

Oorsilene, zeedorpenplant bij uitstek

Dit artikel loopt vooruit op een uitvoeriger stuk over duinlandschappen met grasland-vegetatie. In de duingraslanden worden onderscheiden: zeedorpenlandschap, vronland-
schap en konijnenlandschap. Als meest markante soort van het zeedorpenlandschap wordt hier Oorsilene (Fig. 1) besproken als eerste plant in een nieuwe reeks Ecoflora Online. Het idee is de tekst van de Nederlandse Oecologische Flora (5 delen, 1985-1994) uit te bouwen tot een kennissysteem met doorklikmogelijkheden.

TEKST: EDDY WEEDA



Trefwoorden

Anjerfamilie, meeldraadbrandzwam, kleine vlinders, Anthyllido-Silenetum, zeedorpenlandschap.

Beschrijving

Vegetatieve organen

Oorsilene is een lage tot middelhoge, overblijvende hemikryptofyt van beperkte levensduur. Haar forse penwortel kan tot een diepte van 50 cm of meer in de grond doordringen (Volk 1930, p. 143; Meusel & Werner 1979). Vlak boven het bodemoppervlak vormt de hoofdas een aantal korte, dicht opeenstaande vertakkingen eindigend in bladrozetten, die voor een deel overwinteren. Een of meer van deze vertakkingen groeien in het zomerhalfjaar uit tot rechtopstaande, onvertakte, gewoonlijk 20-50 cm

hoge, iets klevrige bloeistengels met ver uiteen staande bladparen, terwijl het bladrozet aan de stengelbasis in functie blijft. De donkergroene bladeren hebben een spatelvormige bladschijf, die korter is dan de bladsteel; deze bladvorm gaf aanlei-

ding tot de soort aanduiding *otites* (oorlepel). Hierdoor is Oorsilene vegetatief te onderscheiden van Nachtsilene (*Silene nutans*), die korter gesteelde bladeren heeft. De stengelbasis en de bladeren dragen zeer korte haren.

Voortplanting

Oorsilene is bloeiend te vinden gedurende de hele zomer en soms tot in de herfst. De cilindervormige, veelbloemige bloeiwijze bestaat uit een aantal schijnkransen met driehoekige schutbladen en dicht opeenstaande, op zichzelf weinig opvallende bloemen. De schutbladen van de onderste schijnkransen zijn bladachtig en vrijwel lijnvormig.



Figuur 1. Oorsilene, scan van aquarel van Chiel Westra© uit de Nederlandse Oecologische Flora Deel 1 (Weeda et al. 1985); scan met toestemming Chiel Westra.

Oorsilene is tweehuizig met een wisselende aantalsverhouding tussen vrouwelijke en mannelijke planten (Soldaat et al. 1997; Soldaat et al. 2000). Gewoonlijk zijn mannelijke planten forser en veel bloemrijker dan vrouwelijke. Volgens Fægri & Van der Pijl (1966) en Brantjes & Leemans (1976) vormen mannelijke planten gemiddeld zes- tot zevenmaal zoveel bloemen als vrouwelijke planten. Bij mannelijke planten lopen de meeldraden meer in het oog dan de andere bloemdelen; in mindere mate geldt dit voor de stempels van vrouwelijke planten. De onopvallende, ongedeelde, lijnlanctvormige, groengele kroonbladen brengen vooral 's nachts een zoete geur voort. In combinatie met nectarafscheiding onder in de bloem trekken ze allerlei nachtvlinders aan, vooral uilen (*Noctuidae*) en spanners (*Geometridae*), en ook steekmuggen (*Culicidae*); beide groepen treden als bestuivers op. Oorsilene is een van de zeer weinige soorten waarbij bestuiving door muggen is vastgesteld (Brantjes & Leemans 1976; Jürgens et al. 2002; Jhumur et al. 2007).

Voortplanting vindt uitsluitend plaats door zaad. De taaie dode stengels met rechtopstaande doosvruchten kunnen door dieren en door storm heen en weer worden geschud en daarbij zaden uitstrooien. Andere specialisaties in de zaadverspreiding zijn niet bekend.

Zaadbank

In het noordoosten van Hongarije is vastgesteld dat Oorsilene een groot aandeel in de zaadbank van oud grasland heeft (Virágh & Gerencsér 1988). Deze opgave betreft *Silene otites subsp. hungarica*, een in Hongarije endemische ondersoort (Wrigley 1986).

Verspreidingsgebied

Oorsilene behoort tot een verzameling nauw aan elkaar verwante, onderling kruisbare taxa (*Silene otites* s.l.; Wrigley 1986) waarvan het gezamenlijke areaal zich uitstrekt van Noordoost-Spanje, Bretagne en Oost-Engeland tot Midden-Azië. Binnen deze groep bezet Oorsilene in strikte zin (*Silene otites subsp. otites*) het westelijkste deel van het areaal; zij is beperkt tot Zuid- en Midden-Europa en delen van West-Europa (Jalas & Suominen 1986).

In Nederland is Oorsilene tot het kustgebied beperkt (Fig. 2); uit België is zij niet bekend. De Nederlandse vindplaatsen maken deel uit van een geïsoleerd deelareaal rondom de Noordzee, dat 100-250 km verwijderd ligt van het aaneengesloten areaal in Oost- en Zuid-Duitsland en Noord-Frankrijk. Langs de Noordzee komt Oorsilene voor in East Anglia (GB), aan de Hollandse vastelandskust (van het Westland tot Bergen), op een reeks Waddeneilanden vanaf Schiermonnikoog oost- en noordwaarts, en aan de

zuidwest- en noordwestkust van Jutland (DK). Verspreidingskaarten voor Nederland worden gegeven door A.J. Quené-Boterbrood (in Mennema et al. 1985) en door FLORON (www.verspreidingsatlas.nl/1205). Vindplaatsen buiten de duinen, onder meer ten noordoosten van Amsterdam, gaan terug op aanvoer met duinzand.

Het is mogelijk dat Oorsilene in de Tachtigjarige Oorlog met Spaanse soldaten is meegekomen.

De kortste verbinding tussen het kustgedeelte en de binnenlandse delen van het areaal wordt gevormd door de Elbe, die vermoedelijk Oorsilene in het Waddengebied gebracht heeft (vergelijk Pedersen 1959). Het voorkomen in de Hollandse vastelandsduinen kan in verband worden gebracht met haar aanwezigheid in het Bovenrijndal, waar zij stroomafwaarts tot in de omgeving van Mainz voorkomt Haeupler & Schönfelder (1988). De soort zou dan via het Rijnsysteem de kustduinen hebben bereikt en vervolgens in het tussenliggende gebied zijn verdwenen (Weeda 1992, pp. 51-59). De aanwezigheid van Oorsilene langs de Noordzee is echter ook toegeschreven aan een handelsroute voor zeep in de Romeinse tijd, aangezien de plant een kleurstof bevat die als haarverf kan dienen en voor dat doel werd verhandeld (De Bruyn 2000). Een aandeel van de mens in haar verspreiding wordt aannemelijk gemaakt doordat zij in het noordwestelijke deel van haar areaal in de buurt van menselijke nederzettingen voorkomt en afhankelijk is van bodemverstoring door de mens. Door archeologisch onderzoek (zie volgende paragraaf) bleek echter dat Oorsilene al ver vóór de Romeinse tijd in het Hollandse kustgebied aanwezig was. Verspreiding vanuit Zuidwest-Europa (Midden-Spanje) via een kustroute en/of door de mens is ook een optie (zie 'Historische gegevens'). DNA-analyse zou kunnen onthullen of de huidige populaties in de Hollandse vastelandsduinen (en ook die in East Anglia) nauwer verwant zijn aan die in Midden-Spanje, het Bovenrijndal of het noordoostelijk Waddengebied.

Paleobotanische gegevens

De tot dusver enige archeologische vondsten van Oorsilene zijn afkomstig uit drie monsters uit de Harnaschpolder ten noorden van Schipluiden bij Delft. Het gaat om zaden die onder de waterspiegel geconserveerd zijn en dateren uit het laatste deel van het Atlanticum (ca. 3500 v.Chr.). Ze komen uit een door boeren bewoond, laag duin dat door een schorrengebied werd omringd (Kubiak-Martens 2006). Deze locatie

ligt ca. 7 km landinwaarts van historische vindplaatsen bij Den Haag en vertegenwoordigt een vroege fase in de duinvorming aan de Hollandse kust (Berendsen 2008, p. 253 e.v.). Qua landschappelijke context komt zij overeen met de nog bestaande groeiplaats op Schiermonnikoog. Het betreft een van de oudste vondsten van een duingraslandplant in het Hollandse kustgebied. Het is verleidelijk om te concluderen dat Oorsilene sinds het Atlanticum tot de Nederlandse flora behoort, maar tussen de paleobotanische en de floristische meldingen ligt een hiaat van ruim 5000 jaar, dat alleen door nieuwe archeologische vondsten kan worden overbrugd.

Historische gegevens uit literatuur en herbaria

Oorsilene werd voor het eerst beschreven door Clusius (1601, p. 295) onder de naam *Sesamoides magnum salamanticum*. Deze naam verwijst naar de beroemde Spaanse universiteitsstad Salamanca, opmerkelijk genoeg de westelijkste plek waar Oorsilene ooit is gevonden; volgens de kaart in *Atlas Florae Europaeae* komt zij hier tegenwoordig niet meer voor (Jalas & Suominen 1986).

Onder de naam *Sesamoides Salamanticense major* werd zij reeds in 1636 ook uit Nederland opgegeven en wel voor de omstreken van Leiden (Vorstius 1636). De snelle opeenvolging van de ontdekking in Spanje en in Nederland zou kunnen teruggaan op invoer van de soort door Clusius in de Leidse Hortus. Ook is het mogelijk dat Oorsilene in de Tachtigjarige Oorlog met Spaanse soldaten is meegekomen.

18de-eeuwse opgaven betreffen duinen in de omgeving van Den Haag en Haarlem (De Gorter 1781, als *Cucubalus otites*). In Naturalis-NHN (Leiden) ligt een herbariumexemplaar dat in 1797/98 is verzameld in Den Haag (Eikenduinen). Tot 1870 werden geen vondsten in andere streken gemeld, al gaf F.A.W. Miquel aan dat zij 'veelvuldig (...) in de meeste duinen van Holland' voorkwam (Kops & Miquel 1844, pl. 637). In de duinen van IJmuiden tot Bergen, waar nu de grootste concentratie van populaties voorkomt, is Oorsilene pas bekend sinds het eind van de 19de eeuw. De oudste collectie uit dit gebied dateert uit 1896 en komt uit Egmond aan Zee. Van Eeden (1874, p. 370) kende Oorsilene in de Hollandse duinen niet noordelijker dan de omgeving van Haarlem. Dit doet vermoeden dat zij zich relatief recent in deze streek heeft gevestigd, of althans vóór 1900 veel zeldzamer was dan nu. Omstreeks 1900 werd zij incidenteel in Zuidwest-Nederland en aan de Gooikust van de Zuiderzee gevonden (collecties in Naturalis-NHN en een IVON-opgave), maar hier heeft zij niet standgehouden.

In het Duitse en Deense deel van het Waddengebied komt Oorsilene op alle bewoonde eilanden voor (Buchenau 1901; Pedersen 1959; Christiansen 1961; Heykena 1965, p. 68; Piontkowski 1970, p. 109-110; Van Dieken 1970; Garve 2007),

maar in het Nederlandse deel alleen op Schiermonnikoog, waar zij in 1870 werd ontdekt (Vuyck 1901). Uit het noordelijk Waddengebied zijn er al meldingen uit 18de eeuw: in 1770 vermeldt G.Chr. Oeder Oorsilene voor Sylt (Christiansen 1961); Wiinstedt (1946, p. 306) noemt een collectie van Røpmø uit 1797 in Herbarium Kopenhagen.

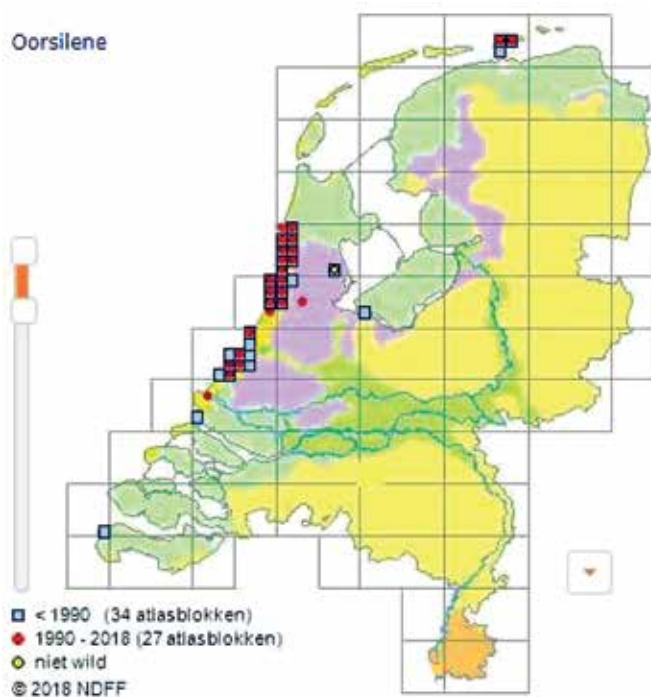
Beschermingsaspecten

Oorsilene stond op de Nederlandse Rode Lijst als gevoelig, maar is inmiddels geen Rode Lijst-soort meer (Sparrius et al. 2014). Zij komt nog wel voor op Rode Lijsten van Nedersaksen, Sleeswijk-Holstein en Denemarken (Garve 2004; Mierwald & Romahn 2006; Wind & Pihl 2010).

In het kader van Natura 2000 geldt Oorsilene in Nederland als exclusieve soort van het habitatype 'Grijze duinen', en wel van het kalkrijke subtype H2130_A (www.synbiosys.alterra.nl/natura2000/documenten/profielen/habitattypen).

Standplaats

In Nederland wordt Oorsilene, evenals in Noordwest-Duitsland en Denemarken, alleen in kustduinen aangetroffen. Zij groeit buiten grondwaterbereik in de volle zon, op droog, min of meer gestabiliseerd zand



Figuur 2. Verspreiding van Oorsilene in Nederland.
© NDFD 2018. Opmerkingen: verspreiding aangepast nabij s-Hertogenbosch en Maastricht, https://www.verspreidingsatlas.nl/1205_geraadpleegd 15.02.2018.

met een beperkt gehalte aan humus en voedingsstoffen. Gewoonlijk steekt Oorsilene ver uit boven de omringende vegetatie, waarin mossen een belangrijk aandeel hebben. Hoewel Oorsilene vooral op tamelijk basenrijk zand groeit, blijkt zij indifferent ten opzichte van het kalkgehalte (Pedersen 1959; De Bruyn 2000) en kan zij gedijen onder basische, neutrale of matig zure condities. Volk (1930, p. 128) vermeldt een pH-traject van 7,0-8,3 voor binnenlandse zandduinen in het Rijndal tussen Rastatt en Mainz. Waarnemingen op de Oost-Friese Waddeneilanden (Heykena 1965) en in Den Haag (De Bruyn 2000) wijzen op zuurdere omstandigheden in sommige kustduingebieden. Zij staat op hellingen zonder voorkeur voor een bepaalde expositie en ook op vlakke plaatsen, mits gevrijwaard van stagnerend water.

In de Hollandse duinen is Oorsilene kenmerkend voor het zeedorpenlandschap, waar de bodemeigenschappen gestempeld zijn door een lange traditie of agrarisch en ander menselijk gebruik (Van der Goes 1987, p. 119; Werkgroep Duin en Kust 1986; Doing 1988, p. 44-45; Slings 1994; Ehrenburg et al. 1995; Mooij 2016). Vermoedelijk speelde beweiding een belangrijke rol bij de instandhouding van haar milieu (Buchenau 1901; Heykena 1965, p. 68, Tabel 11; Westhoff & Van Oosten 1991; Van Soest & Van der Hagen 1999, p. 90). In de 20ste eeuw werd het gebruik van de duinen als weidegrond grotendeels gestaakt, een proces dat werd verhaast door de Tweede Wereldoorlog toen de duinen om strategische redenen niet toegankelijk waren. Oorsilene verdween uit de vroegere duinweiden, die met struweel dichtgroeiden. Zij kon zich slechts handhaven in de directe omgeving van bebouwing en infrastructuur, in bermen en op speelveldjes waar de begroeiing door matige betreding laag en enigszins open bleef. Oorsilene kan standhouden in geïsoleerde snippers duingrasland binnen de bebouwde kom, zoals in Den Haag en IJmuiden.

Sinds het eind van de 19de eeuw is Oorsilene bekend van enkele spoorwegterreinen die met duinzand zijn aangelegd (Vuyck 1901; Koster 1984). Op zulke plaatsen kan zij zich lang handhaven, maar verdere verspreiding langs spoorwegen is niet waargenomen.

Buiten het Noordzeegebied is Oorsilene als kustplant bekend van Zuidwest-Frankrijk en verspreide locaties langs de Oostzee. *Silene otites* in brede zin heeft echter haar zwaartepunt in meer continentale gebieden, waarbij zij een voorkeur voor neerslagarme streken toont.

Plaats in de vegetatie

In de Hollandse duinen neemt Oorsilene een middenpositie in tussen Kegelsilene (*Silene conica*) en Nachtsilene (*Silene nutans*). Volgens een 19de-eeuwse opgave



Figuur 3. Oorsilene langs het duinpad van KNMR reddingstation naar Duinpaviljoen De Liefhebbers aan Zee in Wijk aan Zee (2010). Foto: Joost Bouwmeester.

groeiden deze drie soorten zelden in elkaars gezelschap (Dozy 1852, p. 157). In elk geval hebben ze een verschillend optimum: Kegelsilene is kenmerkend voor open pionierbegroeiingen en Nachtsilene voor stabiel duingrasland en dwergstruweel, terwijl het zwaartepunt van Oorsilene halverwege deze ontwikkelingsstadia ligt. Tot haar meest voorkomende begeleiders behoren Smal fakkelgras (*Koeleria macrantha*) en Duinklauwtjesmos (*Hypnum cupressiforme* var. *lacunosum*).

Kort voor de Tweede Wereldoorlog beschreef W.C. de Leeuw (in Braun-Blanquet & Moor 1938) een soortenrijke graslandgemeenschap uit de Zuid-Hollandse duinen van Den Haag tot Noordwijkerhout onder de naam 'Anthyllis maritima-Silene otites-Assoziation', nadat eerst de ongeldige associatiennaam *Cerastieto-Avenetum pubescentis* was gebruikt (Braun-Blanquet & De Leeuw 1936). Oorsilene gold niet alleen als trouwe en constante kensoort, maar leende ook haar naam aan de associatie. Volgens een beschrijving van J.L. Soest uit c. 1940 kwam dit type duingrasland voor op noord- en westhellingen en op beschutte vlakke plaatsen, en bleef het in stand door begrazing door paarden en koeien en door gebruik voor het boeten van visnetten (Van Soest & Van der Hagen 1999, p. 90). Zonder dergelijk gebruik dringt Kruiwilg (*Salix repens*) in het grasland binnen, een dwergstruik die blijkbaar wordt gemeden door Oorsilene. Binnen tien jaar na de Tweede Wereldoorlog was laatstgenoemde vervangen door Nachtsilene, een soort die zich goed kan handhaven tussen Kruiwilg. Boerboom (1957) wijzigde daarom de associatiennaam *Anthyllido-Silenetum otitis* in *Anthyllido-Silenetum nutantis*. Oorsilene werd nu bestempeld als een plant van ruderaal begroeiingen (Boerboom 1960, p.

106-107). In lijn hiermee karakteriseerde Van Ooststroom (1962) de standplaats als spaarzaam begroeid, droog en min of meer ruderaal, maar deze kwalificatie doet geen recht aan het karakter van de meeste groeiplaatsen, die als droog duingrasland te classificeren zijn en te voedselarm zijn voor een ruderaal vegetatie. Tegenwoordig geldt zij in Nederland als kenmerkend voor de Kegelsilene-associatie (*Sileno-Tortuletum ruraliformis*), die net als Oorsilene kenmerkend is voor het zeedorpenlandschap (Doing 1993). Op Schiermonnikoog groeit zij op lage duintjes aan de rand van de Oosterkwelder. Op de Duitse en Deense Waddeneilanden staat zij vooral in overgangen tussen de open Duin-Buntgras-associatie (*Violo-Corynephorum*) en de gesloten Duin-Struisgras-associatie (*Festuco-Galietum veri*), met name op zuidhellingen en in dichtgroeïende stuifkuilen; soms wordt zij hier in dwergstruweel van Duinroos (*Rosa pimpinellifolia*) aangetroffen (Heykena 1965, p. 106, 118 en Tabel 27, 28, 29, 31, 37).

Voedselspecialisten

Drie zeldzame monofage of oligofage nachtvlinders hebben Oorsilene als voedselplant (Aukema 1986; Kuchlein 1993; Zumkehr 1995): de Oorsilene-uil (*Hadena irregularis*, familie *Noctuidae*), de Duinsilenekokermot (*Coleophora galbulipennella* = *C. otitae*, familie *Coleophoridae*) en de Silenekustmot (*Caryocolum cauligenella*, familie *Gelechiidae*). De eerste is exclusief gespecialiseerd op Oorsilene, terwijl de andere twee ook gebruik kunnen maken van Nachtsilene (*Silene nutans*). Het minst zeldzaam is de Duinsilenekokermot, een bladmineerder die bij diverse zeedorpen voorkomt. Voor de Silene-uil (*Hadena*) worden verwezen naar het geslacht *Silene*. De Silenekustmot veroorzaakt vervorming van de stengel. De achteruitgang van deze soorten is vermoedelijk toe te schrijven aan (tijdelijke) inkrimping van de populaties van de voedselplanten; ook toenemende onderlinge isolatie van populaties in het zeedorpenlandschap kan een rol spelen (Koster & Van Nieuwerkerken 1998).

Parasitaire zwammen

De meeldraadbrandzwam *Microbotryum majus* (Vánky 1994; Lutz et al. 2005) tast zowel mannelijke als vrouwelijke planten aan. In tegenstelling tot verwante soorten vertoont aangetaste Oorsilene een sterke reductie van de kroonbladen.

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

Referenties

- Aukema P (1986). Vlinders op de Oorsilene. *Duin* 1986 (3): 63-64.
- Berendsen HJA (2008). *Landschappelijk Nederland. Fysische geografie van Nederland, 4e druk*. Perspectief Uitgevers, Utrecht, 240 pp.
- Boerboom JHA (1957). Les pelouses sèches des dunes de la côte néerlandaise. *Acta Botanica Neerlandica* 6: 642-680.
- Boerboom JHA (1960). *De plantengemeenschappen van de Wassenaarse duinen*. Dissertatie Landbouwhogeschool Wageningen. Mededelingen Landbouwhogeschool Wageningen 60-10, 135 pp.
- Brantjes NBM & JAAM Leemans (1976). *Silene otites* (L.) *Wibel* pollinated by nocturnal Lepidoptera and mosquitoes. *Acta Botanica Neerlandica* 25 (4): 281-295.
- Braun-Blanquet J & M Moor (1938). *Prodromus der Pflanzengesellschaften. Prodrome des Groupements végétaux*. Fasz. 5. *Verband des Bromion erecti*. Comité Inter-national du Prodrome Phytosociologique, Montpellier, 64 pp.
- Braun-Blanquet J & WC de Leeuw (1936). *Vegetationsskizze von Ameland*. *Nederlandsch Kruid-kun-dig Archief* 46: 359-393.
- Buchenau F (1901). *Flora der ostfriesischen Inseln, 4. Auflage*. Engelmann, Leipzig, 213 pp.
- Christiansen W (1961). *Flora der nordfriesischen Inseln. Abhandlungen und Verhandlungen des Naturwissenschaftlichen Vereins in Hamburg N.F. IV, Supplement*. Hamburg, 127 pp.
- Clusius C (1601). *Rariorum Plantarum Historia. Quae accesserint, proxima pagina dabit*. Moretus, Antwerpen, 364 + 348 pp.
- De Bruyn GJ (2000). *Om zeep gaan in het jaar nul*. *Natura* 97: 11-13.
- De Gorter D (1781). *Flora VII Provinciarum Belgii Foederati indigena*. Bohn, Haarlem, 378 pp.
- Doing H (1988). *Landschapsoecologie van de Nederlandse kust. Een landschapskartering op vegetatiekundige grondslag*. Stichting Duinbehoud/Stichting Publikatiefonds Duinen, Leiden, 228 pp.
- Doing H (1993). *Het Sileno-Tortuletum (ass. nov.), een karakteristieke associatie van het zeedorpenland-schap*. *Stratiotes* 6: 40-52.
- Dozy F (1852). *De duinflora*. *Nederlandsch Kruidkundig Archief* I (3): 144-167.
- Ehrenburg A, M van Til & J Maurik (1995). *Vegetatieontwikkeling en begrazingsbeheer van het zeedorpenlandschap bij Zandvoort*. *De Levende Natuur* 96: 202-211.
- Fægri K & L van der Pijl (1966). *The principles of pollination ecology*. 3rd ed. Pergamon, Oxford, 244 pp.
- FLORON (z.j.) *Silene otites*, In: *Verspreidingsatlas Vaatplanten*. www.verspreidingsatlas.nl/1205, geraadpleegd 26.2.2018.
- Garve E (2004). *Rode Liste und Florenliste der Farn- und Blütenpflanzen in Niedersachsen und Bremen, 5. Fassung, Stand 1.3.2004*. Informationsdienst Naturschutz Niedersachsen 1/2004. Hannover, Landesamt für Ökologie, 76 pp.
- Garve E (2007). *Verbreitungsatlas der Farn- und Blütenpflanzen in Niedersachsen und Bremen*. *Naturschutz und Landschaftspflege in Niedersachsen* 43. Niedersächsischer Landesbetrieb für Wasserwirtschaft, Küsten- und Naturschutz, Norden, 507 pp.
- Haeupler H & P Schönfelder (1988). *Atlas der Farn- und Blütenpflanzen der Bundesrepublik Deutschland*. Ulmer, Stuttgart, 768 pp.
- Heykena A (1965). *Vegetationstypen der Küstendünen an der östlichen und südlichen Nordsee*. *Mitteilungen der Arbeitsgemeinschaft für Floristik in Schleswig-Holstein und Hamburg* 13, 135 pp.
- Jalas J & J Suominen (1986 red.). *Caryophyllaceae, Subfam. Silenoideae*. *Atlas Florae Europaeae* 7. Helsinki, 229 pp.
- Jhumur US, S Dötterl & A Jürgens (2007). *Electrophysiological and behavioural responses of mosquitoes to the volatiles of Silene otites (Caryophyllaceae)*. *Arthropod-Plant Interactions* 1: 245-254.
- Jürgens A, T Witt & G Gottsberger (2002). *Flower scent composition in night-flowering Silene species (Caryophyllaceae)*. *Biochemical Systematics and Ecology* 30: 383-397.
- Kops J & FAW Miquel (1844). *Flora Batava* 8 (p.p.; pl. 601-640). Sepp, Amsterdam.
- Koster A (1984). *Verspreiding en betekenis van de Nederlandse spoorwegflora*. *Notitie 4*. Ministerie van Landbouw en Visserij, Adviesgroep Vegetatiebeheer, Wageningen, 293 pp.
- Koster JC & EJ van Nieuwerkerken (1998). *Endothenia oblongana in Nederland: een bladroller van het zeedorpenlandschap (Lepidoptera: Tortricidae)*. *Entomologische Berichten* 58: 145-152.
- Kubiak-Martens L (2006). *Botanical remains and plant food subsistence*. In: LP Louwe Kooijmans & PFB Jongste (eds.). *Schipluiden, a Neolithic settlement on the Dutch North Sea Coast c. 3500 cal BC*. *Analecta Praehistorica Leidensia* 37/38, Leiden University, pp. 317-336.
- Kuchlein JH (1993). *De kleine vlinders. Handboek voor de faunistiek van de Nederlandse Microlepidoptera*. Wagenbingen, 715 pp.
- Lutz M, M Göker, M Piątek, M Kemler, D Begerow & F Oberwinkler (2005). *Anther smuts of Caryophyllaceae: molecular characters indicate host-dependent species delimitation*. *Mycological Progress*. 4 (3): 225-238.
- Mennema J, AJ Quené-Boterbrood & CL Plate (1985 red.). *Atlas van de Nederlandse Flora 2. Zeldzame en vrij zeldzame planten*. Bohn, Scheltema & Holkema, Utrecht, 349 pp.
- Meusel H & K Werner (1979). *Caryophyllaceae: Cucubalus – Agrostemma*. In: G Hegi & KH Rechinger (Herausg.), *Illustrierte Flora von Mitteleuropa*, 2. Auflage, III (1): 1038-1182. Parey, Berlin.
- Mierwald U & K Romahn (2006): *Die Farn- und Blütenpflanzen Schleswig-Holsteins. Rote Liste, Band 1*, 122 pp., Landesamt für Natur und Umwelt des Landes Schleswig-Holstein, Flintbek.
- Mooij Ch (2016). *To what extent do species-rich calcareous grasslands dependance on human activities?* MSc

- Programme Biological Science, 10012672. University of Amsterdam/Wageningen UR, 37 pp.
- Pedersen A (1959). Caryophyllaceernes udbredelse i Danmark. *Botanisk Tidsskrift*.
 - Piontkowski HU (1970). Untersuchungen zum Problem des Atlantischen Klimakeils. *Mitteilungen der Arbeitsgemeinschaft für Floristik in Schleswig-Holstein und Hamburg* 18, 217 pp.
 - Slings QL (1994). De kalkgraslanden van de duinen. *De Levende Natuur* 95: 120-130.
 - Soldaat LL, B Vetter & S Klotz (1997). Sex ratio in populations of *Silene otites* in relation to vegetation cover, vegetation cover and fungal infection. *Journal of Vegetation Science* 8: 697-702.
 - Soldaat LL, H Lorenz & A Treflich (2000). The effect of drought stress on the seks ratio variation of *Silene otites*. *Folia Geobotanica* 35: 203-210.
 - Sparrius LB, B Odé & R Beringen (2014). Basisrapport Rode Lijst Vaatplanten 2012 volgens Nederlandse en IUCN-criteria. FLORON Rapport 57. FLORON, Nijmegen.
 - Van der Goes JPC (1987 red.). *Wilde planten in Noord-Holland*. Provinciale Waterstaat Noord-Holland, Haarlem, 176 pp.
 - Van Dieken J (1970). Beiträge zur Flora Nordwestdeutschlands unter besonderer Berücksichtigung Ostfrieslands. *Mettcker, Jever*. 284 pp.
 - Van Eeden FW (1874). Lijst der planten, die in de Nederlandsche Duinstreken gevonden zijn. *Nederlandsch Kruidkundig Archief II* (4): 360-451.
 - Van Soest JL & HGJM van der Hagen (1999). De vegetatie van de Wassenaarse duinen omstreeks 1940. *Holland's Duinen* 34: 78-107.
 - Vánky K (1994). *European smut fungi*. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, Jena, New York, 570 pp.
 - Virágh K & L Gerencsér (1988). Seed bank in the soil and its role during secondary successions induced by some herbicides in a perennial grassland community. *Acta Botanica Hungarica* 34 (1-2): 76-121.
 - Volk OH (1930). Beiträge zur Ökologie der Sandvegetation der oberrheinischen Tiefebene. *Zeitschrift für Botanik* 24: 81-185.
 - Vorstius A (1636). *Index Plantarum Indigenarum quae (...) prope Lugdunum in Batavis nascuntur*. In: *Catalogus Plantarum Horti Academici Lugduno-Batavi*, ed. 2. Leiden, 54-66.
 - Vuyck L (1901). *Prodromus Florae Batavae*, ed. 2, I (1), MacDonal, Nijmegen, 350 pp.
 - Weeda EJ, Westra R, Westra Ch, Westra T (1985). *Nederlandse Oecologische Flora. Wilde planten en hun relaties 1*. Uitgave IVN in samenwerking met de VARA en de VEWIN. 304 pp.
 - Weeda EJ (1992). Zandviooltje (*Viola rupestris*) in de duinen van Noord-Kennemerland. Hoe een dwerg uit de steppetoendra standhoudt temidden van zand, zeewind en konijnen. *Wetenschappelijke Mededeling KNNV* 206, 88 pp.
 - Werkgroep Duin & Kust (1986). *Zeedorpenlandschap in Noord-Holland*. Bijlage bij Duin 1986-1, 46 pp.
 - Westhoff V & MF van Oosten (1991). *De plantengroei van de Waddeneilanden*. *Natuurhistorische Bibliotheek KNNV* 53. Koninklijke Nederlandse Natuurhistorische Vereniging, Utrecht, 419 pp.
 - Wiinstedt, K (1946): Rømø's vegetation og flora. *Botanisk Tidsskrift* 46 (4): 303-346.
 - Wind P & S Pihl (2010 red.). *Den danske rødliste, update 2010*. Danmarks Miljøundersøgelser, Aarhus Universitet, redlist.dmu.dk geraadpleegd 26.2.2018.
 - Wrigley F (1986). Taxonomy and chorology of *Silene* section *Otites* (Caryophyllaceae). *Annales Botanici Fennici* 23: 69-81.
 - Zumkehr P (1995). *De Lepidoptera van het Noordhollands Duinreservaat*. PWN Waterleidingbedrijf Noord-Holland, Bloemendaal, 142 pp.