

## Algengemeenschappen van drooggevalle grond langs de grote rivieren

C. den Hartog

A.H.M. Steenbruggen

Algen worden in de plantensociologische beschrijvingen van vegetatie-eenheden zeer weinig genoemd; alleen in gevallen waar het om opvallende taxa gaat wordt soms melding van hun voorkomen gemaakt. Dat geldt speciaal voor de algen in zoetwater-, brakwater- en terrestrische milieus, met uitzondering van de kranswieren. In het mariene milieu is hoofdzakelijk aandacht besteed aan de algengemeenschappen op de harde substraten van zeekeringen en havenwerken. Uitvoerige studies over de algengemeenschappen van harde substraten zijn gepubliceerd door Van Goor (1923), Den Hartog (1959) en Nienhuis (1975, 1980). De cinderella-positie van deze gemeenschappen blijkt wel uit het feit dat ze niet behandeld worden in het vijfde-standaardwerk 'De Vegetatie van Nederland' (Schaminée et al. 1995 e.v.).

In de jaren zeventig werd in Nederland veel aandacht besteed aan de algenbegroeiingen van zachte substraten, zoals de schorren, de slikken en de strandvlakten van het Waddenzee- en het Delta-gebied. De ondergroei van zoutplantengemeenschappen wordt geheel of bijna geheel door algen gevormd, doch in de plantensociologische literatuur waren deze tot dan toe vrijwel genegeerd. Het onderzoek leerde dat een aanzienlijk aantal algengemeenschappen kan worden onderscheiden, waarvan de meeste een wijde verspreiding hebben langs de Europese westkust. Diverse soorten bleken ook diagnostische waarde te hebben voor de karakterisering van de zout-

plantengemeenschappen. Wel blijken de meeste soorten, die in de ondergroei van de zoutplantengemeenschappen voorkomen, een ruimere sociologische amplitudo te hebben: ze worden dus ook in andere begroeiingstypen gevonden. Zo zijn er een aantal soorten die behalve op zachte substraten ook aangehecht op stenen en houtwerk voorkomen. Een van de meest voorkomende algen, zowel op zachte als op harde substraten, is het groenwier *Rhizoclonium riparium* (Roth) Harvey (Nienhuis 1975). Deze alg is niet beperkt tot het supralittoraal van mariene en brakke wateren, maar komt ook voor in het zoetwatergetijdengebied en verder stroomopwaarts langs de rivieren. Een andere belangrijke component van de algenvegetaties op zilte zachte substraten wordt gevormd door de soorten van het geslacht *Vaucheria*, dat niet tot de groenwieren behoort maar tot de 'goudwieren' (Chrysophyta, klasse Xanthophyceae). *Vaucheria*-soorten zijn bestudeerd door Simons (1975a). Hij onderzocht ze zowel op schorren en binnendijs gelegen zilte terreinen als in het zoetwatergetijdengebied. Daarbij maakte hij melding van een groep soorten, die binnen het getijdengebied beperkt is tot de hogere niveaus en langs de rivieren ook verder landinwaarts in de uiterwaarden voorkomt. De algenvegetaties langs de rivieren werden evenwel niet in het onderzoek betrokken. Op grond van een aantal losse waarnemingen veronderstelde Den Hartog (1973) dat *Botrydium granulosum* (L.) Grev. en *Vaucheria*-soorten in het

rivierengebied de boventoon voerden. In 1974 werd begonnen met een onderzoek naar de verspreiding van *Botrydium granulatum* in het rivierengebied ten oosten van Nijmegen (Bexkens 1975). Dit werd in 1975 gevolgd door een studie van de cyclus van de *Botrydium*-gemeenschap in een Nijmeegse uiterwaard (Steenbruggen 1975). Vervolgens deed Steenbruggen (1976) een meer algemeen onderzoek naar de verspreiding van algenvegetaties in de rivieruiterwaarden. De resultaten van deze onderzoeken zijn vastgelegd in doctoraalverslagen. Helaas is er nooit gelegenheid geweest een meer uitgebreid landelijk onderzoek uit te voeren. Omdat de gegevens over deze algen gemeenschappen in de literatuur erratisch zijn, is het niettemin nuttig de verkregen resultaten alsnog te publiceren, ook al zijn er enige hiaten in het beschikbare materiaal.

### Methodiek

Daar de meeste algen in het veld niet op soortsniveau kunnen worden herkend is het voor het maken van opnamen noodzakelijk een adequate methodiek toe te passen. Bij het onderhavige onderzoek werd een methode gebruikt die is ontwikkeld door Polderman (1974, 1979). Deze methode houdt in dat op representatief geachte plaatsen proefvlakken worden uitgezet, variërend in grootte van 1/4 tot 1 m<sup>2</sup>, waarbinnen het bedekkingspercentage van elke met het blote oog herkenbare vegetatiecomponent wordt geschat. De bedekking door vaatplanten, indien aanwezig, wordt uitgedrukt met behulp van de schaal van Braun-Blanquet. Van de op de bodem voorkomende algen en mossen wordt het percentage zo exact mogelijk geschat, evenals het percentage kale grond. Van elk van de herkenbare componenten wordt een monstertje gestoken van 3 x 4 cm<sup>2</sup> oppervlakte en ca. 1 cm diepte. Dit wordt ook gedaan wanneer een zonatie-patroon of een mozaïek in de

algenmat aanwezig is. In het laboratorium worden in het veld geschatte bedekkingspercentages onder het binoculair gecontroleerd en zo nodig herzien. Dit is noodzakelijk omdat hetgeen zich in het veld als één vegetatie-component voordoet, gewoonlijk een mengsel blijkt te zijn van een aantal algensoorten. Bovendien maken deze soorten vaak ook deel uit van andere vegetatie-componenten. Om de samenstelling van de algenmat in de monstertjes vast te stellen worden micromonsters genomen die onder het microscoop worden bekeken; de soortensamenstelling en de getalsmatige verhoudingen tussen de soorten in de micromonsters worden representatief geacht voor het gehele monster. Er worden net zo lang micromonsters geanalyseerd totdat er geen nieuwe soorten meer worden gevonden en er ook geen verandering meer komt in de verhoudingen tussen de soorten. De resultaten van de micromonstering worden uitgedrukt in een code:

- = niet gevonden

1 = aantal per micromonster 1-10 exx.

2 = aantal per micromonster 10-100 exx.

3 = aantal per micromonster  $\geq$  100 exx.

4 = bedekkingspercentage groter dan 5%

De cijfers 4a, 4b en 4c geven respectievelijk bedekkingspercentages aan van 5-30 %, 30-60 % en 60-100 %. Uit de resultaten van de micromonstering en de gecorrigeerde veldschatting wordt de uiteindelijke schatting van de bodem bedekking vastgesteld. Bij het hier uitgevoerde onderzoek waren de volgende componenten betrokken: *Botrydium*, *Vaucheria*-kussens, groenwier-matjes en blauwwier-matjes. *Vaucheria*-soorten komen in het veld meestal voor zonder fructificaties, welke onontbeerlijk zijn voor de identificatie van de soorten. Daarom werden zo mogelijk bij elke opname *Vaucheria*-monsters gekweekt in een zoetwater-Erdschreiber-medium bij 12°C, een L/D ratio van 12:12 en een lichtintensiteit van

Numer opname	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	
Maand	4	4	4	4	4	4	4	4	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	6	6	6	6	6	6	7	7	7	7	8	8	
Dag	19	19	22	22	22	22	25	25	2	2	2	13	13	17	17	17	17	17	17	17	17	17	25	27	27	28	28	29	29	9	15	15	26	26	5	14	14	26	28

## Xanthophyceae:

<i>Botrydium granulatum</i>	4c	4b	4c	2	4a	4b	4a	4a	4c	4a	4c	4a	4c	4c	4c	4c	4c	4b	4c	4c	4c	4c	4c	4c	4c	4a	4b	4c	2	4b	4b	4b	4a	4b	4a	4b	4a	4b	4a	4b	4a	4b	
<i>Vaucheria</i> spp.	1	1	4a	2	4c	4a	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	4a	2	1	1	1	1	1	1	1	2	4c	1	4a	4b	1	1	4b	-	4c	4a	4b	4a	4b	4a	4b	4a

## Groenwieren:

<i>Ulothrix</i> spp.	2	1	2	2	1	1	1	1	2	-	1	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Stigeoclonium tenue</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2	-	1	1	

## Blauwwieren:

<i>Microcoleus vaginatus</i>	2	1	2	2	2	2	-	-	2	2	1	2	-	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	-	2	2	2	-	2	2	-	2	1	2	2	2				
<i>Oscillatoria brevis</i>	2	1	2	2	2	-	-	2	2	1	2	1	2	1	-	1	1	1	1	1	2	2	1	2	2	2	2	2	1	2	-	1	2	1	2	-	1	2	1	2	2	2			
<i>Oscillatoria nigroviridis</i>	-	1	1	-	-	-	1	-	1	1	1	-	1	2	2	2	2	2	2	2	2	2	1	1	2	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-			
<i>Oscillatoria limosa</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	-	2	1	-	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-			
<i>Oscillatoria tenuis</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-				
<i>Schizothrix calcicola</i>	2	1	2	2	-	2	1	-	1	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2		
<i>Anabaena variabilis</i>	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	2	4a	-	-	1	2	1	2	1	2	2	-	-	-	-	4a	2	1	2	-	-	4a	2	1	2	-	-	1	2	-		
<i>Nodularia harveyana</i>	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	1	-	1	-	-	4a	2	-	-	1	2	1	4a	1

Tabel I: *Botrydium granulati*.

Legenda: alle opnamen werden gemaakt in 1976 door A.H.M. Steenbruggen; ze zijn gerangschikt in chronologische volgorde. Het *Vaucheria*-materiaal is niet tot op de soort gedetermineerd. Locaties: Rijn - Heteren (32, 33), Wageningen (37); Lek - Ravenswaaij (35), Den Oord (36); Waal - Beuningen (22, 23), Druten (24, 25), Dreumel (30, 31), Heerewaarden (2, 10, 11, 12, 21, 34), Varik (14), Heesselt (5, 6, 7), Rossum (1, 8, 9, 13, 15, 16), Opijnen (3, 4), Zaltbommel (26, 27), Gameren (17, 18), Hellouw (19, 20); Maas - Batenburg (28, 29); buiten rivierengebied: Venraij (28; addenda: *Prasiola* sp. 5 %).

2000 Lux (ca.  $70-100 \mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{S}^{-1}$ ). Na 1-3 weken onder deze omstandigheden vormen zij gewoonlijk oögonia en spermatangia, en kunnen dan gedetermineerd worden. Ook blauwwier- en groenwiermateriaal werd, indien nodig, onder deze omstandigheden gekweekt. In de gevallen, waar de ontwikkeling van de vegetatie werd bestudeerd, werden dezelfde proefvlakken zeer frequent bemonsterd, bij voorkeur wekelijks.

De nomenclatuur voor de *Vaucheria*-soorten volgt Christensen (1969) en Simons (1977), die voor blauwwieren Polderman (1975). De auteursnamen van de algen en bryofyten worden gegeven wanneer een naam voor het eerst in deze tekst wordt genoemd.

## Resultaten

Drie vegetatie-eenheden konden onderscheiden worden: het *Botrydium granulati*, het *Vaucherietum bursato-geminatae* en het *Microcoleo-Oscillatorietum*.

### *Botrydium granulati* Von Hübschmann 1957 (Tabel I, II en III)

De Xanthophyceae *Botrydium granulatum* is zonder twijfel de meest opvallende soort van deze gemeenschap, en wordt als kensoort beschouwd. Een afbeelding is opgenomen in 'Wilde planten' (Westhoff et al. 1971, p. 205). Het bovengrondse deel van het thallus vormt een blaasje van 1-4 mm diameter; dit is rond, peervormig, buisvormig of soms zelfs vertakt, en varieert in

kleur van licht- tot blauwgroen. Vaak is het enigszins mat door de afzetting van fijne kalk-kristalletjes op de buitenkant van de celwand. De alg is in het substraat verankerd met een diverse malen vertakt rhizoïd, dat geleidelijk in het blaasje overgaat. De verschillen in de vorm van het blaasje en de mate van differentiatie in blaasje en rhizoïd hangen nauw samen met verschillen in lichtintensiteit, waaraan de alg is blootgesteld. Bij blootstelling aan zeer lage lichtintensiteit kan de differentiatie geheel achterwege blijven, en groeit de alg als een kleurloos buisje (Vischer 1938). Deze morfologische variabiliteit heeft ertoe geleid dat in het geslacht *Botrydium* verscheidene soorten zijn beschreven, die vermoedelijk slechts pessimumvormen van andere soorten representeren en dus niet als soort gehandhaafd kunnen blijven (Ettl 1978). Een gericht onderzoek naar de variabiliteit van *Botrydium granulatum* is daarom gewenst.

Het aantal begeleidende soorten is gering en varieert van 4 tot ongeveer 10. Tussen de *Botrydium* komen hier en daar kleine matjes van *Vaucheria*-soorten tot ontwikkeling; in de zomer kunnen deze een bedekingsgraad bereiken van dezelfde orde van grootte als die van *Botrydium*. In feite is er dan sprake van een mozaïek van het *Botrydium* en het hierna te beschrijven *Vaucherietum bursato-geminatae* (Tabel IV). Groenwieren werden vooral gevonden in April en Mei, zij het in zeer kleine aantallen; het ging hierbij om de soorten *Ulothrix crenulata* Kütz., *Ulothrix implexa* Kütz. en *Stigeoclonium tenue* (C.Ag.) Heering. Dit

zijn zeer algemene soorten, vooral *Stigeoclonium tenue*, die in praktisch alle eutrofe wateren te vinden is. Zijn voorkomen in de *Botrydium*-begroeiing is slechts een relict van de natte periode die aan de uitdroging voorafging. Het voorkomen van *Ulothrix implexa* is interessant omdat het een euryhalie soort is, die ook in het supralittoraal van de zee kust wordt aangetroffen. Verder werden enige niet met zekerheid te determineren filamenten van Xanthophyceae gevonden, die mogelijkwijze tot *Bumilleria sicula* Borzi behoren (zie ook Ant & Diekjobst 1965). In *Botrydium-Vaucheria*-begroeiingen werden voorts nog de volgende wieren elk eenmaal aangetroffen: *Radio-coccus nimbatus* (De Wild.) Schmidle, *Ulothrix tenerrima* Kütz., en enkele filamenten van een *Cladophora*-soort. In de enige buiten het rivierengebied gemaakte opname (Tabel I, opn. 38) kwam een *Prasiola*-soort voor met een bedekking van meer dan 5%; de soorten van dit geslacht zijn karakteristiek voor standplaatsen met een hoog stikstofgehalte.

Van de Cyanophyta kwamen *Microcoleus vaginatus* (Vauch.) Gom., *Oscillatoria brevis* (Kütz.) Gom. en *Schizothrix calcicola* (C.Ag.) Gom. zeer constant voor, zij het in kleine hoeveelheden. *Oscillatoria nigro-viridis* (Thwaites) Gom. en *Oscillatoria limosa* (C.Ag.) Gom. kwamen minder frequent voor; de eerste lijkt een voorjaarssoort. *Oscillatoria tenuis* C.Ag. is duidelijk een zomer soort. *Anabaena variabilis* Kütz. en *Nodularia harveyana* Born. et Flah. kwamen na half mei regelmatig en soms in aanzienlijke hoeveelheden voor als begeleidende soorten. Incidenteel werden *Cylindrospermum muscicola* Kütz. en *Spirulina subsalsa* Oerst. gevonden. De blauwwieren zijn in het algemeen zeer droogte-resistent. Hoewel ze meestal slechts in kleine aantallen voorkwamen, bleken zij 's zomers in staat plaatselijk dichte matjes te vormen; deze worden hier beschouwd als een afzon-

derlijke vegetatie-eenheid, het *Microcoleo-Oscillatorietum* (Tabel V).

Ant & Diekjobst (1965) maken melding van het gezamenlijk voorkomen van *Botrydium granulatum* en het groenwier *Protosiphon botryoides* (Kütz.) Klebs, ofschoon zij de laatste soort zelf niet in hun onderzoeksgebied hebben gevonden. Ook wij hebben *Protosiphon* niet opgemerkt in ons materiaal; niettemin is het nuttig bij toekomstig onderzoek op te letten, omdat *Protosiphon* veel lijkt op een kleine *Botrydium*, en dus gemakkelijk over het hoofd kan worden gezien.

Bexkens (1975) onderzocht de verspreiding van *Botrydium granulatum* aan weerszijden van de Waal in de perioden september-november 1974 en april-juni 1975, en stelde vast dat alle vindplaatsen in de uiterwaarden waren gesitueerd, dus tussen de winterdijken en de zomerkaden. Tussen de zomerdijken en de rivier zelf werd de soort niet aangetroffen; vermoedelijk is de dynamiek daar te groot. Hij kon ook duidelijk een tweetal biotopen onderscheiden, waar *Botrydium* tot ontwikkeling kwam. Het meest kwam deze voor op vochtige plaatsen, die pas waren drooggevallen en waar zich zeer recentelijk een sliblaagje had afgezet. Op deze plaatsen kwam de pionierbegroeiing van *Botrydium* binnen enkele dagen massaal tot ontwikkeling. Wanneer de bodem verder uitdroogde ging deze begroeiing weer snel te gronde. De gemeenschap ontwikkelde zich ook op vochtige kleiige grond, die door het vee werd stukgetrapt, bijvoorbeeld bij drinkplaatsen. *Botrydium* werd hier vooral gevonden in de hoefsporen, waar de bodem verdicht is. Bij bepalingen in het laboratorium bleek dat *Botrydium* slechts voorkomt op substraten met een vochtgehalte van 30-55%. Wanneer het vochtgehalte lager wordt, trekt de inhoud van de blaasjes zich terug in de rhizoïden, en vormt daar rhizocysten. Bo-

vengronds blijft dan een kleurloos, hol bolletje of een in elkaar geklapt blaasje over. Men moet hierbij niet uit het oog verliezen, dat de vochtige grond vanaf de oppervlakte indroogt; het rhizoïd-systeem van *Botrydium* penetreert de bodem tot ca. 1 cm diepte, en kan dus nog vocht opnemen als de oppervlakte al is uitgedroogd. Wanneer de bodem een hoger vochtgehalte dan 55% heeft, kunnen de zoösporen niet kiemen. In het geval dat de bodem weer nat wordt nadat *Botrydium* zich al ontwikkeld heeft, vormen de algen zoösporen, waarbij de blaasjes openscheuren en vergaan. *Botrydium* ontwikkelt zich slechts op plaatsen waar geen andere planten groeien, maar nergens zo overvloedig dat vestiging van andere planten kan worden verhinderd.

De *Botrydium*-gemeenschap handhaaft zich slechts enkele weken aan het oppervlak; zij is vanaf april te vinden, maar vertoont zich soms maar gedurende enkele dagen in het zomerseizoen. Op plaatsen waar het substraat licht beschaduwd wordt door vaatplanten of langs de randen van ingescheurde grond houdt *Botrydium* het langer uit. Op kleigrond bereikt *Botrydium* een bedekkingsgraad tot 90%, op meer zandige grond hoogstens 40-60%. In het algemeen hangen bedekkingsgraad en levensduur van de gemeenschap ten nauwste samen met de grondsoort, in het bijzonder met het vochtbindend vermogen hiervan, met de hoeveelheid neerslag, met de temperatuur en andere seizoeninvloeden, met de aanwezigheid van vaatplanten in de directe nabijheid, en met het microreliëf in het terrein.

De ontwikkeling van de algenvegetatie werd in 1975 onderzocht in een vijftal lokaties, gelegen in een laag gedeelte van de uiterwaard tussen de monding van het Meertje in de Waal en de Waardse sluis bij Nijmegen (Steenbruggen 1975). In dit gebied ligt een ondiepe plas (waarschijnlijk een overblijfsel van een vroegere meander van de Waal), die door middel van een sloot

in open verbinding met de rivier staat. Als gevolg daarvan wordt dit gedeelte van de uiterwaard verscheidene malen per jaar geïnundeerd, en valt dus ook meer dan eens per jaar droog. Door deze omstandigheden was het mogelijk de ontwikkeling van de algen-begroeiing in hetzelfde terrein op verschillende tijden te observeren. Deze ontwikkeling bleek echter tamelijk onvoorspelbaar te zijn. Op 28 april werd een proefvlak uitgezet in een open algenbegroeiing met 65% kale grond en slechts 5% *Botrydium granulatum* en 20% *Vaucheria* (vertegenwoordigd door *V. bursata* (O.F.Müll.) C.Ag., *V. canalicularis* (L.) Christensen en *V. geminata* (Vauch.) DC.), in de verwachting dat *Botrydium* spoedig zou gaan domineren. Vaatplanten - in de vorm van scheuten van *Urtica dioica* en *Phragmites australis* - hadden in het vlak slechts een geringe bedekking. Op 6 mei was de bedekkingsgraad van de algen iets hoger: *Botrydium* 7,5%, *Vaucheria* 25%. De bedekking van de vaatplanten was evenwel toegenomen tot 15%, voornamelijk door de ontwikkeling van *Urtica*. Op 13 mei was de bedekkingsgraad van *Botrydium* gelijk gebleven, die van *Vaucheria* was toegenomen tot 35% en de bedekking van *Urtica* tot 45%. Op 21 mei was de situatie drastisch veranderd: *Urtica* bedekte nu het proefvlak voor 100% en de algen-begroeiing was totaal verdwenen. Op 28 mei werden twee nieuwe proefvlakken uitgezet: één in een zone, grenzend aan een rietkraag met een tamelijk heterogene begroeiing, die zowel elementen uit het *Oenanthion aquaticae*, het *Bidention tripartitae* als het *Phragmiton australis* omvatte (Tabel II); de andere op de bodem van een droge sloot, waar de voornaamste soort *Rorippa amphibia* was (Tabel III). De ontwikkeling in beide vlak bij elkaar gelegen proefvlakken verliep zeer verschillend. In het ene proefvlak (Tabel II) nam *Botrydium granulatum* in de eerste 10 dagen behoorlijk toe, daarna geleidelijk af, en in

Nummer opname	1	2	3	4	5
Datum	28-5	4-6	9-6	16-6	1-7
Kale grond	25%	25%	-	40%	-
<i>Botrydium granulatum</i>	5%	20%	5-10%	10%	-
Vaucheria ssp.:	35%	50%	90%	40%	95%
<i>V. bursata</i>	x	x	x	x	x
<i>V. dillwynii</i>	x	x	x	x	x
<i>V. canalicularis</i>	x	x	-	-	-
<i>V. cruciatum</i>	x	x	-	-	-
<i>V. prona</i>	-	-	x	-	-
Groenwieren:	<5%	<5%	<5%	<5%	<5%
<i>Ulothrix implexa</i>	1	1	1	1	1
<i>Hormidium flaccidum</i>	-	-	-	1	-
Blauwwieren:	30%	<5%	<5%	10%	<5%
<i>Microcoleus vaginatus</i>	1	1	1	1	1
<i>Oscillatoria tenuis</i>	1	2	1	2	1
<i>Oscillatoria brevis</i>	-	1	1	1	-
<i>Schizothrix calcicola</i>	1	2	2	2	3
<i>Nodularia harveyana</i>	4b	3	3	3	2
<i>Anabaena variabilis</i>	1	2	2	1	1
Vaatplanten:	5%	5-10%	10-15%	50%	95%
<i>Urtica dioica</i>	1	1	1	1	2a
<i>Phragmites australis</i>	1	1	1	1	-
<i>Atriplex prostata</i>	1	1	1	3	4
<i>Acorus calamus</i>	-	-	1	2a	2b
<i>Rumex obtusifolius</i>	-	-	-	-	1
<i>Matricaria maritima</i>	-	-	-	-	1

Tabel II.: Ontwikkeling van een gemengde begroeiing van *Botrydium granulatum* en *Vaucheria* vlak ten NO van Nijmegen in de voorzomer van 1975.

de periode tussen 16 juni en 1 juli verdween deze soort totaal. *Vaucheria*, vertegenwoordigd door 5 soorten, nam tot 9 juni snel toe, toonde op 16 juni een aanzienlijke verlaging van de bedekking, doch op 1 juli had deze zich weer hersteld. De vaatplanten vertoonden tot 9 juni slechts een geringe toename, maar daarna sloot het plantendek zich snel. De tijdelijk verlaagde bedekking door *Vaucheria* kan worden toegeschreven aan anaërobie van het substraat, die onder bepaalde omstandigheden kan leiden tot plaatselijk afsterven van de algen. De sluiting van de kruidlaag is desastreus voor heliofiele algen, en leidt tot hun volledige verdwijning. Naast gebrek aan licht speelt ook een rol dat de algen in droge perioden onder het plantendek geen vocht kunnen onttrekken aan de dauw. In het andere proefvlak (Tabel III) nam *Botrydium* in de eerste helft van juni snel toe, maar toen *Rorippa amphibia* zich in de tweede helft van juni uitbreidde, ruimde *Botrydium* spoedig het veld. Op 15 augustus werden nogmaals twee proefvlakken uitgezet en de ontwikkeling van de algenvegetatie gevolgd; ook nu verdween *Botrydium* nadat de kruidlaag een bedekkingsgraad van 50-60% had bereikt. In het ene proefvlak kwam *Vaucheria* nauwelijks tot ontwikkeling, in het andere profiteerde *Vaucheria* - vertegenwoordigd door de soorten *V. bursata*, *V. dillwynii* (Web. & Mohr) C.Ag., *V. canalicularis*, *V. cruciata* (Vauch.) DC. en *V. frigida* (Roth) C.Ag. - gedurende een week van de achteruitgang van *Botrydium* en de geleidelijke sluiting van de kruidlaag, maar ging daarna ook sterk achteruit en haalde op 16 september minder dan 5% bedekking. Als gevolg van de kleine proefvlakken zijn de gegevens over de samenstelling van de kruidlaag in feite te summier om de vegetatie-eenheden van de vaatplantenbegroeiing goed te definiëren.

Het is duidelijk dat de algenbegroeiingen op sommige plaatsen worden opge-

volgd door eenjarige vaatplanten; in het onderhavige gebied betreft het gemeenschappen die tot het *Bidention tripartitae* behoren, in het bijzonder het *Chenopodium rubri*. Op andere plaatsen ontwikkelen de algengemeenschappen zich op kale grond, waarin zich nog levende wortel- en rhizoomstelsels bevinden van overblijvende vaatplanten; als deze gaan uitlopen worden de algen spoedig overvleugeld en verdwijnen. Het betreft hier verruigde begroeiingen die tot het *Lolio-Potentillion anserinae* en het *Phragmition australis* gerekend kunnen worden. In deze begroeiingen werden geen bryofyten gevonden. In 1976, toen een veel groter gebied werd onderzocht, werd op plaatsen waar tussen medio april en begin mei *Botrydium* massaal groeide vanaf medio mei een efemere, soortenarme gemeenschap van terrestrische bladmossen gevonden. De dominerende soort in deze gemeenschap was *Physcomitrella patens* (Hedw.) Br. et Sch. Als begeleidende soorten traden *Barbula unguiculata* Hedw., *Leptobryum pyriforme* Hedw., *Bryum argenteum* L. en *Pottia truncatula* (L.) Lindb. op. Levermossen werden geen enkele keer aangetroffen. Deze mossengemeenschap was zeer resistent tegen droogte, maar had desondanks slechts een bestaansduur van 6-9 weken. Tegelijkertijd met het mosdek vestigden zich ook vaatplanten. Zo lang het vegetatiedek open bleef konden de mossen zich handhaven. Ook in de zomer werd op uitgedroogde plaatsen de *Botrydium*-vegetatie opgevolgd door een door *Physcomitrella patens* gedomineerde mossengemeenschap, maar op plaatsen waar de bodem door partiële beschaduwning vochtig bleef leidde de successie tot een *Vaucheria*-mat. In deze matten konden zich onder zeer vochtige omstandigheden veel blauwwiëren ontwikkelen. In het terrein was meestal geen strikte scheiding te maken in *Vaucheria*-, *Botrydium*-of mossengemeenschap. Door lokale verschillen in vochtigheids-



graad en beschaduwing werden de gemeenschappen meestal naast elkaar gevonden, als een mozaïek of als een zoneringspatroon. Helaas zijn geen opnamen van de mossengemeenschap gemaakt.

Von Hübschmann (1957) was de eerste onderzoeker die de door *Botrydium granulatum* gedomineerde begroeiingen als een afzonderlijke, onafhankelijke, zij het efemere, gemeenschap beschouwde, en met een drietal opnamen documenteerde. Helaas worden de begeleidende algen niet vermeld, maar aangegeven als 'div. Fadenalgen (*Bumilleria?*)'. Hij maakte wel melding van de ook door ons waargenomen snelle successie via een eveneens efemere bryofyten-gemeenschap, in zijn geval de *Riccia crystallina-Physcomitrella patens*-associatie, naar een vaatplanten-begroeiing. Ook Ant & Diekjobst (1965) beschouwden de 'Reinbestände' van *Botrydium* als een zelfstandige gemeenschap. Andere onderzoekers hebben deze begroeiingen ook waargenomen, maar deze als initiële stadia van vaatplantengemeenschappen beschouwd. Wendelberger-Zelinka (1952) beschreef uit de Donau-beemden een *Heleocharis acicularis-Limosella aquatica*-associatie met een "tieferliegenden, wasser- nahes Primärstadium", waar *Botrydium granulatum* domineerde. Zij maakte speciaal melding van haar waarneming dat de soort een voorkeur leek te hebben voor de excrementen van reigers. De genoemde associatie werd aanvankelijk beschouwd als een verarmde vorm van het *Eleocharium ovatae* (Libbert 1938; Diekmont, Sissingh & Westhoff 1940; Burrichter 1960), later vermeld onder de naam *Cypero-Limoselletum* (Korneck 1960; Oesau 1972; Pott 1995). Traxler (1993) herstelde de benaming van Wendelberger-Zelinka in de vorm *Heleocharito acicularis-Limoselletum aquaticae*, welke in een enigszins verkorte versie (*Eleochari-*

*to acicularis-Limoselletum*) ook in De Vegetatie van Nederland gebruikt wordt (Weeda, Van 't Veer & Schaminée 1998). Veel van de geciteerde auteurs beschouwden *Botrydium granulatum* als een kensoort van de associatie, al of niet met de vermelding dat de soort slechts voorkomt in de initiale fase. Libbert (1938) gaf de soort wel in zijn tabel, maar noemde hem niet in de tekst; hetzelfde geldt voor Philippi (1977). De door Von Hübschmann (1957) beschreven bryofyten-gemeenschap kan in de geciteerde publicaties gemakkelijk worden herkend, doch deze werd door de meeste auteurs evenmin als een zelfstandige eenheid erkend. Oesau (1972) ontkende zelfs het bestaan van een successie van cryptogamengemeenschappen naar het *Cypero-Limoselletum*; zijn opnamen werden evenwel gemaakt aan het einde van het seizoen (oktober-begin november) en de gepresenteerde cultuurexperimenten lijken volslagen inadequaat. Ook Philippi (1968) vond in zijn onderzoeksgebied een min of meer simultane ontwikkeling van de cryptogamen en de vaatplanten, en concludeerde op grond daarvan dat van een successie geen sprake kon zijn. Ook hij deed zijn waarnemingen aan het einde van de zomer en in de herfst. Hij onderscheidde wel een subassociatie met *Rorippa amphibia*, waarvoor *Botrydium granulatum* dif-ferentiërend is. Tijdens ons onderzoek hebben wij het *Eleocharito acicularis-Limoselletum* geen enkele maal aangetroffen.

Daar de ontwikkeling van het *Botrydium granulatum* - al of niet via een bryofyten-gemeenschap - kan leiden naar vegetatie-eenheden die in het plantensociologische systeem zeer verschillend geplaatst worden (*Bidention tripartitae*, *Nanocyperton flavescens*, *Lolio-Potentillion anserinae*, *Oenanthion aquaticae*, *Phragmition australis*) leidt, komt ons een plaatsing van deze algengemeenschap (en ook van de mossengemeenschap) binnen een van deze

eenheden als willekeurig en dus ongewenst voor. Verder bedekt de *Botrydium*-gemeenschap, ondanks zijn kortstondig optreden, veelvuldig grote oppervlakten. Aaneengesloten, homogene begroeiingen kunnen vele vierkante meters en soms zelfs verscheidene hectaren beslaan.

Onze opnamen werden op één uitzondering na alle in uiterwaarden gemaakt. Daar heeft de gemeenschap bij ons zijn hoofdverspreiding. De meeste waarnemingen werden gedaan langs de Waal en de Nederrijn; slechts enkele waarnemingen komen van de Maas en de Gelderse IJssel. De gemeenschap is niet aangetroffen in het zoetwatergetijdengebied. Wel vermeldt Simons (1975a) in zijn tabel het voorkomen van *Botrydium granulatum* in dit gebied, evenwel zonder kwantitatieve gegevens. Er zijn verder incidentele waarnemingen van de Overijsselse Vecht en de Regge. Dit verspreidingsbeeld illustreert meer de onderzoekingsdichtheid dan de werkelijke verspreiding. Buiten het rivierengebied komt de gemeenschap meer incidenteel voor en bedekt dan kleine oppervlakken, in rommelhoekjes bij kwekerijen of langs afgestoken slootkanten. Recentelijk vond de eerste van ons een kleine, nog niet geïdentificeerde *Botrydium*-soort op lemige akkers bij Berg en Dal, samen met bladmossen en het levermos *Riccia glauca* L. (det. A. Touw).

***Vaucherietum bursato-geminatae* ass. nov. prov. (Tabel IV)**

Een van de grootste moeilijkheden bij het bestuderen van *Vaucheria*-vegetaties is dat de soorten, op een enkele uitzondering na, niet in het veld herkend kunnen worden. Omdat gewoonlijk de verzamelde monsters eerst moeten worden gekweekt duurt het soms enige weken voordat de samenstelling bekend is. Als een gevolg hiervan stelt men zich meestal tevreden met de aanduiding

'*Vaucheria* spec.' en blijft de kennis van de oecologie van de afzonderlijke soorten uitermate gebrekkig (Rieth 1980). De soorten met fijnere filamenten worden vaak in het geheel niet opgemerkt. Ook periodiciteit in de waarnemingen hoeft niet per se op tijdelijke afwezigheid te duiden; zij kan ook betekenen dat de desbetreffende soort in een bepaalde periode niet fructificeert. Van de 32 in Nederland gevonden *Vaucheria*-soorten (Simons 1977) zijn er twaalf in hun verspreiding (vrijwel) beperkt tot mariene en brakke milieus; sommige van deze soorten worden een enkele maal in het zoetwatergetijdengebied aangetroffen. Van de zoetwatersoorten is één, *Vaucheria dichotoma* (L.) Martius, een macro-alg die in harde wateren veelvuldig optreedt. Acht zoetwatersoorten behoren tot de zeldzaamheden. De resterende 11 soorten zijn degene die in tabel IV vermeld worden. Deze tabel geeft een beschrijving van de algenmatten en -kussentjes zoals die in de uiterwaarden worden aangetroffen. Zeven soorten werden in meer dan 20% van de opnamen waargenomen; zij worden daarom beschouwd als de karakteristieke soortencombinatie van de associatie. Zij gelden allemaal als algemeen. Drie andere *Vaucheria*-soorten - *V. racemosa* (Vauch.) DC., *V. cruciata* en *V. dillwynii* - worden eveneens als algemene soorten beschouwd, maar hun presentie in de opnamen is gering. Waarschijnlijk hebben de laatste twee soorten hun hoofdverspreiding elders; alleen voor *Vaucheria racemosa* zijn hiervoor geen aanwijzingen. *Vaucheria compacta* (Collins) Collins ex Taylor tenslotte bereikt zijn optimum in het estuariene gedeelte van de rivier, in het bijzonder in het zoetwatergetijdengebied; het is de dominerende soort van een eigen gemeenschap, het *Vaucherietum compactae* Behre 1961 (zie ook Simons 1974 en Polderman 1979). Deze gemeenschap is onder overeenkomstige omstandigheden aangetroffen aan de noordoostkust van de

Nummer opname	1	2	3	4	5
Datum	28-5	4-6	9-6	16-6	1-7
Kale grond	100%	90%	85%	40%	100%
<i>Botrydium granulatum</i>	-	<5%	10%	50%	-
Vaucheria ssp.:	-	5%	<5%	5%	-
<i>V. canalicularis</i>		x		x	
<i>V. cruciata</i>		x		-	
<i>V. frigida</i>		x		x	
<i>V. racemosa</i>		-		x	
Groenwieren:	-	<5%	<5%	<5%	-
<i>Ulothrix implexa</i>	-	1	1	1	-
Blauwwieren:	<5%	<5%	<5%	5%	-
<i>Microcoleus vaginatus</i>	1	1	1	2	
<i>Oscillatoria tenuis</i>	1	1	2	2	
<i>Oscillatoria brevis</i>	1	1	-	-	
<i>Schizothrix calcicola</i>	1	2	2	1	
<i>Nodularia harveyana</i>	1	-	-	1	
<i>Anabaena variabilis</i>	-	-	-	1	
Vaatplanten:	-	-	5%	10%	100%
hoofdzakelijk <i>Rorippa amphibia</i>					

Tabel III.: Ontwikkeling van een *Botrydium granulatum*-begroeiing vlak ten NO van Nijmegen in de voorzomer van 1975.

Verenigde Staten (Schneider, Riley & Stockton 1996).

De *Vaucheria*-begroeiingen die gedurende ons onderzoek in 1976 in de uiterwaarden werden gevonden waren meestal beperkt van omvang. Gewoonlijk kon niet van maten gesproken worden, eerder waren het verzamelingen van kussentjes. Ook hadden

ze meestal geen permanent karakter. *Vaucheria* werd vooral op kleiige substraten gevonden en maar zelden op zanderige bodems. In april groeide *Vaucheria* rijkelijk op onbeschaduwde, vochtige plaatsen: tussen het gras, op kale grond onder bomen, in de spatzone achter de basaltbekading langs Maas en Waal, en langs de kanten van sloten en plassen in de uiterwaarden. In het

westelijke deel van het onderzochte gebied stond zij ook in de ondergroei van rietgorzen langs de Waal en de Afgedamde Maas. In de maanden mei, juni en juli nam het voorkomen van *Vaucheria* af; de matjes werden alleen nog op beschutte, beschaduwde plekken gevonden, vooral in *Phragmitetea*-vegetaties rondom plassen en wielen en in door vee stuk getrapte oeverranden. Eind juli, na een periode waarin nauwelijks regen was gevallen, werd *Vaucheria* alleen ondergedoken gevonden op slib en in de golfslag-zone. Nadat enige regen was gevallen, gevolgd door enige bewolkte dagen, verscheen *Vaucheria* weer in afgegraasde en vertrapte oeverbegroeiingen, samen met *Botrydium* en/of kleine mosjes. In augustus werden *Vaucheria*-matten gevonden langs periodiek met water gevulde kleigaten bij Heerwaarden; deze kleigaten werden beschaduwd door een wilgenstruweel dat te rekenen is tot het *Artemisio-Salicetum triandrae* (Hommel, Stortelder & Zonneveld 1998). In het najaar van 1976 werd geen onderzoek meer gedaan. Anders dan de *Botrydium*-gemeenschap komen de *Vaucheria*-begroeiingen ook voor tussen de zomerkaden en de rivier.

De *Vaucheria*-kussentjes bereikten onder gunstige groeiomstandigheden snel een bedekking tussen de 80 en 100%, maar deze dichtheid nam snel weer af wanneer het substraat uitdroogde. Als begeleidende algen-soorten kwamen in de *Vaucheria*-kussens alle in tabel I genoemde taxa voor. Deze speelden numeriek geen enkele rol, behalve in de reeds onder het *Botrydium* besproken gevallen. Het ging hierbij steeds om mozaïek-vegetaties, of overgangsfasen onder invloed van de milieudynamiek in de zomermaanden.

De literatuur over *Vaucheria*-begroeiingen is zeer beperkt; in feite komen de meeste gegevens van Nederlandse onderzoekers. Simons (1975b) beschrijft dat hij in de Biesbosch twee vegetatie-eenheden kon

onderscheiden. Op de kreekranden vond hij op het niveau van gemiddeld hoogwater tot ongeveer 1,5 m daaronder een zone waarin *Vaucheria compacta* var. *dulcis* J. Simons domineerde, en een dichte mat vormde waarin de uiterste toppen van de draden verticaal omhoog steken als in een hoogpolig tapijt. Alleen bij de hoogwaterlijn werd *Vaucheria compacta* begeleid door enkele exemplaren van andere soorten, zoals *Vaucheria canalicularis*, *V. bursata*, *V. frigida* en *V. racemosa*. Dezelfde gemeenschap werd ook als ondergroei aangetroffen in een vaatplanten-begroeiing, het door Zonneveld (1960) beschreven 'kleine kreekoevergezelschap' (*Polygono-Veronicetum anagallidis-aquaticae*). Zonneveld sprak van "een dicht wiertje ... dat als een van nopjes voorzien smaragdgroen tapijt over de bodem ligt uitgespreid". Boven de gemiddelde hoogwaterlijn werd een tweede *Vaucheria*-gemeenschap gevonden, bestaande uit diverse soorten die tezamen een viltige mat vormden, fysiognomisch zeer verschillend van de structuur van de *Vaucheria compacta*-mat. Deze gemeenschap vormde de ondergroei van een begroeiing met *Salix alba* en *Cardamine amara*, die tegenwoordig het *Cardamino-Salicetum albae alismatosum* wordt genoemd en in de laatste decennia niet meer is waargenomen (Hommel, Stortelder & Zonneveld 1998). Volgens Simons (1975b) komen de genoemde soorten ook voor buiten het bereik van de getijdeninvloed in de uiterwaarden. Hij noemde de volgende soorten: *Vaucheria bursata*, *V. frigida*, *V. dillwynii*, *V. prona* Christensen, *V. geminata*, *V. canalicularis*, *V. cruciata* en *V. aversa* Hass. Onzes inziens is deze begroeiing identiek met het hier gepresenteerde *Vaucherietum bursatogeminatae*. Het enige verschil is dat Simons (1975b) *Vaucheria terrestris* (Vauch.) DC. niet noemt, maar die ontbreekt ook in driekwart van onze rivieropnamen. Het *Vaucherietum bursatogeminatae* is niet tot het

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50	51				
4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	7	7	7	8
1	1	1	6	8	11	11	11	15	15	22	22	22	22	22	22	22	10	10	10	17	17	17	17	17	17	17	17	17	17	17	28	29	29	9	9	14	14	14	14	14	18	18	18	28	14	14	14	20						
<i>Vaucheria bursuta</i>	x	x	-	x	x	-	x	-	x	x	x	x	-	x	x	x	x	-	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	-	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x				
<i>Vaucheria geminata</i>	x	-	-	-	x	x	x	x	x	-	x	x	x	-	x	x	x	-	x	x	x	-	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-			
<i>Vaucheria canalicularis</i>	x	-	-	-	x	x	-	x	x	-	x	x	x	x	-	x	x	x	-	x	x	x	-	x	x	x	x	x	x	x	x	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-			
<i>Vaucheria frigida</i>	x	x	x	-	-	x	x	-	-	x	x	x	-	-	x	x	x	-	-	x	x	-	-	x	x	x	-	-	x	x	x	x	x	x	x	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-			
<i>Vaucheria prona</i>	x	x	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-			
<i>Vaucheria terrestris</i>	x	x	x	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-			
<i>Vaucheria aversa</i>	x	x	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-			
<i>Vaucheria racemosa</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-		
<i>Vaucheria cruciata</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
<i>Vaucheria compacta</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
<i>Vaucheria dillwynii</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

Tabel 4. *Vaucherietum bursato-geminati* ass. nov. prov.

Alle monsters werden in 1976 verzameld en geanalyseerd door A.H.M. Steenbruggen; ze zijn gerangschikt in chronologische volgorde. Locaties: IJssel - Voorst (21, 22); Rijn - Wageningen (50), Kesteren (7), Wijk bij Duurstede (47); Lek - Ravenswaaij (48), Den Oord (49); Waal - Kekerdom (43, 44), Erlecom (45), Ooijpolder (10, 11, 12), Deest (9), Dodewaard (8), Druten (32), Leeuwen (38), Echteld (46), Wamel (39), Dreumel (4, 5, 40, 41, 42), Heerewaarden (51), Heesselt (19), Rossum (6), Opijnen (20), Waardenburg (17, 18), Zaltbommel (33, 34), Haafden (30, 31), Gameren (26), Hellouw (28, 29), Brakel (24, 25), Dalem (27); Maas - Batenburg (37), Appeltern (35, 36), Alphen (1, 2, 3), Kerkdriel (13, 14), Wijk en Aalburg (15), Veen (16); buiten rivierengebied: Lampenbroek bij Klarenbeek (23).

rivierengebied beperkt; de enige buiten dit gebied gemaakte opname, uit Lampenbroek bij Klarenbeek (Tabel IV, opn. 23) is met acht *Vaucheria*-soorten zelfs de meest volledige.

In zijn studie van *Vaucheria* in het estuarine gebied onderscheidde Simons (1975b) een zestal groepen. In de eerste plaats vond hij twee eu-littorale groepen, de ene bestaande uit soorten van brakke en mariene milieus, de andere uit de *Vaucheria compacta*-gemeenschap van zwak brak milieu en van het zoetwatergetijdengebied. Boven de gemiddelde hoogwaterlijn konden drie eenheden worden onderscheiden, te weten een groep met mariene en brakke soorten, een tweede groep met soorten van zwak brak water en de meest zout-tolerante limno-terrestrische soorten (*Vaucheria canalicularis*, *V. cruciata*), en de groep soorten die in het zoetwater-getijdengebied overheerst en verder langs de rivieren voorkomt en die hier als het *Vaucherietum bursato-geminatae* wordt beschreven. Tenslotte onderscheidde Simons (1975b) nog een groep met *Vaucheria terrestris* en *V. dillwynii*, voorkomend buiten de invloed van het getij op kleiige substraten. In twee andere studies, uitgevoerd in de Putten bij Petten (Simons & Vroman 1973) en in binnendijks gelegen brakke wateren in het Deltagebied (Simons 1975c), werd de zonering van de *Vaucheria*-soorten nagegaan. In grote lijnen werd hetzelfde patroon gevonden. Zo

werd in het hoogste zone van de brakke terreingedeelten, in het *Juncetum gerardi*, een combinatie gevonden van brakke en limno-terrestrische *Vaucheria*-soorten. Daarboven, in het *Lolio-Cynosuretum* en het *Plantagini-Lolietum perennis*, kwamen alleen limno-terrestrische soorten voor, zoals *Vaucheria terrestris*, *V. dillwynii*, *V. frigida* en *V. prona*. De combinatie van *Vaucheria terrestris* en *V. dillwynii* duidt mogelijk op een afzonderlijke, sterker terrestrische gemeenschap.

Polderman (1979) onderscheidde binnen zijn *Vaucheria*-formatie naast een aantal mariene en brakke consociations een vier-tal limnische en limno-terrestrische consociations. Deze waren het *Vaucheria compacta*-consociation (identiek aan het *Vaucherietum compactae*), het *Vaucheria canalicularis*-consociation, het *Vaucheria cruciata*-consociation en het *Vaucheria terrestris*-consociation. Uit zijn beschrijving valt helaas niet op te maken wat de oecologische verschillen tussen het *Vaucheria canalicularis*-consociation en het *Vaucheria cruciata*-consociation zijn. Het *Vaucheria terrestris*-consociation is identiek aan de groep die door Simons het hoogst in de zonering werd gevonden: Polderman noemde precies dezelfde soortencombinatie.

Bij nadere beschouwing van tabel IV valt op dat de frequentie van de soorten die hier tot de karakteristieke soortencombinatie worden gerekend, nogal uiteenloopt. Ook

blijkt dat het aantal soorten per opname aanzienlijk varieert (van 1 tot 8). In zeven gevallen is *Vaucheria bursata* de enige soort, en in één geval *Vaucheria frigida*. De enige opname met *Vaucheria dillwynii* bevat slechts *Vaucheria bursata* en *V. terrestris*, en lijkt dus op de door Simons (1975b) en Polderman (1979) gesignaleerde combinatie buiten het bereik der getijden. Verder valt op dat in de vier opnamen waarin *Vaucheria racemosa* voorkomt de soorten *Vaucheria terrestris*, *V. prona* en *V. frigida* ontbreken. Ook *Vaucheria compacta* en *V. terrestris* schijnen elkaar uit te sluiten. *Vaucheria bursata* en *V. terrestris* treden vaak samen op; *Vaucheria geminata* en *V. canalicularis* komen veel voor samen met *Vaucheria bursata*, maar worden veel minder vaak aangetroffen in gezelschap van *Vaucheria terrestris*. Gezien het voorgaande is het moeilijk om kensoorten van het *Vaucherietum bursato-geminatae* aan te wijzen. Het meest komen *Vaucheria geminata* en *V. aversa* voor de status van kensoort in aanmerking, mogelijk ook *Vaucheria frigida*, *V. prona* en *V. racemosa*. Laatstgenoemde, die door Rieth (1980) als een zeer algemene soort wordt aangegeven, werd door ons slechts weinig gevonden, maar de gegevens uit het werk van Simons (1975a, 1977) ondersteunen een voorlopige toekenning van de kensoortstatus. Verdere studies zijn nodig om tot een meer definitieve lijst van kensoorten te komen. De soorten *Vaucheria bursata*, *V. canalicularis* en *V. terrestris* hebben in ieder geval een bredere amplitude dan de hier onderscheiden gemeenschap. Het voorkomen van *Vaucheria compacta* in deze gemeenschap in de rietgorzen bij Brakel (Tabel IV, opn. 24, 25) duidt op een voortdurend vochtig milieu, en is atypisch voor het *Vaucherietum bursato-geminatae*. De desbetreffende vindplaats ligt binnen de invloed van het getij, zodat van een overgang in de richting van het *Vaucherietum com-*

*pactae* kan worden gesproken.

Het is opmerkelijk dat in de buitenlandse literatuur, waarin wel *Botrydium* wordt genoemd, nauwelijks melding wordt gemaakt van het voorkomen van *Vaucheria*. Slechts Philippi (1968) vermeldt dat op drooggevallen bodems van afvoerloze oude Rijn-armen zich *Vaucheria*-begroeiingen kunnen ontwikkelen, die de vestiging van bryofyten en *Limosella aquatica* verhinderen. Jammer genoeg noemt hij geen soortnamen.

***Microcoleo-Oscillatorietum* ass. nov. prov. (Tabel V)**

Zowel in de *Botrydium*-gemeenschap (Tabel I) als in de *Vaucheria*-gemeenschap komen blauwwieren veelvuldig als begeleidende soorten voor. Kwantitatief spelen ze daarin een ondergeschikte rol; slechts bij uitzondering kunnen *Anabaena variabilis* en *Nodularia harveyana* mede het aspect bepalen. Oscillatoriaceae werden waargenomen op alle kale bodems, niet alleen aan het oppervlak maar ook in de bovenste bodemlaag. Onder warme omstandigheden, dus gedurende de zomer, kunnen deze zich ontwikkelen tot tamelijk uitgestrekte matten, bij voorbeeld in zeer ondiepe, heldere regenplassen. Deze matten kunnen zich na uitdroging zeer goed handhaven. Zij vormen een eigen, soortname gemeenschap. In de droge zomer van 1976 werden deze blauwwier-matten vaak waargenomen. Opnamen werden slechts gemaakt aan de Lek bij Ravenswaaij en aan de Maas bij Alphen (Tabel V); het onderhavige vegetatietype is echter veel wijder verspreid. In jaren met vochtiger zomers is de oppervlakte die deze gemeenschap inneemt veel bescheidener. De soortensamenstelling van het *Microcoleo-Oscillatorietum* wordt gegeven in Tabel V; deze is vrijwel gelijk aan die van de blauwwieren-component van het *Botrydium*. Wij beschouwen *Microcoleus vaginatus*, *Oscillatoria limosa*

Nummer opname	1	2	3	4	5	6
Maand	7	7	8	8	8	8
Dag	9	14	2	2	2	2

<i>Microcoleus vaginatus</i>	x	x	x	x	-	x
<i>Oscillatoria brevis</i>	x	x	x	-	-	-
<i>Oscillatoria tenuis</i>	x	x	-	x	-	-
<i>Oscillatoria limosa</i>	-	-	-	-	x	-
<i>Oscillatoria nigroviridis</i>	-	-	-	-	-	x
<i>Schizothrix calcicola</i>	x	x	-	-	-	x
<i>Anabaena variabilis</i>	x	-	-	-	-	-

Tabel 5. Microcoleo-Oscillatorietum ass. nov. prov.

Alle monsters werden in 1976 verzameld en geanalyseerd door A.H.M. Steenbruggen; ze zijn gerangschikt in chronologische volgorde. Locaties: Lek - Ravenswaaij (2 t/m 6); Maas - Alphen (1).

en *O. tenuis* als kensoorten van de associatie. De meeste andere in de gemeenschap voorkomende soorten zijn euryhalien, en worden ook in algenbegroeiingen van brak milieu aangetroffen; de kensoorten hebben echter hun hoofdverspreiding in rivierbegeleidende algen-matten.

In zijn studie van de algen van schorren en andere zilte terreinen in het Waddenzeegebied onderscheidde Polderman (1979) een Oscillatoriaceae-formatie, waarin vier consociations waren ondergebracht. Twee van deze consociations zijn in verband met de hier beschreven eenheid van belang, namelijk het *Microcoleus vaginatus*-consociation en het *Oscillatoria brevis*-consociation. Het eerste consociation komt volgens Polderman voornamelijk voor in zoet water en in terrestrische milieus, maar kan de hoogst gelegen delen van schorren binnendringen en aldaar concurreren met gemeenschappen

van andere *Oscillatoriaceae*. Hij geeft op dat het consociation voorkomt als ondergroei van het *Juncetum gerardi* en het *Lolio-Potentillion anserinae* (destijds als *Agropyrum Rumicion crispum* aangeduid), maar ook van het *Puccinellietum maritimae*. Van de langs de rivieren gevonden begeleiders vermeldt hij echter alleen *Schizothrix calcicola* als voorkomend in meer dan 25% van de micro-opnamen. Ook Nienhuis (1975) vermeldde (zonder beschrijving) een *Microcoleus vaginatus*-gemeenschap voor het zwak brakke tot zoete gedeelte van de Zuidwest-Nederlandse estuariën; deze eenheid is waarschijnlijk identiek aan de hier beschreven gemeenschap. Het *Oscillatoria brevis*-consociation wordt beschreven van *Salicornia*-gemeenschappen en van het *Puccinellion maritimae* op zandig substraat. *Oscillatoria brevis* is evenwel een zeer algemene soort in hard water, en komt behalve in blauwwiermatten ook voor in



algengemeenschappen op harde substraten, onder andere in het *Bangio-Ulothricetum tenerrimae* langs het IJsselmeer. Onzes inziens is het *Microcoleus vaginatus*-conso-cion van Polderman een verarmde variant van het hier beschreven *Microcoleo-Oscillatorietum*.

#### Algal communities of open soil running dry in summer in the riverine area

Three algal communities are described from the forelands of the rivers of The Netherlands. The underlying research was carried out in 1975 and 1976, but had never been published. As there are still no other more recent studies available it has been decided to publish these data.

The *Botrydium granulati* Von Hübschmann 1957 is common from medio April to the beginning of November on clayish and sandy soils where the water has receded and which have been subject to slight superficial drainage, resulting in a moisture content of 30-55 % in the top layer. The only faithful species is *Botrydium granulatum*; it is often accompanied by cushions of various *Vaucheria* species and usually insignificant quantities of various *Cyanophyta*. The development of the community and its successional patterns have been studied in several locations. It appears that this community can be succeeded by vascular plant communities belonging to very different alliances.

The *Vaucherietum bursato-geminatae* ass. nov. prov. occurs generally on slightly less moist soils and tolerates shading somewhat better. It is also not restricted to the embanked river forelands, but may extend to the actual river bed. Its faithful species are *Vaucheria geminata*, *V. aversa*, *V. frigida*, *V. prona*, and probably *V. racemosa*. These species are accompanied by a number of other *Vaucheria* species with a wider ecological amplitude, and insignificant

quantities of various *Cyanophyta*.

The *Microcoleo-Oscillatorietum* ass. nov. prov. is an association of mat-forming *Cyanophyta* dominated by the highly characteristic *Microcoleus vaginatus* and a number of *Oscillatoria* species among which *O. limosa* and *O. tenuis* must be considered faithful species. The community develops particularly during the summer under dry and warm conditions. It may cover considerable areas under such circumstances. This was the case in 1976; in wetter years the extension of this community is more modest. The three associations usually form mozaics.

#### Gerefereerde literatuur

- Ant, H. & H. Diekjobst (1965). Massenvorkommen von *Botrydium granulatum* auf jungen Schlammböden am Möhnesee im Herbst 1964. *Natur und Heimat* 25: 65-68.
- Behre, K. (1961). Die Algenbesiedlung der Unterweser unter Berücksichtigung ihrer Zuflüsse. *Veröffentl. Inst. Meeresforschung Bremerhaven* 7: 71-263.
- Bexkens, H. (1975). De verspreiding van *Botrydium granulatum* in het rivierengebied bij Nijmegen. *Doctoraalverslag Laboratorium voor Aquatische Oecologie, Katholieke Universiteit Nijmegen*, 18.
- Burrichter, E. (1960). Die Therophyten-Vegetation an nordrhein-westfälischen Talsperren im Trockenjahr 1959. *Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft* 73: 24-73.
- Christensen, T. (1969). *Vaucheria* collections from Vaucher's region. *Det Kongelige Danske Videnskabernes Selskab, Biologiske Skrifter* 16(4), 36 pp.
- Ettl, H. (1978). Xanthophyceae I. Teil. In: H. Ettl, J. Gerloff & H. Heynig, *Süßwasserflora von Mitteleuropa* 3. Fischer, Stuttgart/New York, 530 pp.

- Goor, A.C.J. van (1923). Die holländischen Meeresalgen (Rhodophyceae, Phaeophyceae und Chlorophyceae) insbesondere der Umgebung von Helder, des Wattenmeeres und der Zuidersee. Verhandelingen der Koninklijke Akademie van Wetenschappen te Amsterdam (tweede sectie) 23 (2). 232 pp.
- Hartog, C. den (1959). The epilithic algal communities occurring along the coast of the Netherlands. Wentia 1. 241 pp.
- Hartog, C. den (1973). Preliminary survey of the algal vegetation of salt-marshes, a littoral border environment. Hydrobiol. Bull. 7: 3-14.
- Hommel, P.W.F.M., A.H.F. Stortelder & I.S. Zonneveld (1998; in voorber.). Salicetea purpureae. In: A.H.F. Stortelder, P.W.F.M. Hommel & J.H.J. Schaminée (red.), De Vegetatie van Nederland 5.
- Hübschmann, A. von (1957). Kleinmoosgesellschaften extremster Standorte. Mitteilungen der Floristisch-soziologischen Arbeitsgemeinschaft N.F. 6/7: 130-146.
- Libbert, W. (1938). Die Besiedlung der kahlen Flussufer. Vegetationsstudien im märkischen Odertale I. Feddes Repertorium, Beiheft 101: 165-179.
- Nienhuis, P.H. (1975). Biosystematics and ecology of *Rhizoclonium riparium* (Roth) Harv. (Chlorophyceae; Cladophorales) in the estuarine area of the rivers Rhine, Meuse and Scheldt. Dissertatie Groningen, 240 pp.
- Nienhuis, P.H. (1980). The epilithic algal vegetation in the SW-Netherlands. Nova Hedwigia 33: 1-94.
- Nienhuis, P.H. (1987). Ecology of salt-marsh algae in the Netherlands. A review. In: A.H.L. Huiskes, C.W.P.M. Blom & J. Rozema, Vegetation between land and sea. Structure and processes. Junk, Dordrecht/Boston/Lancaster: 66-83.
- Oesau, A. (1972). Zur Soziologie von *Limosella aquatica* L. Beiträge zur Biologie der Pflanzen (Berlin) 48: 377-397.
- Philippi, G. (1968). Zur Kenntnis der Zwergbinsengesellschaften (Ordnung der *Cyperetalia fuscii*) des Oberrheingebietes. Veröffentlichungen der Landesstelle für Naturschutz und Landschaftspflege in Baden-Württemberg 36: 65-130.
- Philippi, G. (1977). Isoëto-Nanojuncetea Br.-Bl. et Tx. 43. In: E. Oberdorfer (Herausg.), Süddeutsche Pflanzengesellschaften I, 2. Aufl.: 166-181. Fischer, Stuttgart/New York.
- Polderman, P.J.G. (1974). The algae of saline areas near Vlissingen (The Netherlands). Acta Botanica Neerlandica 23: 65-79.
- Polderman, P.J.G. (1975). The algal communities of the northeastern part of the saltmarsh De Mok on Texel (The Netherlands). Acta Botanica Neerlandica 24: 361-378.
- Polderman, P.J.G. (1979). The saltmarsh algal communities in the Wadden area, with reference to their distribution and ecology in N.W. Europe I. The distribution and ecology of the algal communities. J. Biogeography 6: 225-266.
- Pott, R. (1995). Die Pflanzengesellschaften Deutschlands. 2. Aufl. Ulmer, Stuttgart, 622 pp.
- Rieth, A. (1980). Xanthophyceae 2. Teil. In: H. Ettl, J. Gerloff & H. Heynig, Süßwasserflora von Mitteleuropa 4. Fischer, Jena, 147 pp.
- Schneider, C.W., M.K. Riley & B.M. Stockton (1996). Stability of antheridial morphology in freshwater North American *Vaucheria compacta* var. *dulcis* J. Simons (Tribophyceae, Chrysophyta) grown under different salinities. Aquatic Botany 52: 301-311.
- Simons, J. (1974). *Vaucheria compacta*: a euryhaline, estuarine algal species. Acta Botanica Neerlandica 23: 613-626.

- Simons, J. (1975a). De *Vaucheria* soorten van het Nederlandse kustgebied. Dissertatie Vrije Universiteit, Amsterdam.
- Simons, J. (1975b). *Vaucheria* species from estuarine areas in the Netherlands. *Netherlands Journal of Sea Research* 9:1-23.
- Simons, J. (1975c). Periodicity and distribution of brackish *Vaucheria* species in non-tidal coastal areas in the S.W. Netherlands. *Acta Botanica Neerlandica* 24: 89-110.
- Simons, J. (1977). De Nederlandse *Vaucheria*-soorten. Wetenschappelijke Mededeling KNNV 120, 32 pp.
- Simons, J. & M. Vroman (1973). *Vaucheria* species from the Dutch brackish inland ponds De Putten. *Acta Botanica Neerlandica* 22: 177-192.
- Steenbruggen, A.H.M. (1975). De cyclus van de *Botrydium* gemeenschap in het uiterwaard bij Nijmegen. Doctoraalverslag Laboratorium voor Aquatische Oecologie, Katholieke Universiteit Nijmegen, 21.
- Steenbruggen, A.H.M. (1976). Onderzoek naar algenvegetaties in rivieruiterwaarden. Doctoraalverslag Laboratorium voor Aquatische Oecologie, Katholieke Universiteit Nijmegen, 61.
- Traxler, A. (1993). Isoeto-Nanojuncetea. In: G. Grabherr & L. Mucina (1993, red.). *Die Pflanzengesellschaften Österreichs. II. Natürliche waldfreie Vegetation*: 197-212. Fischer, Jena/Stuttgart/New York.
- Vischer, W. (1938). Zur Kenntnis der Gattung *Botrydium*. *Berichte der Schweizer Botanischen Gesellschaft* 48: 538-561.
- Weeda, E.J., R. van 't Veer & J.H.J. Schaminée (1998; in druk). *Bidentetea tripartitae*. In: J.H.J. Schaminée, E.J. Weeda & V. Westhoff (red.), *De Vegetatie van Nederland* 4: 173-198. Uppsala.
- Wendelberger-Zelinka, E. (1952). Die Vegetation der Donauauen bei Wallsee. *Oberösterreichisches Landesverlag, Wels*. 196 pp.
- Westhoff, V., P.A. Bakker, C.G. van Leeuwen & E.E. van der Voo (1971). *Wilde Planten, flora en vegetatie in onze natuurgebieden 2*. Vereniging tot Behoud van Natuurmonumenten, Amsterdam, 304 pp.
- Zonneveld, I.S. (1960). De Brabantse Biesbosch. Een studie van bodem en vegetatie van een zoetwatergetijdendelta. Dissertatie, Wageningen.