

Vloedschedemos (*Timmia megapolitana*) ecologisch en plantensociologisch beschouwd

Eddy Weeda, Arno van der Pluijm & Christian Berg

De vondst van vloedschedemos (*Timmia megapolitana*) in de Sliedrechtse Biesbosch in 1992 (Van der Pluijm 1993; 2010) behoort tot de meest intrigerende botanische ontdekkingen die in de laatste decennia in Nederland gedaan zijn. Na een reeks nieuwe epifyten voor de Nederlandse mosflora kon dit mos worden verwelkomd als eerste nieuwkomer in een meer terrestrisch milieu in de Biesbosch.

Weliswaar bewoont *Timmia megapolitana* een uitgestrekt areaal – de gematigde en koelere zone van het noordelijk halfrond – maar in grote delen van Europa komt het slechts sporadisch voor (Brassard 1984; Porley & Ellis 2002). Zijn zeldzaamheid is moeilijk te verklaren omdat het binnen deelgebieden van zijn areaal erg specifieke eisen aan zijn standplaats stelt, maar over zijn hele areaal genomen in nogal uiteenlopende ecologische context optreedt. Opvallend is ook dat het lokaal vaak in aanzienlijke hoeveelheid is aan te treffen.

Anders dan de overige *Timmia*-soorten is *T. megapolitana* een laaglandbewoner. In Midden- en West-Europa concentreert haar voorkomen zich in landen langs de Oostzee en de Noordzee. In noordelijk Midden-Europa zou men haar voor een relict kunnen houden, omdat zij slechts op weinige, ver uiteengelegen plekken is gevonden met als standplaats kalkmoerassen en kalkhellingen, waar zij nu grotendeels is verdwenen (Koppe & Koppe 1955; Bednarek-Ochyra et al. 1994). Een groeiplaats nabij de Poolse havenstad Elbląg betrof echter een kalkrijk wegtalud, waar verscheidene pollen met een gezamenlijk oppervlak van zo'n 2 m² groeiden (Kalmuss 1897). *Timmia* hield hier meer dan 60 jaar stand, totdat zij aan bebouwing ten offer viel (Dietzow 1937-'39). Meer noordoostwaarts schuift zij nog verder in urbane richting op. In Estlands tweede stad Tartu stond zij op de domheuvel (Malta 1930), in

Finlands grootste steden Helsinki en Turku in gazons; de vindplaats in Helsinki betrof de botanische tuin (Buch 1947). *Timmia megapolitana* blijkt dus antropogene milieus te kunnen koloniseren: opnieuw een verschil met de andere vertegenwoordigers van hetzelfde geslacht (Brassard 1984).

In Nederland en Engeland bewoont zij zoetwatergetijdengebieden, een milieutype dat sterk lijkt te verschillen van de Midden-Europese groeiplaatsen. Beter sluit het aan bij haar voorkomen langs Siberische rivieren, al is daar geen sprake van getijdenwerking. Zowel in Nederland als in Engeland is haar vestiging waarschijnlijk van recente datum, al moet in aanmerking worden genomen dat de waterrijkdom van haar milieu haar ontdekking kan hebben bemoeilijkt (Porley 2013). Als verspreiders komen eenden en ganzen in aanmerking (Porley & Ellis 2002).

Gezien haar zeldzaamheid en de verdwijning van vroegere groeiplaatsen verdient *Timmia megapolitana* op Europese schaal erkenning als Rode-Lijstsoort (Maslovsky 2005; Porley 2013), ook al lijkt zij in sommige Oost-Europese landen tot dusver beter stand te houden dan verder westwaarts (Ingerpuu et al. 2005; Maslovsky 2005). Het complexe beeld van haar standplaats en verspreiding maakt het echter moeilijk sleutelfactoren te benoemen die haar voorkomen bepalen.

In dit artikel wordt vloedschedemos onder een plantensociologisch vergrootglas gelegd: aan de hand van literatuurgegevens (Tabel 1) en micro-opnamen uit de Biesbosch (Tabel 2) wordt nagegaan met welke mossen het in diverse gebieden samen voorkomt. Vervolgens proberen we de overeenkomsten in ecologie van *Timmia megapolitana* op de ogenschijnlijk sterk van elkaar verschillende standplaatsen te formuleren.

Tabel 1. Vergelijking van rivierbegeleidende mossengemeenschappen met *Timmia megapolitana* in Siberië en Noordwest-Europa.

xx = co-dominant met *Timmia* optredend, x = in gezelschap van *Timmia* optredend, (x) = van dezelfde locatie(s) en hetzelfde milieu vermeld, maar niet expliciet als metgezel van *Timmia* genoemd.

* vóór de soortnaam: ontbrekend in het Noordwest-Europese laagland.

¹ als *Didymodon insulanus*.

Gegevens voor Lena en Jenisej ontleend aan Lindberg & Arnell (1889; 1890) en Arnell (1913; 1930); voor de Biesbosch (Otter- en Sterlinggriend) aan Van der Pluijm (2010); voor Wheat Fen in Norfolk aan Porley & Ellis (2002).

mossoort	Lena	Jenisej	Biesbosch	Wheat Fen	naam bij Arnell
* <i>Myurella julacea</i>	x				
* <i>Tortula mucronifolia</i>	x				
<i>Calliergonella lindbergii</i>	x	(x)			<i>Stereodon arcuatus</i>
* <i>Campylophyllum sommerfeltii</i>	x	(x)			<i>Campyllum hispidulum</i>
<i>Distichium capillaceum</i>	x	x			<i>Swartzia montana</i>
<i>Conocephalum conicum</i>	(x)	x			<i>Hepatica conica</i>
* <i>Myuroclada maximoviczii</i>		xx			<i>Hypnum concinnum</i>
<i>Pellia neesiana</i>		x			<i>Marsilia neesii</i>
* <i>Entodon compressus</i>		x			
<i>Bryum pseudotriquetrum</i>	x		(x)		<i>Bryum ventricosum</i>
<i>Bryoerythrophyllum recurvirostre</i>	x	(x)	(x)		<i>Barbula rubella</i>
<i>Sanionia uncinata</i>	x	x	(x)		<i>Amblystegium uncinatum</i>
<i>Plagiomnium cuspidatum</i>		x	(x)		<i>Astrophyllum silvaticum</i>
<i>Brachythecium salebrosum</i>		x	(x)		<i>Hypnum plumosum</i>
<i>Homalia trichomanoides</i>		x	x		
<i>Leskea polycarpa</i>	(x)	(x)	x	(x)	
<i>Oxyrrhynchium hians</i>	(x)	(x)	x	x	<i>Hypnum swartzii</i>
<i>Leptodictyum riparium</i>	(x)	(x)	x		<i>Amblystegium riparium</i>
<i>Plagiomnium ellipticum</i>	(x)		x	(x)	<i>Astrophyllum rugicum</i>
- <i>Plagiomnium affine</i> s.l.		x			<i>Astrophyllum cuspidatum</i>
<i>Amblystegium varium</i>	(x)		x	(x)	
<i>Marchantia polymorpha</i>	(x)		x	(x)	
<i>Amblystegium serpens</i>	(x)	(x)	x	x	
<i>Brachythecium mildeanum</i>		(x)	xx		<i>Hypnum mildei</i>
<i>Calliergonella cuspidata</i>		(x)	xx	(x)	<i>Acrocladium cuspidatum</i>
<i>Fissidens gymnanthus</i>			x		
<i>Plagiomnium rostratum</i>			x		
<i>Didymodon vinealis</i>			x	(x) ¹	
<i>Lophocolea bidentata</i>			x	(x)	
<i>Kindbergia praelonga</i>			xx	(x)	
<i>Brachythecium rutabulum</i>			xx	x	
<i>Fissidens taxifolius</i>			x	x	
<i>Lunularia cruciata</i>			x	x	
<i>Rhynchostegium confertum</i>				x	

Vloedschedemos in de omgeving van de Oostzee

De naam *Timmia megapolitana* verwijst naar de ontdekking van dit mos door Joachim Christian Timm (1734-1805), die het aantrof in de omgeving van zijn woonplaats Malchin in de Noordoost-Duitse landstreek Mecklenburg. Hij stuurde zijn vondst naar Johannes Hedwig, die zowel de

ontdekker als de streek (gelatiniseerd tot *Megapolis*) vernoemde in zijn beschrijving van deze mossoort (Hedwig 1787). Wat de groeiplaats betreft, vermeldt Hedwig dat dit mos in dichte pollen groeide in moeras-sig weinig grasland rijk aan *Carex dioica*, nabij Malchin in de weide van de Lalaberg. Een jaar na Hedwig publiceerde Timm zelf over deze en andere vondsten in een flora-

overzicht van Mecklenburg-Schwerin, dat hij aan zijn mentor Hedwig opdroeg (Timm 1788). Voor de veenweide bij de Lalaberg vermeldt hij behalve *Timmia megapolitana* ook *Campyllum stellatum* en *Bryoerythrophyllum recurvirostre*, gewone moerasplanten als *Ranunculus flammula* en *Juncus articulatus* maar ook kieskeuriger soorten als *Epipactis palustris*, *Dianthus superbus* en de genoemde *Carex dioica*. Als klapstuk herbergde het veen twee noordelijke veenplanten, die in Midden-Europese laaglandgebieden zeer zeldzaam waren en nu grotendeels zijn verdwenen: *Pedicularis sceptrum-carolinum* en *Saxifraga hirculus*. Voor vochtige, maar niet als venig aangeduide graslanden bij de Lalaberg noemt Timm *Angelica sylvestris*, *Persicaria bistorta*, *Anacamptis morio* en *Linum catharticum*. Op droge plekken op de berg groeiden onder meer *Botrychium lunaria*, *Gentianella campestris*, *Hypochaeris maculata*, *Koeleria macrantha* en *Pulsatilla pratensis*. Plantensociologisch vertaald betekent dit een zonerings van drie basenrijke biotopen, van droog grasland (op de grens van *Nardetea* en *Festuco-Brometea*) via vochtig grasland (*Calthion palustris*) naar veenmoeras (*Caricion davallianae*) dat eveneens als grasland werd gebruikt. De basenrijkdom van het veen was te danken aan kalkrijke afzettingen hogerop in de berg. Berg & Berg (1995) karakteriseren het terrein als een met kalkrijk water doorstroomd veen, dat van nature gevrijwaard was van ontwikkeling tot bos. Door achtereenvolgens ontwatering, bemesting en omploegen is dit veensysteem vernietigd. Omstreeks 1870 was *Timmia*, die van continue wateraanvoer afhankelijk lijkt, in de weide bij de Lalaberg al niet meer terug te vinden. Intussen is deze berg grotendeels afgegraven en wordt het aangrenzende bekken gebruikt voor intensieve, grootschalige landbouw, zodat herstel voorgoed uitgesloten is (Berg & Berg 1995).

Terwijl *Saxifraga hirculus* en *Pedicularis sceptrum-carolinum* als noordelijke veenrelicten kunnen worden betiteld, is deze kwalificatie niet van toepassing op *Timmia megapolitana*, die in de gematigde streken thuishoort en in grote delen van de boreale zone ontbreekt. Bednarek-Ochyra et al.

(1994) zien haar als een relict uit het Boreaal – een vroege periode binnen het Holocene – waarin zij het Midden-Europese laagland bereikte als begeleider van het naaldbos (speciaal fijnsparrenbos) dat zich westwaarts uitbreidde vanuit niet met ijs bedekte delen van Siberië. Haar voorkomen in kalkmoerassen en wilgenvloedbossen wijst echter niet in de richting van een relatie met naaldbos.

Koppe & Koppe (1955) geven een overzicht van de vroegere vindplaatsen in Noordoost-Duitsland en noordelijke (voormalig Duitse) delen van Polen. De enige andere met herbariummateriaal gedocumenteerde locatie in het noordoosten van het huidige Duitsland lag op een krijtkliff aan de Oostzee op Rügen. Hier zou *Timmia* door te uitbundig verzamelen zijn verdwenen, waarschijnlijk ook reeds vóór 1900. Vermoedelijk stond zij op kwelplekken, die tegenwoordig met *Palustriella commutata* zijn bezet. Van een 19^{de}-eeuwse opgave voor hooilanden langs de Schalsee bij Lauenburg aan de Elbe (Hübener 1833) is geen latere bevestiging noch bewijsmateriaal bekend; reeds Fiedler (1844) zocht hier tevergeefs naar *Timmia*. Hij en later ook Koppe & Koppe (1955) betwijfelen daarom deze melding, hoewel zij qua standplaats wel past in het beeld van de verdwenen Noord-Duitse en Poolse groeiplaatsen. Verder zuidwaarts in Duitsland is *Timmia megapolitana* in de 19^{de} eeuw eenmaal gevonden in het Bovenrijndal ten zuidwesten van Heidelberg, in een eendenvijver (Sauer 2001; Meinunger & Schröder 2007). Deze standplaats doet verspreiding door watervogels vermoeden, zoals ook Porley & Ellis (2002) veronderstellen voor de Engelse vindplaats.

De beschrijving van Koppe & Koppe (1955) wekt de indruk dat *Timmia* in het westen en noorden van Polen in kalkgraslanden groeide. Eén van deze locaties, bij Nakło ten noordoosten van Poznań, wordt echter door de ontdekker Torka (1909) beschreven als een vloeuweide met veel *Betula humilis* (opnieuw een veenrelict!). Hier stond *Timmia* op de noordkant van lage welvingen in gezelschap van de kalk- en vochtminnende topkapselmossen *Bryum pseudotriquetrum*, *B. intermedium* en *Philonotis*

Tabel 2. Opnamen van mossengemeenschappen in de Otter- en de Sterlinggriend (Sliedrechtse Biesbosch). Auteurs: vD = K.W. van Dort, H = P.H. Hovenkamp, K = Th.B.M. Kerkhof, W = E.J. Weeda. Data: 18 april 2006, 9 mei 2007, 3 april 2010, 24 april 2014. Terrein: O = Ottergriend, S = Sterlinggriend. * = mosfragment, niet met zekerheid op soort te determineren.

Tabelnummer	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
Terrein	O	O	O	O	O	S	S	S	S	O	S	O	O
Auteur	W	KW	KW	W	W	KW	vD	vD	KW	vD	vD	KW	KW
Jaar (20..)	10	07	07	07	14	06	06	06	06	06	06	06	06
Lengte proefvlak (dm)	6	1,5	8	1,5	7	4	10	10	5	10	10	10	4
Breedte proefvlak (dm)	1,5	1,5	1,5	1,5	1,5	1	2	2	4	2	2	1,5	0,8
Opp. proefvlak (dm ²)	9	2,25	12	2,25	10,5	4	20	20	20	20	20	15	3,2
Expositie	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Inclinatie (graden)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Bedekking kruidlaag (%)	10	20	20	-	2	20	10	25	20	20	2	10	2
Bedekking moslaag (%)	80	40	90	90	70	80	35	75	90	85	75	100	90
Bedekking algenlaag (%)	-	80	-	-	30	20	10	5	7	10	5	-	-
Hoogte kruidlaag (cm)	10	20	15	-	3	15	15	25	30	20	25	10	5
Aantal vaatplanten	7	5	8	0	4	6	3	3	9	5	5	7	1
Aantal mossoorten	2	2	3	1	5	3	4	4	5	5	7	8	11

GOUDWIENEN

Vaucheria spec.	.	5	.	.	3	2b	2a	1	2a	2a	1	.	.
-----------------	---	---	---	---	---	----	----	---	----	----	---	---	---

BLAD- EN LEVERMOSSEN

- mesotrafente moerasmossen

Plagiomnium ellipticum	4	3	1	.	2b	.	1	.	.	.	.	.	.
Calliergonella cuspidata	2a	2b	5	.	2a	2b	2a	3	4	.	.	2a	1
<u>Timmia megapolitana</u>	.	.	.	5	3	4	1	1	3	3	3	3	2a
Brachythecium mildeanum	.	.	.	.	.	.	2a	3	1	2a	3	2a	4
Bryum pseudotriquetrum	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.

- eutrafente moerasmossen

Amblystegium varium	.	.	.	.	.	+	.	.	.	+	.	2a	.
Leptodictyum riparium	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.	.

- eutrafente ruigtemossen en ubiquisten

Kindbergia praelonga	.	.	.	.	.	.	.	1	1	2a	1	2b	1
Lophocolea bidentata	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+
Amblystegium serpens	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1
Brachythecium rutabulum	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+

- kleimossen en verdichtingsindicatoren

Oxyrrhynchium hians	.	.	.	.	2a	.	.	.	.	.	.	.	.
Fissidens taxifolius	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	1
Lunularia cruciata	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	+	2a
Marchantia polymorpha	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2a

- epifyten van overslibde stammen

Homalia trichomanoides	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.
Fissidens gymnanthus	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1
Leskea polycarpa	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.

Addenda: de volgende soorten komen in één opname in geringe hoeveelheid (1, + of r) voor: in opname 1 *Agrostis stolonifera*; in opname 5 *Oxyrrhynchium speciosum*; in opname 10 *Jacobaea paludosa*; in opname 17 *Angelica sylvestris* en *Rubus caesius*; in opname 24 *Drepanocladus aduncus* en *Poa pratensis*; in opname 27 *Hypnum cupressiforme* en *Asplenium scolopendrium*.

14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	Tabelnummer
0	S	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	S	S	Terrein
K	HW	W	KW	W	W	W	vD	W	W	W	W	HW	HW	Auteur
06	10	14	06	14	14	14	06	10	10	10	10	10	10	Jaar (20..)
2	2	10	5	6	12	10	10	8	1	10	4	5	15	Lengte proefvlak (dm)
1	2	1,5	1,2	2	1	1	1	1	1	3	2	5	2	Breedte proefvlak (dm)
2	4	15	6	12	14	10	10	10	1	30	6	25	30	Opp. proefvlak (dm ²)
-	N	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0	N	Expositie
-	90	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	90	45	Inclinatie (graden)
-	-	30	10	5	15	20	20	30	10	30	10	1	10	Bedekking kruidlaag (%)
90	100	98	90	90	90	60	95	60	90	90	90	80	100	Bedekking moslaag (%)
-	-	1	-	-	-	10	2	40	-	-	-	-	-	Bedekking algenlaag (%)
-	-	35	15	10	15	25	20	20	15	20	10	10	15	Hoogte kruidlaag (cm)
0	0	6	6	2	6	7	4	8	4	9	6	2	2	Aantal vaatplanten
11	9	6	6	6	4	3	5	3	9	8	5	6	7	Aantal mossorten

. . + . . . 2a 1 3 Nopjeswier spec.

.	.	[r]*	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	Stomp boogsterrenmos
1	.	.	3	.	.	.	1	.	.	.	.	.	.	Gewoon puntmos
2b	2a	5	2a	1	3	4	.	.	.	.	.	.	.	<u>Vloedschedemos</u>
2a	.	.	.	.	.	.	2a	.	.	.	.	.	2a	Moerasdikkopmos
.	.	.	.	.	.	.	.	r	2a	.	.	.	.	Veenknikmos

. . . . [r]* Oeverpluisdraadmos
. . + Beekmos

2a	4	1	2a	3	.	.	1	.	+	4	2a	4	2b	Fijn laddermos
+	+	.	.	+	.	.	.	.	r	.	+	.	1	Gewoon kantmos
1	.	.	.	.	.	.	.	.	2a	2a	1	.	2a	Gewoon pluisdraadmos
+	2a	+	2a	3	2b	1	.	2b	3	2a	3	+	4	Gewoon dikkopmos

.	.	.	3	.	2a	+	.	.	.	1	.	.	.	Kleisnavelmos
1	2a	.	.	2a	+	.	.	.	.	+	.	.	.	Kleivedermos
4	1	.	.	.	.	.	3	3	+	2a	2b	+	.	Halvemaantjesmos
2a	.	.	+	.	.	.	2b	.	.	.	.	.	.	Parapluitjesmos

. 1 + . . 2b . Spatelmos
1 + 1 1 . . 1 . Vloedvedermos
. + + Uiterwaardmos

Tabelnummer	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
Terrein	0	0	0	0	0	S	S	S	S	0	S	0	0
Auteur	W	KW	KW	W	W	KW	vD	vD	KW	vD	vD	KW	KW
Jaar (20..)	10	07	07	07	14	06	06	06	06	06	06	06	06
Lengte proefvlak (dm)	6	1,5	8	15	7	4	10	10	5	10	10	10	4
Breedte proefvlak (dm)	2	1,5	1,5	1,5	1,5	1	2	2	4	2	2	1,5	8
Opp. proefvlak (dm ²)	9	2,25	12	22,5	10,5	4	20	20	20	20	20	15	32
Expositie	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Inclinatie (graden)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Bedekking kruidlaag (%)	10	20	20	-	2	20	10	25	20	20	2	10	2
Bedekking moslaag (%)	80	40	90	90	70	80	35	75	90	85	75	100	90
Bedekking algenlaag (%)	-	80	-	-	30	20	10	5	7	10	5	-	-
Hoogte kruidlaag (cm)	10	20	15	-	3	15	15	25	30	20	25	10	5
Aantal vaatplanten	7	5	8	0	4	6	3	3	9	5	5	7	1
Aantal mossoorten	2	2	3	1	5	3	4	4	5	5	7	8	11

- mossen van kalkrijke wanden

Plagiomnium rostratum	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	+	r	.
Didymodon vinealis	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2m	.	.
Plagiomnium cuspidatum	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.

- overige

Rhynchostegium confertum	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
--------------------------	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---

KORSTMOS

Lepraria lobificans	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
---------------------	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---

VAATPLANTEN

- moerasplanten

Equisetum fluviatile	.	.	+	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.
Myosotis scorpioides * scorpioides	.	+	+	.	.	1	+	.	.	.	.	r	.
Galium palustre	1	+	+	.	.	+	.	.	.	.	+	.	.
Cardamine pratensis	1	+	+	.	.	1	2a	.	r	2a	.	1	.
Lycopus europaeus	.	.	2a	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Callitriche spec.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.
Cardamine amara	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.	.	.	.
Caltha palustris * araneosa	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.

- ruigteplanten

Impatiens capensis	.	2b	2a	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Symphytum officinale	.	.	r	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Valeriana officinalis	+	.	.	.	.	.	+	+	+	+	+	1	.
Urtica dioica	1	2a	.	.	.	2a	.	2b	2a	2a	+	+	+
Impatiens glandulifera	1	.	+	.	+	+	.	.	+	.	+	r	.
Galium aparine	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.
Filipendula ulmaria	.	.	.	.	+	.	.	.	r	.	.	.	.
Poa trivialis	.	.	.	.	.	.	.	1	1	.	+	.	.

- overige

Persicaria mitis	1	.	.	.	r	.	.	.	.	.	.	.	.
Ranunculus repens	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	r	.
Festuca gigantea	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	1	.
Anthriscus sylvestris	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Polypodium vulgare	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.

14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	Tabelnummer
0	S	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	S	S	Terrein
K	HW	W	KW	W	W	W	vD	W	W	W	W	HW	HW	Auteur
06	10	14	06	14	14	14	06	10	10	10	10	10	10	Jaar (20..)
2	2	10	5	6	12	10	10	8	1	1	4	5	15	Lengte proefvlak (dm)
1	2	1,5	1,2	2	1	1	1	1	1	3	2	5	2	Breedte proefvlak (dm)
2	4	15	6	12	14	10	10	10	1	3	6	25	3	Opp. proefvlak (dm ²)
-	N	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0	N	Expositie
-	90	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	90	45	Inclinatie (graden)
-	-	30	10	5	15	20	20	30	10	30	10	1	10	Bedekking kruidlaag (%)
90	100	98	90	90	90	60	95	60	90	90	90	80	100	Bedekking moslaag (%)
-	-	1	-	-	-	10	2	40	-	-	-	-	-	Bedekking algenlaag (%)
-	-	35	15	10	15	25	20	20	15	20	10	10	15	Hoogte kruidlaag (cm)
0	0	6	6	2	6	7	4	8	4	9	6	2	2	Aantal vaatplanten
11	9	6	6	6	4	3	5	3	9	7	5	6	7	Aantal mossorten
.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2a	.	.	.	Gesnaveld boogsterrenmos
.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	Muurdubbeltandmos
.	.	.	.	.	.	.	.	.	3	.	.	.	.	Spits boogsterrenmos
.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2a	.	Boomsnavelmos
.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2a	.	Gelobde poederkorst
.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	Holpijp
.	.	2a	.	.	.	2a	+	.	.	.	1	.	.	Moerasvergeet-mij-nietje
.	.	.	+	.	r	+	.	1	.	.	1	.	.	Moeraswalstro
.	.	2a	1	+	2a	+	+	2b	+	1	1	.	.	Pinksterbloem
.	.	.	.	.	.	.	.	r	.	.	.	.	.	Wolfspoot
.	.	.	.	.	.	+	.	r	.	.	.	.	.	Sterrenkroos spec.
.	.	.	.	.	.	.	.	2a	.	.	.	.	.	Bittere veldkers
.	.	.	.	.	.	.	.	r	.	.	2a	.	.	Spindotterbloem
.	.	2a	.	.	+	+	.	.	.	.	.	.	.	Oranje springzaad
.	.	.	r	.	.	.	.	.	.	.	.	r	.	Gewone smeewortel
.	.	.	.	.	.	.	+	.	+	.	.	.	.	Echte valeriaan
.	.	.	.	.	.	+	.	2a	+	2b	.	.	.	Grote brandnetel
.	.	r	.	+	+	2a	.	.	1	2m	1	r	.	Reuzenbalsemien
.	.	.	.	.	r	.	.	.	.	.	.	.	.	Kleefkruid
.	.	2a	.	.	+	.	.	.	.	2a	.	.	.	Moerasspirea
.	.	1	.	.	.	.	.	.	.	1	.	.	.	Ruw beemdgras
.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	Zachte duizendknoop
.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	Kruipende boterbloem
.	.	.	+	.	.	.	+	r	+	r	.	.	.	Reuzenzwenkgras
.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	r	+	.	.	Fluitenkruid
.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2a	Gewone eikvaren

marchica, terwijl op kale plekken *Riccia glauca* en *Marchantia polymorpha* groeiden. De meest recente Poolse groeiplaats – ten noordoosten van Lublin, ontdekt in het midden van de vorige eeuw – was een alkalisch moeras met *Carex acuta* en als dominant in de moslaag *Scorpidium scorpioides*; ook *Calliergon giganteum*, *Pseudocalliergon lycopodioides* en *Calliergonella cuspidata* vergezelden *Timmia* op deze locatie (Jasnowski 1956; Bednarek-Ochyra et al. 1994). Zij is dus op wijd uiteengelegen plekken aangetroffen in gezelschap van basenminnende moerasmossen, waarvan het sortiment per vindplaats verschilde.

Voor zover *Timmia megapolitana* op krijthellingen groeide, ging het vermoedelijk om plekken met uittredend water of binnen het bereik van spatwater. Behalve op Rügen werd zij ook in de buurt van Estlands hoofdstad Tallinn op een krijtkliff aangetroffen; een andere groeiplaats lag op kalkrotsen aan een waterval nabij de noordkust van dit land (Malta 1930).

19^{de}-eeuwse vondsten langs de Siberische rivieren Jenisej en Lena

In 1876 nam de Zweedse botanicus Hampus Wilhelm Arnell (1848-1932) deel aan een expeditie langs de Jenisej, de middelste van de drie grote rivieren in Siberië, waar hij talrijke mossen verzamelde ten behoeve van een overzicht van de mosflora van Noord-Azië (Lindberg & Arnell 1889; 1890). Pas tegen het eind van zijn leven gaf hij een geografisch-ecologisch overzicht van zijn vondsten, dat onvoltooid bleef (Arnell 1928; 1930). Verder determineerde hij de mossen die in 1898 door H. Nilsson-Ehle zijn verzameld langs de door Oost-Siberië stromende Lena, waarvan hij in 1913 een overzicht publiceerde. Langs beide rivieren werd *Timmia megapolitana* aangetroffen, langs de Jenisej van 58° 20' tot 68° 25' en langs de Lena van ca. 55° tot 66° 40' N.Br. (Arnell 1913). Bij de Lena-expeditie lag het accent op de gebieden boven de poolcirkel, zodat het geringe aantal *Timmia*-vondsten (drie, op zeer ver uiteen gelegen locaties) niet als teken van zeldzaamheid hoeft te worden opgevat.

Volgens Lindberg & Arnell (1890, p. 25) kwam *T. megapolitana* in het Zuid-Siberische oerwoudgebied algemeen voor. Met betrekking tot haar standplaats en gezelschap langs de Jenisej werd in de Nederlandse mossenliteratuur sinds Barkman (1958) verwezen naar Arnells overzicht uit 1928/'30, maar diens informatie uit 1889/'90 heeft een meer samenvattend karakter en bredere geldigheid.

Timmia groeide aan de Jenisej op met slib bedekte, vitale of enigszins rottende stammen binnen overstromingsbereik. Vaak betrof het *Salix viminalis* (Arnell 1930, p. 17), een struikwilg die geldt als één de stamouders van *Salix × dasyclados*, die in de Biesbosch een grote plaats inneemt. Samen met het fraaie, forse, Noord- en Oost-Aziatische (ook in Alaska voorkomende) slaapmos *Myuroclada maximoviczii* vormde zij het meest massaal optredende en karakteristieke bestanddeel van de mosvegetatie op zulke plaatsen. In het door deze mossen beheerste mosdek kwamen als bijmengsels vaak *Conocephalum conicum*, *Plagiomnium cuspidatum*, *P. affine* s.l., *Brachythecium salebrosum* en *Sanionia uncinata* voor (Lindberg & Arnell 1890, p. 25). Ook *Pellia neesiana*, *Distichium capillaceum*, *Homalia trichomanoides* en *Entodon compressus* groeiden samen met *Timmia* (Lindberg & Arnell 1889, p. 69; 1890, p. 88-89, 158). Deze soorten zijn in Tabel 1 met x aangegeven (*Myuroclada* met xx, wegens co-dominant optreden). Onder *Conocephalum conicum* en *Myuroclada maximoviczii* vinden we deels overeenkomstige soortenlijstjes. Binnen overstromingsbereik werd *Conocephalum* vergezeld door *Timmia*, *Plagiomnium cuspidatum*, *P. affine* s.l., *Oxyrrhynchium hians* en *Brachythecium salebrosum* (Lindberg & Arnell 1889, p. 10). Begeleiders van *Myuroclada maximoviczii* waren *Timmia*, *Homalia*, *Leskea polycarpa*, *Plagiomnium cuspidatum* en *Campylophyllum sommerfeltii* (Lindberg & Arnell 1890, p. 129). De aldus 'indirect genoemde metgezellen' van *Timmia* – *Oxyrrhynchium hians*, *Leskea polycarpa* en *Campylophyllum sommerfeltii* – staan in Tabel 1 met (x) gemarkeerd. Later geeft Arnell (1930, p. 6) nog eens een opsomming van zo'n twintig mossen die in het zuidelijke woudgebied van Siberië op

bemodderde bomen binnen overstromingsbereik van de Jenisej groeiden, waaronder uiteraard weer *Timmia megapolitana*. Ook deze opsomming levert nog een aantal indirect genoemde metgezellen, die in Tabel 1 eveneens de aanduiding (x) krijgen. Om de tabel niet te lang te maken zijn alleen de (x)-soorten opgenomen die in minstens één andere kolom aanspraak kunnen maken op een x.

Arnell (1928) verdedigt met verve het gebruik van mossennamen volgens zijn kompaan S.O. Lindberg, waarvan vele volgens de huidige nomenclatuurregels ongeldig zijn en in de vergetelheid zijn geraakt. Daarom is in de laatste kolom van Tabel 1 aangegeven onder welke naam een soort door Arnell wordt genoemd, als deze tegenwoordig niet meer gangbaar is. Zo wordt *Mnium* (= *Plagiomnium*) *cuspidatum* genoemd als synoniem onder *Astrophyllum silvaticum*, terwijl bij *Astrophyllum cuspidatum* als synoniem *Mnium affine* (= *Plagiomnium affine* s.l.) wordt opgevoerd. Mogelijk wordt hiermee *Plagiomnium ellipticum* bedoeld, maar die wordt pas later onderscheiden onder de naam *Astrophyllum rugicum*, wanneer Arnell (1913) Ehle's materiaal van de Lena reviseert. Hij vindt dan onder zijn eigen collecties ook materiaal van *Plagiomnium ellipticum* van de oevers van de Jenisej, dat echter buiten het (zeer lange!) traject met *Timmia* is verzameld, deels stroomopwaarts en deels stroomafwaarts.

Voor twee vindplaatsen langs de Lena noemt Arnell (1913) op verspreide plaatsen in zijn verslag een aantal mossen die samen met *Timmia megapolitana* voorkwamen; waarschijnlijk trof hij ze gemengd in collecties van Nilsson-Ehle aan. Hiervan kwamen *Bryoerythrophyllum recurvirostre* en de boreale *Myurella julacea* zowel op de zuidelijkste vindplaats (Zhigalovo) als op de middelste locatie (benoorden de monding van de Viljui) in gezelschap van *Timmia* voor. Bij Zhigalovo stond *Timmia* rijkelijk op rottende, met slib bedekte stammen; het materiaal van de noordelijkste vindplaats (bezuiden Zhigansk) verried door aanhangend slib dat het eveneens binnen overstromingsbereik was verzameld. Arnell haalt voorts A.K. Cajander aan, die het

mos langs de Lena niet alleen in wilgenstruweel (*Salicetum viminalis*) maar ook in gemengd struweel en zelfs in naaldbos aantrof.

De combinatie met *Bryoerythrophyllum* (Lena) dan wel *Homalia* (Jenisej) doet denken aan het rivier- en beekbegeleiden-de *Didymodonto-Homalietum*, voor Nederland beschreven door Barkman (1958) uit het zoetwatergetijdengebied en de Achterhoek en voorkomend op stamvoeten die bij overstroming met slib bedekt worden. Ook hij signaleert de gelijkenis van zijn opnamen met de beschrijving door Arnell (1928; 1930) van het mosdek op overslibde wilgenstammen langs de Jenisej. Een opmerking van Barkman van deze strekking vinden we zowel bij het *Didymodonto-Homalietum* als bij het *Chiloscypho-Mnietum*, dat nog lager gelegen stamdelen bekleedt en verderop ter sprake komt.

Vloedschedemos ontdekt in Oost-Engeland

In 2000, acht jaar nadat *Timmia megapolitana* voor Nederland was ontdekt, volgde de eerste vondst op de Britse eilanden. Deze werd verrassend genoeg eveneens gedaan in een zoetwatergetijdengebied, maar dan één dat door vervening is ontstaan: Wheat Fen in het Oost-Engelse graafschap Norfolk (Porley & Ellis 2002). Het mos werd aangetroffen in moerasstruweel van *Salix cinerea* met als begeleiders *Alnus glutinosa* en een aantal struiksoorten, die evenals de moerasmossen op de bodem op een basenrijk milieu wijzen. De omvang van de populatie wordt geschat op meer dan honderd pollen, waarvan de uiterste ongeveer 400 m van elkaar verwijderd zijn (Porley 2013). Het groeit op met slib bedekte stamvoeten, wortels en vooral liggende takken van *Salix cinerea*, soms ook op de voet van *Alnus glutinosa* (foto's in Porley 2013, p. 180). Naaste begeleiders zijn *Oxyrrhynchium hians*, *Fissidens taxifolius*, *Amblystegium serpens* en verder *Lunularia cruciata*, *Brachythecium rutabulum* en *Rhynchostegium confertum*; op de basis van wilgenstammen hebben de laatste drie hun zwaartepunt echter wat hoger dan *Timmia megapolitana* (Porley & Ellis 2002).



Figuur 1. Impressie van het Nederlandse *Timmia*-milieu in de Ottergriend. Foto: Rienk-Jan Bijlsma.

De amplitude van het getij bedraagt in de buurt van Wheat Fen 45 cm bij doottij, 60 cm bij springtij, en kan 's winters onder invloed van wind en regen tot meer dan 1 m oplopen; bij langdurige regenval kan het hoogwater enige dagen aanhouden. Voor *Timmia* betekent dit dat zij gewoonlijk tweemaal per dag onder water komt, en 's winters soms meer dan twee dagen achtereen geïnundeerd blijft (Porley & Ellis 2002).

Ecologische condities van vloed-schedemos in de Biesbosch

Binnen het Nederlandse zoetwatergetijdengebied heeft *Timmia megapolitana* een zeer beperkte verspreiding. Het is alleen aangetroffen in de Sliedrechtse Biesbosch, het noordelijke deel van de Biesbosch, waar na de afsluiting van het Haringvliet in 1970 de amplitude van het getij het grootst is gebleven (gemiddeld 70 cm). Hierbinnen is dit mos slechts gevonden in de Otter- en de Sterlinggriend, de westelijkste, laagst gelegen en langdurigst overstroomde wilgenbossen van de Biesbosch (Fig. 1).

In westelijker dan de Biesbosch en eveneens laag gelegen wilgenvloedbossen – eiland De Hoop langs de Lek, Stormpolder-vloedbos langs de Nieuwe Maas, Klein Profijt, Rhoonse Grienden en Ruige Plaat langs de Oude Maas – werd tot dusver tevergeefs naar vloed-schedemos gezocht, onder meer door Dick Kerkhof en de eerste auteur van dit artikel. Hier groeiden wel andere opmerkelijke mossen op liggende stammen, zoals *Cratoneuron filicinum* en *Chiloscyphus polyanthos*, waarvan de eerste niet en de tweede slechts bij uitzondering samen met *Timmia megapolitana* is gevonden (Van der Pluijm 1993; 2010). Beide mossen komen veel voor langs bronbeekjes, waar de waterbeweging slibafzetting en veenvorming tegengaat. Hetzelfde geldt voor *Rhizomnium punctatum* en *Cardamine amara*, die eveneens zelden of niet samen met *Timmia* worden aangetroffen. In vergelijking met de Sliedrechtse Biesbosch is het tijverschil langs Lek, Nieuwe Maas en Oude Maas aanzienlijk groter (ongeveer 130 cm); de vloedbossen langs deze rivieren vallen bij laagwater vrijwel droog en

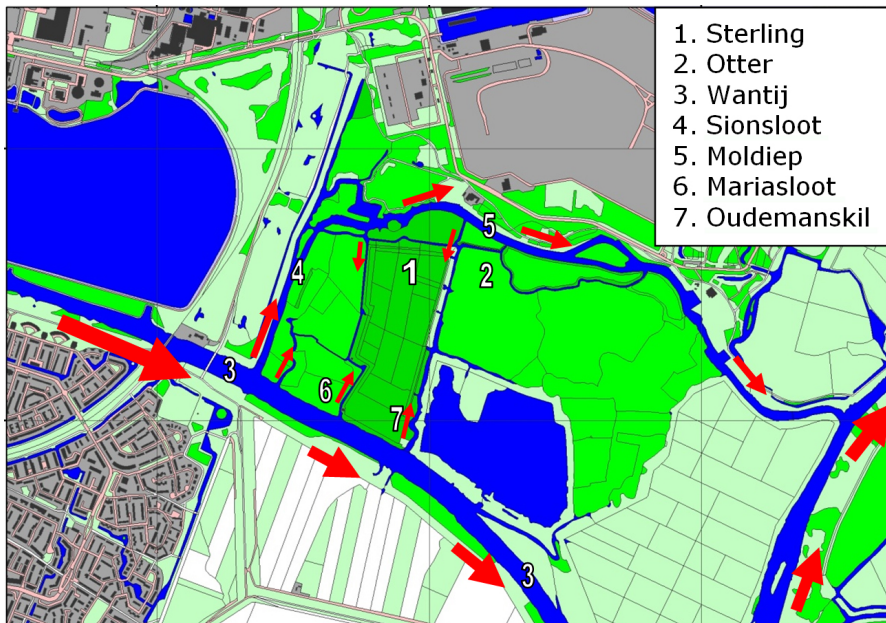
zijn dan goed te belopen (mededeling Dick Kerkhof).

Blijkbaar heeft *Timmia* een moerassiger en luwer milieu nodig, waarin meer slib wordt afgezet; Van der Pluijm (2010) typeert haar dan ook als slibvanger. De luwte in beide grienden met *Timmia* in de Biesbosch is onder meer te danken aan een lage ringkade, die de getijdenwerking niet tegenhoudt maar wel de waterbewegingen tempert.

Daarnaast kan een wantij-effect een rol spelen. Wantij is het verschijnsel dat tegen-gestelde vloedstromen elkaar ontmoeten, waarbij ter plaatse vooral een verticale en nauwelijks een horizontale waterbeweging optreedt (Van Veen 1950; Schiereck 2012). In zo'n luwe situatie kunnen opgeloste slib-deeltjes gemakkelijk tot bezinking komen. Zo ontstaan de modderige plekken waar *Timmia* gedijt. In de Sliedrechtse Biesbosch staat het zoetwatergetijdenregime vooral onder invloed van een kreek met de naam 'Wantij'. Deze heeft via de Beneden-Merwede, Oude Maas en Nieuwe Waterweg nog een rechtstreekse verbinding met de zee. De naam Wantij is in de huidige tijd

trouwens misleidend. De geul had vroeger een duidelijk wantij-karakter, maar dit verdween door afsluitende waterwerken in 1863 bij de Kop van 't Land ten behoeve van de aanleg van de Nieuwe Merwede. Daardoor is het Wantij nu juist een sterk stromend getijdewater. Het vloedwater van het Wantij bereikt het *Timmia*-gebied van twee kanten (Fig. 2). Via de Sionsloot en vervolgens het Moldiep stroomt het vanuit het noorden binnen. Tegelijkertijd is er ook aanvoer vanuit het zuiden via de Mariasloot en de Oudemanskil langs de Mariapolder. Daardoor kan hier een wantij optreden (Schiereck 2012). Het is er in ieder geval modderig en in greppels in de Sterlinggriend kun je tot wel een meter diep wegzakken; het is dan ook aan te bevelen niet op je eentje deze griend in te gaan.

Wat verder oostwaarts in de Sliedrechtse Biesbosch kan naar *Timmia megapolitana* worden uitgekeken in het westelijk deel van de Huiswaard, waar zich na het doorsteken van de ringdijk van dit terrein sinds 1994 een nieuw, groot getijdenmoeras ontwikkelt (Bijlsma et al. 2011).



Figuur 2. Wantijsituatie in het *Timmia*-gebied, met aanduiding van toponiemen en schematisch de richting van de vloedstroom (pijl).



Figuur 3. *Timmia megapolitana* op een liggende stam in de Ottergriend, vergezeld door *Vaucheria* spec. (links) en juveniele planten van *Urtica dioica*, *Impatiens capensis* en *I. glandulifera*. Foto: Rienk-Jan Bijlsma.

Vergelijking van *Timmia*-milieus in de Biesbosch en andere gebieden

Al lijkt het milieu van *Timmia megapolitana* in de Biesbosch hemelsbreed te verschillen van haar vroegere groeiplaatsen in kalkmoerassen in noordelijk Midden-Europa, zij is niet het enige mos dat uit beide biotopen bekend is. Andere gemeenschappelijke soorten zijn *Calliergonella cuspidata*, *Brachythecium mildeanum*, *Plagiomnium ellipticum* en *P. elatum*, *Bryum pseudotriquetrum*, *Fissidens adianthoides* en de reeds door Timm (1788) vermelde *Bryerythrophyllum recurvirostre*. Ecologisch komen de groeiplaatsen overeen door:

- permanente watertoevoer;
- bewegend maar rustig water;
- beschutting tegen hoge temperaturen;
- rijkdom aan kalk en andere mineralen;
- ligging in laaglandgebieden.

Wellicht is een ander gemeenschappelijk aspect gelegen in de bescherming tegen vorstschade die zij kunnen bieden. Vorst is vaak dodelijk voor planten(delen) door

zijn uitdrogend effect en verwoestende uitwerking op celstructuren. In zoetwatergebieden aan weerszijden van de Noordzee kan de dagelijkse inundatie bescherming tegen vorstschade bieden. In Midden-Europese kalkmoerassen had continue doorstroming van de standplaats mogelijk een soortgelijke invloed. Het voorkomen van *Timmia megapolitana* in Siberië met zijn strenge winters lijkt hiermee in tegenspraak, maar hier boden langdurige inundatie en ook de zekerheid van een sneeuwdek wellicht bescherming tegen vorst.

Het zeer natte karakter van haar standplaats lijkt in Midden-Europa de achilleshiel van *Timmia megapolitana* te zijn geweest. Voor zover na te gaan verdween zij als een van de eerste soorten uit kalkmoerassen bij ontwatering. Haar beperkte verspreiding in de Biesbosch wijst eveneens op binding aan de natste plekken die nog voor mossen bewoonbaar zijn (het watermos *Fontinalis antipyretica* buiten beschouwing gelaten).

Op het eerste gezicht lijken de vondsten van deze mossoort in Finse gazons niet in dit beeld te passen. Veel gazons worden echter dagelijks met schoon drinkwater besproeid en wekelijks zeer kort afge-maaid, waardoor zowel uitdroging als concurrentie wordt tegengegaan. Bovendien liggen de Finse groeiplaatsen nabij zee, waar het grondwater niet diep kan wegzakken.

Opnamen met vloedshedemos uit de Biesbosch

Tijdens excursies in de lente van 2006, 2007, 2010 en 2014 werden in de Otter- en de Sterlinggriend micro-opnamen op wilgenstammen gemaakt, zowel met als zonder *Timmia megapolitana*. Hiervan worden er 27 weergegeven in Tabel 2. Op twee na zijn ze gemaakt op liggende stammen; alleen de opnamen 15 en 26 komen van staande stammen (de voet van een zware regeneratietak en een holte in de flank van een stam). Het gaat om stamdelen die dagelijks onder water komen, met uitzondering van de opnamen 26 en 27.

Bostypologisch gezien is *Timmia megapolitana* beperkt tot het meest frequent geïnundeerde type wilgenvloedbos (*Cardamino amarae-Salicetum albae alismatetosum*; Hommel et al. 1999). Toch zijn er twee mossen die in de Ottergriend nog iets lager afdalen: *Plagiomnium ellipticum* en *Calliergonella cuspidata*. Beide groeien vaak op de natste plekken in wilgenbos, bijvoorbeeld aan de rand van met water gevulde ontwortelingskuilen. In tegenstelling tot *Timmia* komen ze ook veel voor in delen van de Biesbosch waar het getij nog slechts een geringe amplitude heeft, bijvoorbeeld het bosreservaat Keizersdijk (Bijlsma et al. 2011, p. 70).

De volgende mossen werden in de Otter- en de Sterlinggriend als voornaamste begeleiders van *Timmia* aangetroffen (in volgorde van afnemende frequentie, afdalend van 65 naar 29 %): *Kindbergia praelonga*, *Calliergonella cuspidata*, *Brachythecium mildeanum* en *B. rutabulum*, *Fissidens taxifolius* en *Lunularia cruciata*. Over *Fissidens taxifolius* moet worden aangetekend dat hij in moskussens met *Timmia* een opmerkelijk grote vitaliteit vertoont en een

formaat bereikt dat aan *F. adianthoides* doet denken (Van der Pluijm 1995, p. 64; 2010). In gezelschap van *Timmia* zijn verder regelmatig matjes van nopjeswier (*Vaucheria* spec.) aanwezig (Fig. 3). Ook dit wier is een uitstekende slibvastlegger, doordat het steeds met verse, nieuwe algendraden boven het door eigen algenvilt ingevangen slib weet uit te groeien.

Tevens bevatten de meeste micro-opnamen met *Timmia* vaatplanten, waarvan *Cardamine pratensis*, *Impatiens glandulifera*, *Urtica dioica*, *Valeriana officinalis*, *Myosotis scorpioides* subsp. *scorpioides* en *Galium palustre* het meest voorkomen. Blijkbaar resulteert de slibvangst door *Timmia* en *Vaucheria* in een 'semi-terrestrisch epifytisch milieu' met een voldoende hoeveelheid kleig substraat om vaatplanten de kans te geven te wortelen (al bereiken de meeste niet het volwassen stadium; Fig. 4). Geen van de genoemde begeleiders van *Timmia* komt specifiek op boomstammen voor. Typische schorsbewoners worden in de Biesbosch slechts incidenteel samen met *Timmia megapolitana* aangetroffen; dit geldt ook voor mossen met een welbekende voorkeur voor overslibde stammen zoals *Homalia trichomanoides* en *Leskea polycarpa*.

De naar verhouding meest frequente begeleider in deze categorie is *Fissidens gymnandrus*, maar ook deze heeft een ander standplaatsoptimum dan *Timmia*. Hij staat gemiddeld hoger in de zonering, op minder langdurig overstromde plaatsen in een niet gesloten mosdek, vaak op de flanken van stammen, wortels of aangespoelde stukken hout. In opname 16 van Tabel 2 bezette *Fissidens gymnandrus* samen met wat *Leptodictyum riparium* en *Vaucheria* een opbollend, harder en droger stukje schors, waar de overigens gesloten *Timmia*-mat een onderbreking van enige vierkante centimeters vertoonde.

Tabel 3 geeft een vergelijking van de gemiddelde samenstelling van micro-opnamen met *Timmia megapolitana*, met *Fissidens gymnandrus* en met beide. *Calliergonella cuspidata* en *Brachythecium mildeanum* komen bij voorkeur samen met *Timmia* voor, terwijl *Bryum capillare*, *Leskea polycarpa*, *Leptodictyum riparium* en ver-



Figuur 4. *Timmia megapolitana* op een liggende stam in de Ottergriend, vergezeld door *Brachythecium rutabulum*, *Lunularia cruciata*, *Vaucheria spec.*, *Myosotis scorpioides* subsp. *scorpioides* en kiemplanten van *Impatiens capensis*. Foto: Rienk-Jan Bijlsma.

scheidene andere mossen bij voorkeur of alleen in gezelschap van *Fissidens gymnandrus* groeien. *Timmia* wordt meestal vergezeld door vaatplanten, terwijl deze in mosbegroeiingen met *Fissidens gymnandrus* een geringe rol spelen of afwezig zijn.

Vergelijking van Engelse, Nederlandse en Siberische mossengemeenschappen met *Timmia megapolitana*

Tabel 1 laat zien dat er, bij alle geografisch bepaalde verschillen, een reeks van mossen is die zowel in Siberië als in Noordwest-Europa op overslibde wilgenstammen groeit, bijvoorbeeld *Leskea polycarpa* en *Oxyrrhynchium hians*. Er zijn echter nauwelijks mossen die voor beide gebieden expliciet worden genoemd als begeleiders van *Timmia megapolitana* op het niveau van mossengemeenschappen. Een uitzondering is *Homalia trichomanoides*, die zowel langs de Jenisej als in de

Sliedrechtse Biesbosch in direct gezelschap van *Timmia* te vinden is, maar in de Biesbosch haar optimum toch hoger in de zonering heeft. Sommige andere Siberische metgezellen komen wel in de Otter- en de Sterlinggriend voor, eventueel zelfs in grote tapijten zoals *Sanionia uncinata* (Van der Pluijm 2010), maar niet samen met *Timmia*.

Tussen de *Timmia*-gemeenschap in de Biesbosch en die in Oost-Engeland bestaan wel duidelijke overeenkomsten: ze hebben *Brachythecium rutabulum*, *Fissidens taxifolius*, *Lunularia cruciata*, *Oxyrrhynchium hians* en *Amblystegium serpens* gemeen. *Kindbergia praelonga*, *Calliergonella cuspidata* en *Brachythecium mildeanum*, die in de Biesbosch dikwijls co-dominant met *Timmia* optreden, worden uit Oost-Engeland niet als metgezellen op de wilgenstammen genoemd, hoewel de eerste twee wel in de omgeving aanwezig zijn (Porley & Ellis 2002).

Moet er een *Timmietum megapolitanae* worden onderscheiden?

Zoals Van der Pluijm (1993) al signaleerde, toont de *Timmia*-gemeenschap in de Biesbosch grote overeenkomst met het door Barkman (1958) beschreven *Chiloscypho-Mnietum*, een associatie zonder kensoorten. Deze mossengemeenschap, die op de langst geïnundeerde delen van stammen in getijdenbossen en andere ooibossen voorkomt, staat in samenstelling geïsoleerd van andere stambewonende mosbegroeiingen. Het beeld wordt bepaald door terrestrische mossen, die hun zwaartepunt in andere vegetatietypen hebben (Tabel 2). Opvallend is het aanzienlijke aantal *Mniaceae*, waarvan *Plagiomnium ellipticum* het meest voorkomt, gevolgd door *Mnium marginatum*.

Epifyten die iets hoger in de zonering op overslibde stammen in het *Didymodonto-Homalietum* groeien, zoals *Homalia trichomanoides*, *Leskea polycarpa* en *Bryum capillare*, dringen soms in het *Chiloscypho-Mnietum* door. Met de door Barkman genoemde *Fissidens bryoides*, vernoemd in de subassociatie uit het zoetwatergetijdengebied (*Chiloscypho-Mnietum fissidentetosum bryoidis*), wordt stellig *F. gymnandrus* bedoeld, die door Barkman (1966) als variëteit van *F. bryoides* werd beschouwd. Iets dergelijks zou kunnen gelden voor *Brachythecium salebrosum*, waarvan de vermelding vermoedelijk op *B. mildeanum* slaat. Volgens Barkman hoort het *Chiloscypho-Mnietum* niet in een van de van de orden van epifytische mossengemeenschappen thuis maar in de verwantschap van kleine-zeggengemeenschappen in laagveenmoerassen, speciaal kalkmoerassen (*Caricion davallianae*; Barkman 1969). Soorten die in deze richting wijzen, zijn *Plagiomnium ellipticum*, *Calliergonella cuspidata* en de af en toe voorkomende *Plagiomnium elatum* en *Fissidens adianthoides*. Deze moerasmossen onderstrepen het luwe karakter van de standplaats. Soms zijn echter ook *Chiloscyphus polyanthos* en *Rhizomnium punctatum* aanwezig, die een schakel naar brongemeenschappen vormen.

De overeenkomst van de *Timmia*-opnamen in Tabel 2 met Barkmans *Chiloscypho-Mnietum* is groot genoeg om plaatsing in deze

plantensociologische eenheid te rechtvaardigen. Deze associatie heeft dan tevens een (lokale) kensoort gekregen. Wel is zij nogal heterogeen van samenstelling; Barkmans tabel bevat slechts twee soorten die in meer dan 40 % van de opnamen voorkomen (*Plagiomnium ellipticum* in 73 %, *Leptodictyum riparium* in 60 %), terwijl meer dan de helft van de soorten maar een- of tweemaal aanwezig is. Afgezien daarvan is het de vraag of het *Chiloscypho-Mnietum* de status van microgemeenschap verdient: het vrijwel ontbreken van specifieke epifytische mossen onderstreept dat het veeleer om een onderdeel van het terrestrische (of beter 'paludische') ecosysteem vloedbos gaat.

Onlangs heeft Klaas van Dort (ongepubliceerd) de vraag opgeworpen of het gewenst is een door *Timmia megapolitana* gekenmerkte mossengemeenschap te beschrijven. Argumenten die hiervoor pleiten, zijn de specifieke standplaats van *Timmia megapolitana* in Noordwest-Europa en de vaak prominente plaats die zij in het mosdek inneemt. Argumenten die tegen het onderscheiden van zo'n *Timmietum* pleiten, zijn:

- Binnen Noordwest-Europa is een dergelijke gemeenschap bijzonder zeldzaam – één Britse locatie en twee dicht bijeen in Nederland – en is haar vestiging vermoedelijk van recente datum.
- Bij vergroting van de schaal naar Europees niveau komt *Timmia megapolitana* in sterk van elkaar verschillende milieus en in sterk uiteenlopend gezelschap voor, ook al wijst het optreden van basenminnende moerasmossen in haar gezelschap op ecologische verwantschap tussen haar huidige standplaats in de Biesbosch en haar vroegere standplaats in Poolse en Duitse kalkmoerassen.
- Ook tussen de Nederlandse en de Britse mosbegroeiingen met *Timmia* bestaan duidelijke verschillen; de moerasmossen *Calliergonella cuspidata* en *Brachythecium mildeanum*, die op de Nederlandse locaties frequent en soms co-dominant in gezelschap van *Timmia* optreden, worden uit Engeland niet als zodanig vermeld.

- De Nederlandse mosbegroeiingen met *Timmia* zijn veelal rijker aan vaatplanten dan doorsnee mosmicrogemeenschappen.
- Ze sluiten niet aan bij beschreven epifytengemeenschappen, afgezien van het *Chiloscypho-Mnietum*, dat echter geïsoleerd staat van de eigenlijke epifytengemeenschappen en waarvan de status als microgemeenschap discutabel is.
- Evenals het *Chiloscypho-Mnietum* zijn de Nederlandse *Timmia*-begroeiingen veeleer verwant aan mesotrafente moerasgemeenschappen met vaatplanten, met name basifiele kleine-zeggenbegroeiingen van het *Caricion davallianae*.
- Als slibvanger staat *Timmia megapolitana* aan het begin van de 'terrestrialisering' van de liggende stammen, zodat zij veeleer als speler in de door vaatplanten gedomineerde macrogemeenschap dan als onderdeel van een microgemeenschap is te beschouwen.

Tabel 3. Vergelijkende presentietabel van Nederlandse opnamen met *Timmia megapolitana* en/of *Fissidens gymnandrus* en van Barkmans *Chiloscypho-Mnietum*. Verreweg de meeste opnamen komen uit het zoetwatergebied, maar ook enkele opnamen met *Fissidens gymnandrus* uit uiterwaarden van Nederrijn, Waal en Maas in de oostelijke helft van Nederland zijn gebruikt. Presenties in %. Mossoort/mossengemeenschap: Tm = *Timmia megapolitana*, Fg = *Fissidens gymnandrus*, CMf = *Chiloscypho-Mnietum fissidentetosum*. De laatste kolom is gebaseerd op Barkman (1958), de overige kolommen op opnamen van K.W. van Dort, Th.B.M. Kerkhof en E.J. Weeda uit 1995-2014. Noten bij de laatste kolom: ¹ als *Brachythecium salebrosum*; ² als *Fissidens bryoides*.

Mossoort(en) / mosgemeenschap	Tm	Tm + Fg	Fg	CMf	
Aantal opnamen	13	4	32	10	
GOUDWIEREN					
Vaucheria spec.	46	25	9	-	Nopjeswier spec.
MOSEN					
<i>- mesotrafente moerasmossen</i>					
<u><i>Timmia megapolitana</i></u>	100	100	.	.	<u>Vloedschedemos</u>
<i>Calliergonella cuspidata</i>	54	50	6	30	Gewoon puntmos
<i>Brachythecium mildeanum</i>	46	50	9	10 ²	Moerasdikkopmos
<i>Plagiomnium ellipticum</i>	15	25	6	80	Stomp boogsterrenmos
<i>Bryum pseudotriquetrum</i>	.	.	13	.	Veenknikmos
<i>- mesotrafente mossen met voorkeur voor bronbeken</i>					
<i>Rhizomnium punctatum</i>	.	.	16	.	Gewoon viltsterrenmos
<i>Chiloscyphus polyanthos</i>	.	.	9	20	Lippenmos
<i>- eutrafente moerasmossen</i>					
<i>Amblystegium varium</i>	23	.	13	20	Oeverpluisdraadmos
<i>Oxyrrhynchium speciosum</i>	8	.	6	30	Moerassnavelmos
<i>Leptodictyum riparium</i>	8	25	31	70	Beekmos
<i>Riccia fluitans</i>	.	.	13	.	Gewoon watervorkje
<i>Rhynchostegium riparioides</i>	.	.	.	20	Watervalmos
<i>- eutrafente ruigtemossen en ubiquisten</i>					
<i>Kindbergia praelonga</i>	54	100	41	10	Fijn laddermos
<i>Brachythecium rutabulum</i>	31	100	69	20	Gewoon dikkopmos

Mossoort(en) / mosgemeenschap	Tm	Tm + Fg	Fg	CMf	
Aantal opnamen	13	4	32	10	
Lophocolea bidentata	8	75	44	20	Gewoon kantmos
Amblystegium serpens	.	75	53	10	Gewoon pluisdraadmos
<i>- kleimossen en verdichtingsindicatoren</i>					
Fissidens taxifolius	23	75	38	20	Kleivedermos
Lunularia cruciata	15	75	38	.	Halvemaantjesmos
Oxyrrhynchium hians	23	25	34	40	Kleisnavelmos
Marchantia polymorpha	8	50	13	.	Parapluitjesmos
Barbula unguiculata	.	.	16	30	Kleismaragdsteeeltje
<i>- epifyten van overslibde stammen</i>					
Homalia trichomanoides	8	25	9	40	Spatelmos
<u>Fissidens gymnanthus</u>	.	100	100	40 ²	<u>Vloedvedermos</u>
Leskea polycarpa	.	25	34	20	Uiterwaardmos
<i>- mossen van kalkrijke wanden</i>					
Plagiomnium rostratum	23	.	9	10	Gesnaveld boogsterrenmos
Didymodon vinealis	8	.	6	.	Muurdubbeltandmos
Mnium marginatum	.	.	3	30	Rood sterrenmos
Rhynchostegium murale	.	.	.	20	Muursnavelmos
<i>- overige</i>					
Bryum capillare	.	.	31	30	Gedraaid knikmos
Plagiomnium undulatum	.	.	.	20	Gerimpeld boogsterrenmos
VAATPLANTEN					
<i>- moerasplanten</i>					
Galium palustre	38	.	.	-	Moeraswalstro
Callitriche spec.	15	.	6	-	Sterrenkroos spec.
Cardamine pratensis	69	25	16	-	Pinksterbloem
Myosotis scorpioides * scorpioides	31	25	13	-	Moerasvergeet-mij-nietje
Lycopus europaeus	.	.	16	-	Wolfspoot
<i>- ruigteplanten</i>					
Galium aparine	15	.	.	-	Kleeffkruid
Valeriana officinalis	46	.	3	-	Echte valeriaan
Filipendula ulmaria	23	25	3	-	Moerasspirea
Impatiens capensis	15	25	3	-	Oranje springzaad
Impatiens glandulifera	62	25	13	-	Reuzenbalsemien
Urtica dioica	54	25	25	-	Grote brandnetel
Poa trivialis	23	25	19	-	Ruw beemdgras
Symphytum officinale	8	.	6	-	Gewone smeewortel
Angelica sylvestris	8	.	9	-	Gewone engelwortel
<i>- overige</i>					
Ranunculus repens	15	.	.	-	Kruipende boterbloem
Festuca gigantea	23	.	6	-	Reuzenzwenkgras

Om deze redenen wordt hier afgezien van het beschrijven van een *Timmietum megapolitanae*.

Dank

Prof. Ryszard Ochyra (Krakow) kindly supported information and literature on former Polish localities of *Timmia megapolitana*. Rienk-Jan Bijlsma hielp ons aan foto's en aan een aantal referenties, onder meer door zijn exemplaar van Arnells verslag over mosvondsten langs de Lena uit 1913 beschikbaar te stellen. Dick Kerkhof attenderde ons op verschillen van de Slie-drechtse Biesbosch met verder westwaarts gelegen zoetwatergetijdengebieden. Ook was hij, evenals Peter Hovenkamp, behulpzaam bij het maken van mosopnamen. Jacques van der Neut en later Theo Muisse verzorgden het vervoer in de Biesbosch. Klaas van Dort stelde eigen opnamen beschikbaar voor Tabel 2 en 3, en kruiste de bryosociologische degens over *Timmia* en het *Chiloscypho-Mnietum*. Paul van der Pluijm verzorgde de opmaak van Figuur 2. Allen onze hartelijke dank.

Literatuur

- Arnell, H.W. 1913. Zur Moosflora des Lena-Tales. Bericht über die im Jahre 1898 von Herrn Doctor H. Nilsson-Ehle an der Lena gesammelten Moose. Kungliga Svenska Vetenskapsakademien, Arkiv für Botanik 13(2). Stockholm.
- Arnell, H.W. 1928. Die Moosvegetation an den von der schwedischen Jenissei-Expedition im Jahre 1876 besuchten Stellen. Annales Bryologici 1: 1-9.
- Arnell, H.W. 1930. Die Moosvegetation an den von der schwedischen Jenissei-Expedition im Jahre 1876 besuchten Stellen II. Annales Bryologici 3: 1-24.
- Barkman, J.J. 1958. Phytosociology and ecology of cryptogamic epiphytes, including a taxonomic survey and description of their vegetation units in Europe. Van Gorcum, Assen.
- Barkman, J.J. 1966. Systematiek en gegevens van de kenmerken en de standplaats. In: J. Landwehr. Atlas van de Nederlandse bladmossen, pp. 33-94. Koninklijke Nederlandse Natuurhistorische Vereniging, z.p.
- Barkman, J.J. 1969. Epifytengemeenschappen. In: V. Westhoff & A.J. den Held. Plantengemeenschappen in Nederland, pp. 272-286. Thieme, Zutphen.
- Bednarek-Ochyra, H., R. Ochyra & P. Szmajda. 1994. *Timmia megapolitana* Hedw. In: R. Ochyra & P. Szmajda (eds.). Atlas of the geographical distribution of mosses in Poland, Part 9, pp. 7-10, map 404. W. Szafer Institute of Botany, Krakow.
- Berg, G. & Chr. Berg. 1995. Typuslokalitäten von Moosen: *Timmia megapolitana* Hedw. Bryologische Rundbriefe 21: 1-2.
- Bijlsma, R.J., E. Weeda, J. van der Neut & H. Sluiter. 2011. Het nieuwe Biesboschbos: van griend naar wentelwilgen en getijmoeras. Staatsbosbeheer, Tilburg.
- Brassard, G.R. 1984. The moss genus *Timmia*. 3. Sect. *Timmia*. *Lindbergia* 10: 33-40.
- Buch, H. 1947. [Korte mededeling.] Memoranda Societatis pro Flora et Fauna Fennica 23: 63.
- Dietzow, L. 1937-'39. Die Moose Altpreußens und ihre Standorte. Jahresbericht des Preussischen botanischen Vereins 57: 119-164; 58: 1-38.
- Fiedler, K. F. B. 1844. Synopsis der Laubmoose Mecklenburgs. Schwerin.
- Hedwig, J. 1787. Descriptio et adumbratio microscopico-analytica muscorum frondosorum. Tomus primus. Müller, Leipzig.
- Hommel, P.W.F.M., A.H.F. Stortelder & I.S. Zonneveld. 1999. *Salicetea purpureae*. In: A.H.F. Stortelder, J.H.J. Schaminée & P.W.F.M. Hommel. De vegetatie van Nederland 5. Plantengemeenschappen van ruigten, struwelen en bossen. *Opulus*, Uppsala/Leiden, pp. 165-188.
- Hübener, J.W.P. 1833. *Muscologia germanica* oder Beschreibung der deutschen Laubmoose. Hofmeister, Leipzig.
- Ingerpuu, N., A. Kalda, L. Kannukene, H. Krall, M. Leis & K. Vellak. 2005. List of Estonian Bryophytes. www.zbi.ee/~tomkukk/sammal.htm.
- Jasnowski, M. 1956. Mchy torfowisk w dorzeczu Tyśmienicy na Lubelszczyźnie (Moosflora der Mooren des Flussbeckens Tyśmienica im Gebiet von Lublin). *Fragmenta Floristica et Geobotanica* II(2): 78-96.
- Kalmuss, F. 1897. Die Leber- und Laubmoose im Land- und Stadtkreise Elbing. Schriften der naturforschenden Gesellschaft in Danzig N.F. 9(2): 180-217.
- Koppe, F. & K. Koppe. 1955. Ein Beitrag zur Moosflora der Halbinsel Jasmund auf Rügen. Mitteilungen der Floristisch-soziologischen Arbeitsgemeinschaft N.F. 5: 37-49.
- Lindberg, S.O. & H.W. Arnell. 1889. Musci Asiae borealis. Erster Theil: Lebermoose. Kongl. Svenska Vetenskaps-Akademiens Handlingar 23/5. Stockholm.
- Lindberg, S.O. & H.W. Arnell. 1890. Musci Asiae borealis. Zweiter Theil: Laubmoose. Kongl. Svenska Vetenskaps-Akademiens Handlingar 23/10. Stockholm.
- Malta, N. 1930. Übersicht der Moosflora des Ostbaltischen Gebietes II. Laubmoose (Andreaeales

- et Bryales). Acta Horti Botanici Universitatis Latviensis 5: 75-184.
- Maslovsky, O. 2005. Rare and threatened Bryophytes and a proposal for an Eastern European Red Book. Boletín de la Sociedad Española de Briología 26/27: 47-54.
- Meinunger, L. & W. Schröder. 2007. Verbreitungsatlas der Moose Deutschlands. Band 3. Verlag der Regensburgische Botanische Gesellschaft, Regensburg.
- Porley, R.D. 2013. England's Rare Mosses and Liverworts. Their history, ecology and conservation. Princeton University Press, New Jersey.
- Porley, R.D. & R.W. Ellis. 2002. *Timmia megapolitana* Hedw. (Bryopsida, Timmiales) new to the British Isles. Journal of Bryology 24: 151-156.
- Sauer, M. 2001. Timmiaceae. In M. Nebel & G. Philippi (Hrsg.) 2001. Die Moose Baden-Württembergs. Band 2, pp. 160-163. Ulmer, Stuttgart.
- Schiereck, G.J. 2012. Wantij weer wantij? Veranderingen getijbeweging Slidrechtse Biesbosch 2006 – 2011. <http://kdrzv.nl/images/kdrzv/vereniging/pdfs,geraadpleegd.22.IX.2014>.
- Timm, J.C. 1788. Flora Megapolitanae Prodrum exhibens plantas ducatus Megapolitano-Sueriensis spontaneas. Müller, Leipzig.
- Torka, V. 1909. *Timmia megapolitana* Hedw. in der Provinz Posen. Hedwigia 48: 142-144.
- Van der Pluijm, A. 1993. *Timmia megapolitana* Hedw. in the fresh water tidal area 'Biesbosch', The Netherlands. Lindbergia 17: 86-90.
- Van der Pluijm, A. 1995. De mos- en korstmossen flora van de Biesbosch. Staatsbosbeheer regio Brabant-West district Biesbosch, Werkendam.
- Van der Pluijm, A. 2010. Op zoek naar Vloed-schedemos (*Timmia megapolitana*) in de Otter-en Sterlinggriend in de Slidrechtse Biesbosch. Buxbaumiella 86: 1-13.
- Van Veen, J. 1950. Eb- en Vloed-schaar Systemen in de Nederlandse Getijwateren. Tijdschrift Koninklijk Nederlandsch Aardrijkskundig Genootschap 67: 303-325.

Auteursgegevens

E.J. Weeda, Veerallee 28, 8019 AC Zwolle
(ejweeda@hotmail.com)
A. van der Pluijm, Visserskade 10, 4273 GL Hank
(avdpluijm@hotmail.com)
C. Berg, Institute of plant science, Graz University, Holteigasse 6, A-8010 Graz, Oostenrijk
(christian.berg@uni-graz.at)

Abstract

Timmia megapolitana from an ecological and phytosociological viewpoint

Timmia megapolitana shows a very scattered occurrence in Europe and has vanished from a number of former sites, which would justify a place on a European Red List. Nevertheless, it may occur in widely different habitats, which

makes it difficult to understand its rarity. In this paper data on ecological conditions of *Timmia megapolitana* and moss communities with this species from various regions are compared. In northern parts of Central Europe – lowlands south of the Baltic Sea, including the type-locality in N. Germany – it was recorded in calcareous mires and on wet limestone cliffs. In Germany and Poland it has vanished from these kinds of habitat, the last record dating back to the 50s of the previous century. One might consider a relic status of this moss, which is contradicted nevertheless by several reports in urban habitats from eastern parts of the Baltic area.

In contrast with the Central European situation *Timmia megapolitana* appears to have settled quite recently in North-western Europe, now occurring in freshwater tidal areas on both sides of the North Sea. In 1992 it has been discovered in the Biesbosch in the western part of The Netherlands and in 2000 in Norfolk in E. England. In both regions *Timmia* is found on horizontal stems and the base of vertical stems of *Salix* trees and shrubs subject to daily flooding. This habitat seems quite different from the former Central European mire and cliff sites, but rather similar to those in Siberia, although these are not subject to tidal movements. According to the Swedish bryologist H.W. Arnell *Timmia megapolitana* is found along the rivers Jenisej and Lena within the reach of flooding, growing on vital or somewhat rotten, mud-covered stems, notably of *Salix viminalis*.

Relevés from the two sites in the Biesbosch (lying closely together) are presented in Table 2. Its most frequent companions are *Kindbergia praelonga*, *Calliergonella cuspidata*, *Brachythecium mildeanum* and *B. rutabulum*, *Fissidens taxifolius* (attaining the size of *F. adianthoides* in this habitat), and *Lunularia cruciata*. Often *Timmia* and other mosses are covered with silt. *Timmia* is restricted to a part of the Biesbosch ('Otter' and 'Sterling') that can be characterized as a small scale tidal divide ('wantij' in Dutch). Due to tidal flood streams meeting each other from opposite directions, weak currents and predominantly vertical tidal movements occur. Such quiet circumstances favour the deposition of silt, which is caught by *Timmia* and algae of the genus *Vaucheria*, enabling a number of vascular plants to germinate. Often juvenile plants of *Cardamine pratensis*, *Urtica dioica*, *Impatiens glandulifera*, *Valeriana officinalis*, *Myosotis scorpioides* subsp. *scorpioides*, and *Galium palustre* are found in the moss cushions and algae mats. Although *Timmia* inhabits the lowest and wettest sites within *Salix* woods of the Biesbosch, there are two mosses descending slightly lower, viz. *Plagiomnium ellipticum* and *Calliergonella cuspidata*.

Moss communities with *Timmia megapolitana* in the Biesbosch and in Eastern Norfolk have several species in common, like *Brachythecium rutabulum*, *Fissidens taxifolius*, *Lunularia cruciata*, *Oxyrrhynchium hians* and *Amblystegium serpens*. Along the Siberian rivers Jenisej and Lena a number of mosses are found within the reach of flooding and silt deposition which likewise occur in freshwater tidal areas in NW Europe (Table 1).

For the long-lost German type-locality of *Timmia megapolitana* as well as two former Polish sites some companions are mentioned which are characteristic of base-rich and permanently wet conditions. Examples are *Carex dioica* and *Campyllum stellatum* near Malchin in Mecklenburg, *Bryum pseudotriquetrum*, *B. intermedium* and *Philonotis marchica* near Nakło in NW. Poland as well as *Scorpidium scorpioides*, *Pseudocalliergon lycopodioides* and *Calliergon giganteum* near Lublin in E. Poland.

In spite of the very different context of the *Timmia* stations in riverine willow woods and those in calcareous mires several ecological similarities may be noticed. Both kinds of habitat of *Timmia megapolitana* are characterized by a permanent supply of quietly moving water rich in lime and other minerals; they are sheltered against high temperatures and situated in lowland areas. Possibly protection against frost damage – whether by daily flooding, seepage water or guarantee of snow – also plays a role. It should be kept in mind that some mosses growing together with *Timmia* in the Biesbosch have their main habitat in base-rich fens, like *Brachythecium mildeanum*, *Calliergonella cuspidata* and *Plagiomnium ellipticum*.

It does not seem advisable to distinguish a phytosociological (micro-)association *Timmietum megapolitanae* on silt-covered willow stems. It is true that the Dutch and British *Timmia* sites have several species in common, but the number of these sites is very low and probably the arrival of *Timmia megapolitana* is of recent date, making the description of a *Timmietum* prema-

ture. Siberian moss communities with *Timmia megapolitana* have a rather similar ecology (albeit without tidal movement) but have a different composition, containing not only species absent from Northwestern Europe (e.g. *Myuroclada maximoviczii*) but also species occurring in the same Biesbosch woods as *Timmia* but not at the same inundation level (e.g. *Sanionia uncinata*) (Table 1).

The *Timmia* community in the Biesbosch might be considered a variant of the *Chiloscypho-Mnietum* described by Barkman (1958). Like *Timmia megapolitana* this rather heterogeneous and poorly characterized moss community is found on frequently inundated, silt-covered tree feet and lying stems. It has little in common with other moss communities on tree bark, the specifically epiphytic mosses being represented only by *Fissidens gymnanthus*, *Homalia trichomanoides* and *Leskea polycarpa* which also prefer stems subject to silt deposition. On the other hand, it is rather rich in fen mosses like *Plagiomnium ellipticum* and *Calliergonella cuspidata*, which make it closer akin to mesotraphent, basiphilous sedge vegetation than to any epiphytic community.

In Tabel 3 a comparison is made between *Timmia megapolitana* and *Fissidens gymnanthus*, which resembles *Timmia* in having its optimum in the freshwater tidal area. Though both mosses may grow together, *Timmia megapolitana* appears associated with fen mosses (*Calliergonella cuspidata*, *Brachythecium mildeanum*) and vascular plants to a much stronger degree than *Fissidens gymnanthus*.

It is concluded that in tidal areas *Timmia megapolitana* should not be considered an epiphyte but, like *Vaucheria*, as a pioneer of 'terrestrialisation' of willows stems by silt-catching, facilitating vascular plants to establish themselves. Therefore it must be considered a member of the woodland macro-community; no separate moss syntaxon with *Timmia megapolitana* (whether *Timmietum* or *Chiloscypho-Mnietum*) should be distinguished.