

Knobbies in Meijendel



Figuur 1. De pol Knobbies met bloeistengels in de Libellenvallei.

Knopbies komt vooral voor op de Waddeneilanden, in de duinen van Noord-Holland, en hier en daar ook in de Delta. In de Zuid-Hollandse vastelandskust is ze zeer zeldzaam. De soort is kenmerkend voor primaire vochtige duinvalleien; dit zijn zeewaartse strandafsnoringen parallel aan de kustlijn. In een jong stadium hebben deze langgerekte valleien nog een zilt karakter. Meijndel en Berkheide kennen alleen secundaire vochtige duinvalleien, valleien die door uitstuivingen tot stand zijn gekomen en een zuidwest-noordoost oriëntatie hebben. De zee heeft in deze kuststrook al lang geen toegang meer tot deze valleien. Knopbies is teruggekeerd in de Libellenvallei en heeft zich gevestigd in de Kikkervalleien. Hoe zou dat gebeurd kunnen zijn? Door Harrie van der Hagen

Knopbies is een van de kensoorten van de knopbies-gemeenschap (*Junco-baltici Schoenetum nigricantis*; kortweg *Schoenetum*). Het betreft hier een plantengemeenschap van natte duinvalleien en ontziltende kwelders en valleien in de duinen van Nederland (o.a. Grootjans et al. 1999). De gemeenschap komt uitsluitend voor op kalkhoudende bodems of op terreinen waar kalk via het bodemwater naar de wortelzone van de planten wordt geleid. De knopbies-gemeenschap omvat zeldzame en deels beschermde plantensoorten die karakteristiek zijn voor de duinen. Dat zijn onder meer *Parnassia* (*Parnassia palustris*), Moeraswespenorchis (*Epipactis palustris*), Groenknolorchis (*Liparis loeselii*), Vleeskleurige orchis (*Dactylorhiza incarnata*), Zeegroene zegge (*Carex flacca*), Drienervige zegge (*Carex trinervis*), Noordse rus (*Juncus balticus*), Armbloemige waterbies (*Eleocharis quinqueflora*) en Sierlijk vetmuur (*Sagina nodosa*) (Schaminee et al. 1995). Met uitzondering van Noordse rus en Armbloemige waterbies komen al deze soorten voor in de duinvalleien van Meijndel en Berkheide.

Door natuurherstel (regeneratie) gericht op uitbreiding van het oppervlak van vochtige duinvalleien in Meijndel en Berkheide kennen deze plantensoorten een grote toename in hun verspreiding in het terrein. Recent hebben zich in Meijndel zelfs Oeverkruid (*Littorella uniflora*) en Dwergbloem (*Centunculus minimus*) gevestigd (Hooijmans 2013; Weeda 2015). Deze soorten werden hier meer dan respectievelijk 80 en 175 jaar niet meer gezien.

Zeldzame soort

Knopbies staat in de rode lijst als bedreigd genoemd en is sinds 1950 met 50-75% achteruitgegaan. Het aantal waarnemingen in Meijndel (in de landelijke database) is 14. Negen zijn van voor 1950, één tussen 1950 en 1980 en één waarneming elk in de jaren 1978, 1990 en 1991.

Van geen van deze waarnemingen is de exacte plaats bekend, soms het kilometerblok en in een enkel geval het uurhok. In een verzamellijst (editie 3) van waargenomen soorten in Meijndel tot 1991 wordt Knopbies ook genoemd; ook in deze lijst worden geen locaties gegeven. De waarnemingen van voor 1950 geven geen informatie over de abundantie. In de Amsterdamse Waterleidingduinen was knopbies een algemene verschijning (Van Eeden 1874 in Ernst & Van Til 2003). Misschien was dat ook in Meijndel het geval.

De waarneming tussen 1950 en 1980 in Meijndel is mogelijk van S. van der Werf (1974). In zijn artikel in het Meijndel-boek geeft hij de navolgende opsomming, waarbij de soorten met een * zijn teruggekeerd na een lange periode van verdroging door de grondwaterwinning (de periode van vóór de oppervlakte-infiltratie: 1874 - 1953). Door Vuyck (1898) kon deze verdroging nog niet worden aangetoond.

Van der Werf (1974) noemt:

*Parnassia** (*Parnassia palustris*)
 Knopbies* (*Schoenis nigricans*)
 Strandduizendguldenkruid (*Centaurium littorale*)*
 Kleine Valeriaan (*Valeriana dioica*)
 Bonte paardenstaart (*Equisetum variegatum*)
 Oeverkruid (*Littorella uniflora*)
 Waterpunge (*Samolus valerandi*)*
 Zomprus (*Juncus articulatus*)*
 Duinrus (*Juncus alpinoarticulatus ssp atricapillus*)*
 Vleeskleurige orchis (*Dactylorhiza incarnata*)
 Moeraswespenorchis (*Epipactis palustris*)
 Harlekijn (*Orchis morio*)
 Sturmia (nu Groenknolorchis) (*Liparis loeselii*)
 Knopig vetmuur (nu Sierlijk vetmuur)*
 Zompvergeet-me-nietje (*Myosotis caespitosa*)
 Waternavel (*Hydrocotyle vulgaris*)
 Egelboterbloem (*Ranunculus flammula*)*
 Drienervige zegge (*Carex trinervis*)
 Waterdrieblad (*Menyanthes trifoliata*)

Inmiddels zijn sinds die tijd ook Oeverkruid, Vleeskleurige orchis, Moeraswespenorchis, *Sturmia* (Groenknolorchis), Waternavel en Drienvrige zegge teruggekeerd. In 1994 is Bonte paardenstaart eenmalig door de auteur, in het veld bevestigd door wijlen Henk Doing, in een valleirand van het Parnassiapad waargenomen. De meest recente waarneming van Knopbies was op 24 juni 2012 in een vallei nabij de Libellenvallei (82.318 x 461.346). Deze locatie was tot 2001 een infiltratieplas. Deze is opgeheven en teruggegeven aan de natuur. Knopbies heb ik dit jaar (2016) op deze locatie niet teruggevonden.

Vondsten in Libellenvallei

Tijdens een excursie met studenten van Wageningen Universiteit, stuitte ik op 10 mei van dit jaar op een pol van Knopbies in de Libellenvallei in de meest westelijke smalle uitloper. Het was een kleine pol in bloei van ogenschijnlijk recente datum (Fig. 1).

In 1991 is door Jan Cevat in ongeveer dezelfde hoek ook Knopbies aangetroffen met de aantekening van enkele pollen tegen duindoorn aan. We zijn toen samen het veld in geweest. Mijn aanname was dat deze pol

hier was aangeplant. In de (openbaar toegankelijke) Libellenvallei, zijn meer soorten aangeplant. Het meest duidelijk gold dat voor Gele maskerbloem (*Mimulus guttatus*). Dit is een soort uit westelijk Noord-Amerika die in 1814 in Schotland als sierplant is geïntroduceerd en in Nederland wordt aangeboden als tuin-/vijverplant. Andere soorten die evident zijn aangeplant betreffen Klokjesgentiaan (*Gentiana pneumonanthe*), een soort van blauwgraslanden, heide en veenmoerassen waarvan de potaarde bij uitgraven nog aanwezig was, Kraaiheide (*Empetrum nigrum*), een soort van (duin-)heide waarvan de wortel van de plant met een metselspatel horizontaal op de waterlijn was ingebracht, en Gele hoornpapaver (*Glaucium flavum*), een typische soort van vloedmerken, op een stabiele, droge helling. Ik vond het toen waarschijnlijk dat ook Knopbies was aangeplant. Op een kaart van de Libellenvallei van Cevat uit 1992 staat de aantekening: 'niet teruggevonden'. Ook in 1993 is de soort door Frans Hooijmans in de Libellenvallei niet gemeld. In dat tijdsgewricht is er op kleine schaal in de Libellenvallei geplagd om de oprukkende Duindoorns in die hoek te beletten de vallei in te nemen. Het kan zijn dat met het plagen Knopbies is verdwenen. Ook in 2001 is door Cevat Knopbies niet aangetroffen in de Libellenvallei. Juist op deze geplagde plek staat de dit jaar aangetroffen pol (Fig. 2).



Figuur 2. De pol Knopbies op de geplagde plek in de Libellenvallei; de plagrand is goed zichtbaar.

Vondst in Kikkervalleien

De Kikkervalleien liggen ruim twee kilometer noordelijker dan de Libellenvallei in een reeks van valleien tot tegen Katwijk aan. Vanaf 1874 is door grondwaterwinning en het graven van de sprongen het westelijke valleiensysteem van Meijendel en Berkheide langzaam verdroogd geraakt. Van 1953 tot 1997 zijn de Kikkervalleien infiltratieplas geweest. Door natuurherstel is de infiltratieplas ter plaatse van de Kikkervalleien opgeheven, is de sliblaag afgevoerd tot op de oude vallei-bodem en is de ontwikkeling van vochtige duinvalleien op deze maagdelijke bodem opnieuw begonnen. De juiste basis-grondwaterstand wordt in stand gehouden door de oostelijk gelegen infiltratieplassenreeks.

Inmiddels hebben zich, sinds 1997, over een groot gebied vochtige duinvalleien ontwikkeld met de voor deze regio kenmerkende soorten, inclusief soorten als Bitterling (*Blackstonia perfoliata*) en Dwergbloem (*Centunculus minimus*) (o.a. Hooijmans 2013; Weeda 2015).

Gemiddeld eenmaal in de vier jaar wordt de flora van de Kikkervalleien geïnventariseerd. Daarnaast liggen in de Kikkervalleien ook vier blokken van 20 PQ's (Permanente Quadraten) van 4 x 0,5 meter op een transect van infiltratieplas naar zee. Tijdens het uitzetten voor het opnemen van de blokken dit jaar kwam ik met Tjomme van Maastricht nabij het transect een aantal pollen Knobbies tegen. Dit waren nog kleine pollen, kleiner dan de pol in de Libellenvallei, van recente oorsprong zonder bloeistengels, en waarschijnlijk door vee kort gegraasd.

Geplant, natuurlijke aanvoer of oud zaad?

Knobbies is een soort die zijn hoofdverspreiding kent in primaire vochtige duinvalleien en komt dus voornamelijk voor op aangroei-kusten i.c. waddeneilanden en deltakust. Langs de vastelandskust van Holland is het voorkomen van Knobbies beperkt tot secundaire valleien; plaatselijk is de soort algemeen tot (zeer) talrijk. In de Kennemerduinen is ze na de natuurontwikkeling in de Noordwestelijke Natuurkern sterk toegenomen (mededeling Rienk Slings). In de duinen van Zuid-Holland kwam en komt de soort zeer beperkt voor. De zee lijkt derhalve een belangrijke vector te zijn voor de verspreiding van Knobbies. Hoe komt dan toch dat op enkele plekken in duinvalleien in Meijendel Knobbies wordt aangetroffen?

Er zijn waarnemingen gedaan voor de start van de waterwinning, maar de abundantie is onbekend. Het opnieuw aantreffen van de soort in de Libellenvallei

leek gekoppeld aan aanplant, gezien de aanplant van allerlei andere soorten. Nu Knobbies ook in de afgesloten Kikkervalleien is aangetroffen, waarbij recent ook Bitterling, Oeverkruid en Dwergbloem zijn gevonden, lijkt het meer voor de hand te liggen dat deze soorten op natuurlijke wijze in Meijendel terecht zijn gekomen (zie Weeda 2015 voor Oeverkruid).

Een aantal bodemcondities is essentieel voor het voorkomen van Knobbies. Het calciumgehalte van de bodem en het kwelwater moet voldoende hoog en het stikstof- en fosfaatgehalte voldoende laag zijn om een vestiging van de calcicole (kalkminnende), oligotrofe (voedselarme) Knobbies mogelijk te maken (Ernst & Van Til 2003). Aan die condities wordt in de Libellenvallei en Kikkervalleien ogenschijnlijk voldaan. In Slings (1997) wordt gemeld dat Knobbies een late pioniersoort is die zich vestigt in het derde jaar en na zo'n tien jaar tot dominantie komt. Dit lijkt vooral in primaire duinvalleien het geval. In secundaire valleien is dat zeker niet het geval; hier vindt ook in oude populaties nog frequent vestiging van jonge planten plaats (mededeling Rienk Slings).

Echter, wat is dan toch de reden van het zeer incidentele voorkomen van Knobbies in Meijendel? Daarmee bedoel ik dat er dus één pol in 1991 en dit jaar één pol op een geplagde plek in de nabije omgeving van de locatie van 1991 is waargenomen (en verder vier jonge pollen in de Kikkervalleien). Speelt de lange afsluiting van de zee een rol in dit schamel voorkomen? En zo ja, hoe komen dan die incidenteel voorkomende pollen in de Libellenvallei en Kikkervalleien dan hier toch terecht? Komt het zaad uit een oude zaadvoorraad? Of heeft de pol uit 1991 vitaal zaad geproduceerd die jaren na het plaggen een nieuwe pol Knobbies heeft opgeleverd? Spelen specifieke bodemfactoren, anders dan de bekende (Ernst & Van Til 2003) een rol als het gaat om de kieming van zaden? Of is verspreiding vanuit populaties vanuit bijvoorbeeld Voorne of AW-duinen of nog verder weg kansrijk?

Zaadbank, vitaliteit en kieming

Soorten als Knobbies en Drienvrige zegge worden op plekken aangetroffen waarvan bekend is dat ze al aan het begin van deze eeuw verdroogd zijn (Runhaar et al. 2000). Ernst en Van der Ham (1988) melden dat knobbiesplanten ten minste 80 jaar oud kunnen worden. Onduidelijk is hoe lang planten nog kiemkrachtige zaden produceren. De meeste planten van natte duinvalleien (zoals Knobbies) hebben een kortlevende zaadbank. Bekker et al (1999) geven in een onderzoek in de Koegelwieck, Terschelling, aan dat uit de bodems van een vijf, negen, 39 en 80 jaar oude vallei geen

zaden ontkiemen van Knopbies. Daarentegen toont Tatár (2011) aan dat vier jaar oude zaden van Knopbies nog ontkiemen, maar dan moeten ze dus nog wel in de zaadbank aanwezig zijn. Bovendien zijn de zaden groot en zwaar (Ernst 1991). Toch is Knopbies pionier die snel reageert op gunstige omstandigheden. Er moet dus een andere verklaring zijn voor de snelle verspreiding. De soort moet dus vanuit de omgeving komen (Bekker et al. 2002 in Grootjans et al. 2016); Bekker et al. (1999) noemen dan ook verspreiding door water meer waarschijnlijk dan door wind.

Kieming vanuit zaad uit de zaadvoorraad gaat voor de Libellenvallei dus hoogstwaarschijnlijk niet op en zeker niet voor de Kikkervalleien. De Kikkervalleien was van 1953 tot 1997 een infiltratieplas met een tot drie meter hoge waterkolom bovenop de voormalige valleibodem.

De productie van goede zaden neemt waarschijnlijk af naarmate de omstandigheden ongunstiger worden. De oorzaken hiervan kunnen liggen in een ongeschikte grondwaterstand of basenverzadiging en/of verzuuring door successie. Bovendien lijkt de tijdsperiode waarover verdroging van het duingebied (door grondwaterwinning) plaatsvond ook een rol te spelen (Van Til 2005). Door Ernst & Van Til (2003) is in de Amsterdamse Waterleidingduinen (AW-duinen) onderzoek gedaan naar de kwaliteit van de zaden van twee refugiumpopulaties, die onder minder gunstige abiotische condities nog aanwezig waren in de AW-duinen. De kwaliteit van de zaden ligt onder die van de populaties van het Noord-Hollands Duinreservaat (NHD) en de Waddeneilanden, maar is wel voldoende voor kieming gezien de uitzaai-experimenten die zijn uitgevoerd. Wil men toch kwalitatief hoogwaardige zaad kunnen verkrijgen, dient het grondwater in deze nu te droge valleien te worden verhoogd.

De afwezigheid van het Knopbiesmotje (*Glyphipterix schoenicollata*) kan ook een aanwijzing zijn van de vitaliteit van Knopbies; het motje is overigens algemeen in het NHD. Het motje stelt zeer specifieke eisen aan de eilegplek, namelijk alleen op het vierde nootje in de aar en die is er alleen bij vitale planten. Uitplanten van jonge meervoudige scheuten wordt door Ernst & Van Til (2003) proefondervindelijk als beste methode gezien als er beperkte kansen zijn via zoöchorie. De zaden kiemen in spoelrandjes waar juist ook veel waadvogels fourageren (Ernst & Van Til 2003). Zo kunnen via endozoöchorie de zaden worden verspreid. De restpopulaties in de AW-duinen zijn te droog en worden niet door deze groep van vogels bezocht en vindt er dus vandaar uit geen verspreiding plaats via zoöchorie.

Afsluiting van de zee

Het belangrijkste voorkomen van Knopbies in Nederland is primaire duinvalleien. Dit zijn strandafsnoringen bij een aangroeiende kustlijn op de Wadden en in de Delta. De zee lijkt voor deze systemen een belangrijk transportmiddel voor de zaden van Knopbies. Het voorkomen van Knopbies op het Kennemerstrand en aan de rand van de Slufter op Texel op de grens van zoet en zout bevestigt dit. Er zijn natuurlijk ook uitzonderingen; in het zuidwesten van Texel komt een Knopbies-loos *Schoenetum* voor (Bruin 1991).

Wat is dan de verklaring voor het voorkomen van Knopbies in de secundaire duinvalleisystemen van de vastelandskust van Holland? De toegang van de zee tot deze valleien is veelal al lang geblokkeerd. De soort komt bijvoorbeeld voor in het Houtglop in de Kennemerduinen; dit is de enige vallei van dit gebied waarvan uit historische gegevens bekend is dat deze een verbinding met zee heeft gekend. Een oude naam van deze vallei is Schuitemgat, omdat de strandvissers hun bomschuiten daar met storm in trokken (mail Rienk Slings).

De kustlijn van Meijndel is al decennia lang, zo niet meer dan 100 jaar, een afslagkust. Het is ook niet voor niets dat lang geleden het Hoogheemraadschap van Delfland over hun hele kustlijn golfbrekers heeft aangelegd; met de Delflandse Hoofden is in 1789 begonnen. Overigens zijn deze golfbrekers inmiddels grotendeels onder het zand verdwenen door zeeoeververzwaring, een zandmotor en de aanleg van Spanjaardsduin. Het Hoogheemraadschap van Rijnland heeft de kustafslag van Meijndel lang proberen tegen te gaan door zeeoeververzwaring en sinds 1990 door vooroeversuppletie (Van der Hagen 2010). Recent is in Meijndel en Berkheide over een paar honderd meter weer een eerste verbinding tussen strand en het duin achter de zeeoever tot stand gebracht. Of dit weer een verbinding met de zee gaat opleveren is te betwijfelen; het uitstuiven van deze windkuilen zal vermoedelijk niet verder gaan dan +6 m NAP. Terugkomst van Knopbies met de zee als vector is voor de recente waarneming in de Libellenvallei en Kikkervalleien geen verklaring en dat zal ook in de toekomst een wensdroom blijven.

Transport op andere wijze: wind, dieren en mens

Soorten van vochtige duinvalleien hebben heel verschillende eigenschappen om zich uit te breiden (Bonn & Poschlod, 1999; Bekker et al., 2001). Zij kunnen uit eigen kracht (autochorie) een nieuw gebied bereiken of zich laten transporteren door wind (anemochorie),



Figuur 3. Zaden van Knobbies: 1e.
(Sturm 1798-1862).

water (hydrochorie) of organismen (zoöchorie) en daarmee bereiken ze een hogere migratiesnelheid.

De primaire verspreiding van nootjes van Knobbies gebeurt of autochtoon na verwerking van de vruchtaar in de winter en het voorjaar of allochtoon door stormachtige wind en/of harde regen (pluviochorie). De afstand die de nootjes hiermee afleggen is beperkt; in de Hoekdel en Klazenweitje was dit tussen 64 en 98 cm (Ernst & Van Til 2003). Verspreiding via water en dieren levert een veel grotere bijdrage. Echter via water is er ook weer een beperking. De valleien moeten bij hoge grondwaterstanden (veelal in de winter en wanneer

de zaden zijn gevallen) met elkaar verbonden zijn. Dit treedt echter incidenteel op en zal niet leiden tot een verspreiding over grotere afstanden dan misschien honderd meter (Bekker et al. 1999). Vooral in Meijndel en Berkheide zijn de valleisystemen gescheiden door hoge parabolarmen waardoor isolatie optreedt voor hydrochore transport. Dit is duidelijk anders in de westelijke valleienreeks van het NHD, waar de parabolarmen zijn verwaaid tot lange kamduinen en de valleien wel tot een langgerekte valleien-complex zijn geschakeld.

Dan blijft voor het transport van zaden van Knobbies maar een mogelijkheid over, namelijk via dieren of

mensen. Weeda (2015) maakt aannemelijk dat vogels (ornithochorie), die zich ophouden in de slikkige randjes van duinvalleien de meest waarschijnlijke verklaring is voor het voorkomen van Oeverkruid. Voor Knopbies lijken vogels de meest waarschijnlijke verspreider te zijn (zie ook Ernst & Van Til 2003).

Na de verbreding van de taluds van de waterwinkanalen bij het pompstation Wim Mensink in het NHD hebben zich binnen een periode van drie tot vier jaar Knopbiesplanten gevestigd. De moederplanten van deze nootjes kunnen alleen van meer noordelijk gelegen populaties van Knopbies in NHD afkomstig zijn. Vitale Knopbiespopulaties groeiden destijds (1983) op een afstand van 1.5 km (Oceaan, NHD), 7.3 km (Kil) of 8 km (Reggers Sandervlak). Het transport van Knopbiesnootjes naar de oever van het Kennemermeer bij IJmuiden is blijkbaar ook door vogels verricht. De afstand tot een kleine Knopbiespopulatie aan het Cremermeer en tot de zeer vitale en zich sterk verjongende populatie in het Houtglop bedraagt 1.5 resp. 2.5 km. In beide gebieden is de vegetatie laag en open; reeds voor en vooral na de stopzetting van de waterwinning in de Kennemerduinen is de bodem in de winter overstromd zodat de condities voor foeragerende vogels zeer

gunstig zijn (in: Ernst & Van Til 2003). Welke vogels dat kunnen zijn is niet duidelijk; (slobberende) eenden liggen het meeste voor de hand. Het Bokje is door Prof. dr. Ernst ook genoemd (mededeling M. van Til) maar wordt niet waarschijnlijk geacht (mededeling R. Slings). Deze ornithochore verspreiding is dus een serieuze optie; voor mij is onduidelijk of de gladde zaden (Fig. 3) van Knopbies wel zo gemakkelijk blijven hangen aan de poten van vogels. Ernst & Van Til (2003) benoemen daarom endo-zoöchorie als een belangrijke vector. Onbekend is wat de kans op verspreiding van zaden van Knopbies door vogels is, die zich ophouden in slikkige randjes en zich vervolgens verplaatsen van vallei naar vallei en tussen duingebieden onderling.

Onderzoek van konijnenfeces uit het NHD heeft laten zien dat veel kiemkrachtige zaden van *Greppelrus* in de feces aanwezig waren (tot 10 zaden per keutel), maar nooit nootjes van Knopbies (Ernst & Van Til 2003). Kan een ander zoogdier, namelijk het geïntroduceerde vee, een factor voor de verspreiding van zaden zijn? Figuur 4 laat dezelfde pol zien van figuur 1; echter, de stengels met de knoppen met de zaden zijn door vee afgevreten. Het betreft dan dus endo-zoöchore verspreiding via vee. Omdat



Figuur 4. Dezelfde pol Knopbies van figuur 1; de stengels met de zaden zijn 'verdwenen' en waarschijnlijk afgegraasd door het vee.

de Kikkervalleien via het vee verbonden zijn met de Libellenvallei kan ook daarmee het vee (endo-zoöchoor) de verspreider zijn vanuit de Libellenvallei naar de Kikkervalleien. Overigens is deze vraat niet erg voor de toekomst. De pol moet dan niet te kort wordt afgegraasd. De aanleg van de bloeiwijzen voor de productie van de nootjes voor het volgend jaar worden voor de winter heel dicht bij de grond aangelegd en dus meestal beneden de vraatzone van het vee.

De pol van recente datum in de Libellenvallei kan gemakkelijk de bron zijn voor de aanwezigheid in de Kikkervalleien, waarbij (endo-)zoöchoor transport door vee of vogels voor de hand ligt. Het verdwijnen en weer verschijnen van Knopbies in de Libellenvallei is ook goed te verklaren. De pollen van 1991 zijn door natuurherstel middels plaggen verdwenen. De vraag is en blijft hoe de pol in 1991 in de Libellenvallei terecht is gekomen. In een zaadbank overleven kennelijk de zaden van Knopbies niet lang (Bekker et al (1999)). Dus ligt ook voor deze pol (endo-)zoöchoor transport en dan door vogels het meest voor de hand. Maar de menselijke invloed in de verspreiding sluit ik niet uit.

Harrie van der Hagen
Dunea duin & water
 Postbus 756, 2270 AT Zoetermeer

Met dank aan Ruud Beringen (Floron) voor het aanleveren van gegevens uit de databank, Theo Westra voor attenderen op de tekst in het Meijendel-boek en Mark van Til en Rienk Slings voor hun commentaar en aanvullingen op het manuscript.

Literatuur

- Bekker RM, EJ Lammerts, A Schutter & AP Grootjans (1999). Vegetation development in dune slacks: the role of persistent seed banks. *Journal of Vegetation Science* 10: 745-754.
- Bekker RM, WHO Ernst & Y de Vries (2002). Zaadvoorraad van duinvalleien; bron of belemmering van herstel? *Landschap* 18: 173-184.
- Bonn S & P Poschod (1999). *Ausbreitungsbiologie der Pflanzen Mitteleuropas*. Quelle & Meijer, Heidelberg.
- Bruin CJW (1991). Het Junco baltici-Schoenetum nigricatntis en enkele nauw verwante vegetatietypen. *Stratiotes* 3: 40-60.
- Ernst WHO (1991). Ökophysiologie van Pflanzen in Küstendünen Europas in einem Gradient von der Nordsee zum Mittelmeer. *Ber. Reinh.-Tüx. Ges.* 3: 157-172.
- Ernst WHO (2002). Zaadbank in potentieel vochtige duinvalleien in de Amsterdamse Waterleidingduinen en de herstel kansen van de vochtige vallei het Klazewitje. VU Amsterdam & Gemeentewaterleidingen Amsterdam. 61 pp.
- Ernst WHO & NF van der Ham (1988). Population structure and rejuvenation potential of *Schoenus nigricans* in coastal wet dune slacks. *Acta Botanica Neerlandica* 37, 451-465.
- Ernst WHO & M van Til (2003). Mogelijkheden voor autogene vestiging en introductie van Knopbies (*Schoenus nigricans*) in de Van Limburg Stirum-vallei (AWD). VU Amsterdam & Gemeentewaterleidingen Amsterdam. 46 pp.
- Grootjans AP, JW de Jong & JAM Janssen (1999). Een analyse van de vegetatieontwikkelingen in de Strandvlakte en het gebied rond de Oosterduinen tussen 1958 en 1994. Laboratorium voor Plantenoecologie Rijksuniversiteit Groningen in opdracht van Vereniging tot Behoud van Natuurmonumenten. 24 pp. & 4 bijlagen.
- Grootjans AP, AS Adams, HPJ Huiskes & NAC Smits (2016). Herstelstrategie H2190B: Vochtige duinvalleien (kalkrijk). DEEL II: 251-270. In: website Ministerie van Economische Zaken. Herstelstrategieën stikstofgevoelige habitats. Ecologische onderbouwing van de Programmatische Aanpak Stikstof (PAS).
- Hagen HGJM van der (2010). Veranderingen van de kustlijn bij Scheveningen: een foto-impressie. *Holland's Duinen* 55: 50-51.
- Hooijmans F (2013). Ontwikkeling van de plantensoorten in de Kikkervalleien van 1998 tot 2012. *Holland's Duinen* 62: 30-38.
- Runhaar J, C Maas, AFM Meuleman & LML Zonneveld (2000). Herstel van natte en vochtige ecosystemen. Handboek. NOV-rapport nummer 9-2.
- Schaminée JHJ, EJ Weeda & V Westhoff (1995). De vegetatie van Nederland. Deel 2. Plantengemeenschappen van wateren, moerassen en natte heiden. Opulus Press, Upsala, Leiden.
- Slings QL (1997). Herstel van knopbies-vegetaties door plaggen. *De Levende Natuur* 98 (7): 296-299.
- Sturm J (1798-1862). *Deutschlands Flora in Abbildungen nach der Natur mit Beschreibungen*. Nürnberg.
- Tatár S (2011). Seed longevity and germination characteristics of six fen plant species. *Acta Biologica Hungarica* 61, suppl 1. DOI: 10.1556/ABiol.61.2010.Suppl.19
- Til M van (2005). Evaluatie effecten van plaggen op de vegetatie van verdroogde en verruigde duinvalleien in de Amsterdamse Waterleidingduinen. Waterleidingbedrijf, Amsterdam.
- Weeda E (2015). Dwergbloem (*Centunculus minimus*) na zo'n 170 jaar terug in het Haagse ... in één exemplaar! *Holland's Duinen* 66: 2-6.
- Werf S van der (1974). Infiltratie: met water meer plant. In: Croin Michielsen N (red.) (1974). *Meijendel duin-waterleven*. Jubileumboek ter gelegenheid van het 100-jarig bestaan van de Duinwaterleiding van 's-Gravenhage.