.E. Smith (ed.), Bryophyte ecology: 333-381. London/New York.
- Rifot, M. & G. Barrière (1974). La conduction dans le thalle de l'Hépatique *Conocephalum conicum* (L.) Dum. 1. Etude du transit de l'eau à l'aide d'une solution d'acétate de sodium <sup>14</sup>C. Revue Bryol. Lichénol. 40: 45-52.
- Rubers, W.V. (1989). *Bryum* Hedw.; *Mnium* Hedw. In: A. Touw & W.V. Rubers, De Nederlandse bladmossen, Flora en verspreidingsatlas van de Nederlandse Musci (Sphagnum uitgezonderd) Natuurh. Bibl. KNNV 50. Utrecht: 258-290 resp. 300-302.
- Schade, A. (1924). Die Kryptogamischen Pflanzengesellschaften an den Felswänden der Sächsischen Schweiz. Ber. Deutsch. Bot. Ges. 41, Schlussheft: 49-59.
- Schade, A. (1934). Die Kryptogamische Pflanzenwelt an den Felswänden des Elbsandsteingebirges und ihre Lebensbedingungen. Feddes Rep. Beih. 76 (Beitr. Syst. Pflanzengeogr. 11): 12-32.
- Schaminée, J.H.J. & V. Westhoff (1994). Plantengemeenschappen van Nederland 10. Scheuchzerieta. Concept. Rapport I.B.N. Wageningen. 38 pp.
- Schaminée, J.H.J., A.H.F. Stortelder & V. Westhoff (1995; in druk). De Vegetatie van Nederland. 1. Grondslagen, methoden en toepassingen van de plantensociologie (Leiden/Utrecht).
- Sebald, O. (1975). Zur Kenntnis der Quellfluren und Waldsümpfe des Schwäbisch-Fränkischen Waldes. Beitr. Naturk. Forsch. SW-Deutschl. 34: 295-327.
- Siebum, M.B. & J.H.J. Schaminée (1991). Plantengemeenschappen van Nederland 8. Montio-Cardaminetea. Concept. Rapport R.I.N. Leersum. 27 pp.
- Slavík, B. (1965). The influence of decreasing hydration level on photosynthetic rate in the thalli of the hepatic *Conocephalum conicum*. In: B. Slavík (ed.), Water Stress in Plants, Proc. Symp. Prague Sept. 30 - Oct. 4, 1963. Prague: 195-201. @REFERENCE = Weeda, E.J. (1984). De botanische waarde van de Deurningerbeek. Natuur & Museum 28(2): 6-8.
- Weeda, E.J. (1986). Het levermos *Scapania undulata* (L.) Dumort. nieuw voor Twente. Gorteria 13: 77-80.
- Weeda, E.J. (1992). Zandviooltje (*Viola rupestris*) in de duinen van Noord-Kennemerland. Wetensch. Meded. KNNV 206. 87 pp.
- Werf, S. van der (1991). Bosgemeenschappen. Natuurbeheer in Nederland 5. Wageningen. 375 pp.
- Westhoff, V. (1949). Beken en beekdalen in Twente. In: A.F.H. Besemer e.a. (red.), In het voetspoor van Thijsse. Wageningen: 36-64.
- Westhoff, V. & A.J. den Held (1969). Plantengemeenschappen in Nederland. Bibl. KNNV 16. Zutphen.