

EPILITHISCHE ALGENGEMEENSCHAPPEN LANGS DE OEVERS VAN MEREN EN VAARTEN IN NEDERLAND

C. den Hartog

Recentelijk is het boek van Simons, Lokhorst & Van Beem (2000) over de bentische zoetwateralgen van Nederland verschenen. Ofschoon het vele waardevolle gegevens bevat over algenoecologie, is het jammer dat er geen poging is gedaan om de verschillende algengemeenschappen als zodanig te beschrijven, temeer daar sommige van deze gemeenschappen gemakkelijk te herkennen zijn vanwege hun opvallende uiterlijk. In de jaren vijftig heb ik me tamelijk intensief beziggehouden met de epilithische algengemeenschappen die voorkomen op steenglooiingen, houten beschoeiingen en damwanden langs meren en kanalen (Den Hartog 1958), op grindbodems in beekjes, maar ook met de begroeiing van overjarige rietstengels (Den Hartog 1959b). Een groot deel van dit materiaal is tot dusver niet gepubliceerd. Bij verschillende recente gelegenheden bleek me dat de in die tijd onderscheiden eenheden nog steeds aanwezig zijn. Daarom worden de toen verzamelde gegevens hier beschikbaar gemaakt om althans een deel van de bestaande leemte in de kennis van de zoetwater-algengemeenschappen op te vullen. Nadrukkelijk wordt vermeld dat de steen kribben langs de rivieren in het verleden niet in het onderzoek zijn betrokken.

Langs de steenglooiingen van de grote meren en meren in ons land kan men een duidelijke zonering van algen waarnemen.

Boven de waterlijn bevindt zich een gordel met een bruinrode, geelbruine of purperrode kleur, waarin het draadvormige roodwier *Bangia atropurpurea* (Roth) C.Ag. domineert. Beneden de waterlijn strekt zich een heldergroene, doch soms bruin gekleurde zone uit, waarin het boompjeswier *Cladophora glomerata* (L.) Kütz. het overhand heeft. De grens tussen de twee zones is opvallend scherp en valt ongeveer samen met de waterlijn. De twee zones representeren goed gedefinieerde associaties, die hier respectievelijk worden beschreven als *Bangio-Ulotrichetum* en *Cladophoretum glomeratae*. [De schrijfwijze 'Ulotrichetum', waarbij de *h* uit *Ulothrix* van plaats verandert, wordt voorgeschreven door de plantensociologische nomenclatuurcode (Weber, Moravec & Theurillat 2000, appendix 1, nr. 91).]

Bangio-Ulotrichetum tenerrimae Den Hartog 1958

De associatie werd in 1958 kort beschreven, zonder opnamen, als *Bangia-Ulothrix*-gemeenschap, met de volgende kensoorten: *Bangia atropurpurea*, *Ulothrix tenerrima* Kütz., *Microspora floccosa* (Vauch.) Thur. en *Lyngbya martensiana* Menegh. [door Drouet 1968, opgenomen onder *Microcoleus lyngbyaceus* (Kütz.) Crouan ex Gom.]. De toen gegeven korte karakteristiek is nog steeds van toepassing, met dien

verstande dat *Microspora floccosa* niet meer als een kensoort wordt beschouwd.

Van de drie kensoorten van de associatie is *Bangia atropurpurea* de meest opvallende; deze bepaalt in hoge mate de fysiognomie van de vegetatie. De opvallende kleurverschillen in de vegetatie worden tweeweggebracht door verschillen in de vochtigheidstoestand. In regenperioden is de begroeiing purperrood, maar in geval van aanhoudende droogte kleurt de vegetatie bruinrood en soms zelfs geelbruin. De kleurverschillen die tegelijkertijd binnen de vegetatie worden waargenomen, hangen gewoonlijk samen met de expositie aan de golfslag en het spatwater; door kleine verschillen in de expositie en helling van het substraat zijn de omstandigheden zelfs binnen een ruimte van een vierkante decimeter niet gelijk. *Bangia atropurpurea* komt ook voor in het supralittoraal van de zeekust. In het verleden werd de mariene *Bangia* als een afzonderlijke soort beschouwd, *B. fuscopurpurea* (Dillw.) Lyngb., maar uit cultuurexperimenten bleek dat de *Bangia* van het zoete water en de *Bangia* van de zeekust conspecifiek zijn (Geesink 1973; Reed 1980), ofschoon uit eerder onderzoek een tegengestelde conclusie was getrokken (Belcher 1960). In het mariene supralittoraal is *B. atropurpurea* kenmerkend voor het *Bangio-Urosporetum* (Cotton 1912) Den Hartog 1959. De twee associaties sluiten elkaar in hun verspreiding vrijwel uit; alleen onder bijzondere omstandigheden, zoals na de afsluiting van de Zuiderzee, kunnen tussenvormen van deze associaties worden aangetroffen.

Tussen de *Bangia* komen grotere of kleinere groene plekken voor, gevormd door de fijne draden van *Ulothrix*-soorten, in het bijzonder *U. tenerrima* die zonder meer als kensoort beschouwd mag worden. Deze groene algen bedekken gewoonlijk niet meer dan 20% van het oppervlak, maar soms kan hun aandeel veel groter zijn. Nadat de hier gepresenteerde veldstudie

was uitgevoerd, stelde Lokhorst (1974) vast dat er wel zes *Ulothrix*-soorten zijn die in de winter en het voorjaar aanzienlijke delen van de golfslagzone van kanalen, beken en meren kunnen bedekken; behalve *U. tenerrima* noemt hij *U. subtilis* Kütz., *U. africana* Kütz., *U. implexa* (Kütz.) Kütz., *U. zonata* (Weber et Mohr) Kütz. en *U. tenuissima* Kütz. [Voor de systematiek van de Nederlandse *Ulothrix* soorten wordt verwezen naar Lokhorst & Vroman (1972; 1974a; 1974b) en Lokhorst (1978).] Daar de *Ulothrix*-soorten niet in het veld gedetermineerd kunnen worden, werden van alle proefvlakken kleine monstertjes voor microscopisch onderzoek verzameld; daaruit bleek dat *U. tenerrima* het meest gewoon was en in vrijwel elke proefvlakte voorkwam. Daarnaast werden in de opnamen ook *U. tenuissima* Kütz. (zie Tabel 3) en *U. zonata* aangetroffen. De laatste soort heeft dikkere draden en valt in het veld al op. Gewoonlijk komt zij slechts voor in het onderste deel van de *Bangia*-gordel, waar zij constant door golfjes nat wordt gehouden. Vooral in relatief beschutte plaatsen kan zij domineren. Haar hoofdverspreiding ligt in de lager gelegen, permanent ondergedompelde *Cladophora*-zone.

Ulothrix implexa werd diverse malen gevonden in de *Bangia*-zone, o.a. langs het brakke Noordzeekanaal en in het IJ te Amsterdam, maar komt ook voor op harde substraten langs de oevers van voedselrijke zoete wateren en langs de grote rivieren. Recentelijk werd de vondst van deze soort ook gemeld van het *Botrydium granulati* Von Hübschmann 1957 uit de rivieruiterwaarden (Den Hartog & Steenbruggen 1998). Langs de zeekust werd de soort (onder de naam *U. pseudoflaccida* Wille) beschouwd als karakteristiek voor het *Bangio-Urosporetum* (Den Hartog, 1959a). Op schorren komt de soort soms voor in de bodembedekkende algenmatjes, maar veel minder dan *Ulothrix subflaccida* Wille. De laatste werd eveneens beschouwd als ken-

van het *Bangia-Urosporetum*, maar in tegenstelling tot de vorige soort blijkt zij vooral veel voor te komen in de zoutplangemeenschappen van schorren en andere zilte terreinen, waar zij participeert in de eigenmatjes, die daar de zandige en kleiige bodems bedekken. De soort dringt niet binnen in het zoete water; langs het Amstelmeer werd zij aangetroffen in een *Bangia-Ulothrix*-begroeiing, die het beste als overgang tussen de mariene en de zoetwater-associatie is te beschouwen. De door Lokhorst genoemde *Ulothrix albicans* en *U. subtilis* werden door mij binnen de onderzochte proefvlakken niet opgemerkt.

Het blauwwier *Lyngbya martensiana* blijkt algemeen voor te komen als een matvormende alg op de stenen, maar valt niet op, omdat het gewoonlijk overgroeid wordt door de andere algen in de vegetatie.

Aan de bovenzijde wordt de *Bangia-Ulothrix*-gemeenschap begrensd door een gordel waarin lichenen van de geslachten *Verrucaria*, *Caloplaca* en *Xanthoria* domineren, begeleid door enkele bladmossen. Hier en daar komt ook *Rhizoclonium riparium* (Roth) Harv. voor, een groenwier dat soms de *Bangia*-zone aan de bovenzijde binnendringt. Dit wier is zeer euryhalien en komt op dit niveau zowel langs de zeekust als langs de zoete wateren voor, zowel op harde als op zachte substraten (Nienhuis 1975).

Hoewel de ondergrens van de *Bangia-Ulothrix*-gemeenschap gewoonlijk scherp is afgetekend, dringen toch diverse soorten binnen uit de diepere zone die gewoonlijk niet droogvalt. Dit is deels toe te schrijven aan schommelingen in de waterstand, maar ook aan het pionierkarakter van de desbetreffende algen, die daardoor snel gebruik kunnen maken van deze veranderingen. Het gaat hier om *Cladophora glomerata* en *Microspora floccosa* [voor de systematiek van het geslacht *Microspora* wordt verwezen naar Lokhorst 1999], die overigens nume-

riek niet de geringste betekenis weten te verwerven in de *Bangia-Ulothrix*-begroeiing. Daarentegen kan de snel groeiende *Ulothrix zonata* in korte tijd een aanzienlijke bedekking tot stand brengen, maar deze soort verdwijnt onmiddellijk weer als de begroeiing droogvalt.

Tenslotte moet melding worden gemaakt van het plaatselijk voorkomen van brakwater-taxa zoals *Blidingia minima* (Nägeli ex Kütz.) Kylin f. *subsalsa* (Kjellman) Scagel, *Enteromorpha prolifera* (O.F.Müll.) J.Ag. en *E. intestinalis* (L.) Link, alsmede vertegenwoordigers uit het *Bangia-Urosporetum* zoals *Urospora penicilliformis* (Roth) Aresch. en de reeds genoemde *Ulothrix subflaccida* en *U. implexa*. Het voorkomen van deze soorten is evenwel ruimtelijk te beperkt om hiervoor een speciale subassociatie te onderscheiden. Bovendien komen ze waarschijnlijk als gevolg van verder voortgeschreden verzoeting momenteel niet meer in het *Bangia-Ulotrichetum* voor.

Bij enige van de opnamen gepresenteerd in Tabel 1 werden diatomeeënmonsters genomen. Alle diatomeeënmonsters vermeld in dit artikel werden bewerkt en gedetermineerd door wijlen de heer A. van der Werff. De door hem gebruikte namen zijn hier, waar nodig, aangepast aan de nomenclatuur gebezigd door Krammer & Lange-Bertalot in *Süßwasserflora von Mitteleuropa* vol.2 (1986-2000), doch de door hem gegeven namen worden in dat geval vermeld tussen vierkante haken. In het algemeen waren weinig diatomeeën in het *Bangia-Ulotrichetum* aanwezig, en de soortensamenstelling vertoonde grote verschillen van plaats tot plaats. Ik beperk me daarom tot het noemen van de soorten die het meest frequent waren: *Cocconeis pediculus* Ehrenb., *Cymbella cistula* (Ehrenb.) Kirchner, *Diatoma tenue* C.Ag. [= *D. elongatum* (Lyngb.) C.Ag.], *Gomphonema olivaceum*

Nummer	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
Oppervlakte in m ²	2	1,5	0,3	1	2	5	10	5	10	1	2	2
Bedekking in %	50	50	70	60	70	65	100	90	70	80	70	70
Datum (dag, maand, jaar: 19..)	28	28	28	25	17	31	13	27	27	23	8	8
	5	5	5	3	6	5	11	8	8	5	5	5
	54	54	54	56	54	56	52	54	54	54	54	54
<i>Kensoorten:</i>												
Bangia atropurpurea	3	3	1	2	3	4	5	5	4	2	2	
Ulothrix tenerrima	2	1	x	x	x	2	1	2	x	x	x	x
Lyngbya martensiana	x	x	-	-	4	2	x	4	4	-	x	x
<i>Supralittorale soort:</i>												
Rhizoclonium riparium	-	-	x	-	-	1	-	-	x	x	1	x
<i>Brakwater-indicatoren:</i>												
Bliedingia minima f. subsalsa	-	-	-	-	-	-	-	x	x	1	-	-
Enteromorpha prolifera	-	-	-	-	-	-	-	-	x	-	-	-
<i>Andere soorten:</i>												
Cladophora glomerata	x	x	x	x ⁰	x	x	x	x	x	-	x	x
Ulothrix zonata	x	x	4	x	1	-	-	-	-	2	4	5
Microspora floccosa	x	x	x	4	-	-	-	-	-	-	x	-
Stigeoclonium tenue	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	x	x
Tribonema aequale	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	x	x
Spirogyra sp.	-	-	x ⁰	-	-	-	-	-	x	-	-	-

Tabel 1. *Bangio-Ulotrichetum tenerrimae*.

Niet in de tabel opgenomen: opname 1. de mossen *Bryum argenteum* L. +, *Leptodictyum riparium* (Schimp.) Warnst. +, beide voorkomend aan de bovenrand van de *Bangia*-zone. opname 2. het mos *Tortula muralis* Hedw. opname +. 3. het wier *Oedogonium* sp. +0, het mos *Funaria hygrometrica* Hedw. +, alsmede de tussen de stenen groeiende *Ranunculus sceleratus* L. +. opname 4. *Oscillatoria tenuis* Gom. 1. opname 12. het mos *Hygrohypnum palustre* Loeske +.

Locaties: 1. Kudelstaart, op oeverstenen langs de Westeinderplas. Breedte van de zone 20 cm; aan de bovenzijde niet grenzend aan een vegetatiezone, aan de onderzijde grenzend aan een tenminste een halve meter brede *Cladophora glomerata*-gordel. 2. Aalsmeer, op oeverstenen langs de Westeinderplas. Breedte van de zone 15 cm; aan de benedenzijde begrensd door een tenminste een halve meter brede *Cladophora glomerata*-zone. 3. Schiphol, aan de oever van de Ringvaart van de Haarlemmermeer, op stenen. Breedte van de zone 10 cm, aan de onderzijde begrensd door een 1 m brede *Cladophora glomerata*-zone. 4. Abcoudermeer, op stenen langs de oever. 5. Urk, IJsselmeerdijk bij de vuurtoren, op zeer geëxponeerde plaats op stenen. Zone aan de bovenkant begrensd door een korstmossenzone met *Verrucaria*, *Caloplaca* en *Xanthoria*, aan de onderzijde door een *Cladophora glomerata*-zone. 6. Uitdam, op granietblokken van de IJsselmeerdijk. Breedte

Tabel 1:

7. De zone 50 cm, aan de onderzijde begrensd door een zone van *Cladophora glomerata*. 7. De Oever, bij de sluizen, op de steenglooïng. Breedte van de zone 50 cm. 8. Den Oever, op stenen langs de IJsselmeerdijk. Breedte van de zone 50 cm (25 cm verticaal gemeten), aan de bovenrand begrensd door een *Caloplaca*-zone. Tussen de onderzijde van de *Bangia*-zone en de bovenrand van de *Cladophora glomerata*-zone bevindt zich een 10-20 cm brede *Enteromorpha*-zone. 9. Wieringermeerdijk bij het Sluitgat, op de steenglooïng. 10. Brielle, op piertje bij de pont over de Brielse Maas, op basaltblokken. Breedte van de zone 25 cm, aan de benedenzijde begrensd door een zone met *Cladophora glomerata* en *Ulothrix zonata* van een minste 25 cm diepte. 11. Hees bij Nijmegen, Maas-Waalkanaal, haven, op stenen, hout en walgewortels. Breedte van de zone 10 cm; aan de bovenzijde begrensd door een gordel van het mos *Hygrohypnum palustre* (= *H. luridum* (Hedw.) Jenn.), aan de onderzijde door een gordel van *Cladophora glomerata*. 12. Hees bij Nijmegen, Maas-Waalkanaal, op zeshoekige stenen. Breedte van de gordel 15 cm.

Hornemann) Bréb. en *Rhoicosphenia abbreviata* (C.Ag.) Lange-Bertalot [= *R. curvata* (Kütz.) Grun. ex Rabenh.]. Met uitzondering van *Gomphonema olivaceum* waren deze soorten veel talrijker in de opnamen met *Cladophora glomerata* (Tabel 4). Aangezien het hier om éénmalige opnamen ging, geven de diatomeeënmonsters slechts een momentopname van de samenstelling van deze in de loop van het jaar zeer variabele gemeenschapscomponent.

De samenstelling en het aspect van het *Bangio-Ulothrix* zijn niet gedurende het hele jaar hetzelfde. Ook de breedte van de gordel is in hoge mate afhankelijk van het jaargetijde. In het winterhalfjaar bereikt de associatie haar optimum, omdat dan de milieuomstandigheden voor haar ontwikkeling het gunstigst zijn. Gedurende de zomer is de zone aanzienlijk smaller dan in het winterhalfjaar, en ook soortenarmer. Langs kleinere wateren is het voorkomen van de associatie vaak tot het winterhalfjaar beperkt.

De vegetatiecyclus van het *Bangio-Ulothrix* werd bestudeerd langs de dijk van het IJsselmeer, waar de verzoeting min of meer voltooid was (Tabel 2), en langs de dijk van het Amstelmeer, waar dit proces nog in volle gang was (Tabel 3).

Vegetatiecyclus van het *Bangio-Ulothrix* langs het IJsselmeer in 1952

Om een goed overzicht te krijgen van de dynamiek van de associatie werd langs de dijk van het IJsselmeer een proefvlakte uitgezet, halverwege tussen Medemblik en Oude Zeug; deze werd maandelijks grondig onderzocht. De resultaten zijn verwerkt in Tabel 2. De opnamen gepresenteerd in deze tabel vormen tezamen met die in Tabel 5 een transect, dat 11 maal is bestudeerd.

De proefvlakte is 10 m lang en 3 m breed. De benedengrens van de proefvlakte begint precies bij de gemiddelde waterlijn, terwijl de bovengrens ongeveer 50 cm verticaal boven de gemiddelde waterlijn is gelegen. Het substraat bestaat uit grote stenen, graniet zowel als basalt. Plaatselijk is het steen-substraat met een dun laagje slijk bedekt. Toen het proefvlak werd uitgezet, was de vegetatie homogeen. In de daaropvolgende opnamen werd de bedekking steeds gerelateerd aan het gehele proefvlak, zoals dat in februari was uitgezet; vandaar dat steeds de breedte van de gordel werd aangegeven.

In de proefvlakte werden ook diatomeeënmonsters genomen. In totaal werden 15 soorten in de *Bangia*-zone aangetroffen,

doch in kleine tot zeer kleine aantallen. Slechts 2 soorten werden in alle opnamen aangetroffen, nl. *Cocconeis pediculus* en *Rhoicosphenia abbreviata*, en één soort, *Navicula tripunctata* (O.F.Müll.) Bory [= *N. gracilis* Ehrenb.], werd in 9 van de 11 opnamen gesignaleerd. Alleen op 19 maart werd het voorkomen van deze drie soorten als 'matig talrijk' gewaardeerd. Van de overige soorten werden er 8 eenmalig, 2 twee maal, 1 drie maal en 1 vier maal aangetroffen, steeds in onbetekenende hoeveelheden. Ongeveer dezelfde soorten werden ook gevonden in de lager gelegen *Cladophora*-zone, en sommige waren daar veel talrijker. De diatomeeënpopulatie vormt eerder de bovenste uitbreiding van de diatomeeënbegroeiing van het *Cladophoretum glomeratae* dan dat het een eigen eenheid vertegenwoordigt. De *Bangia-Ulothrix*-gemeenschap is voor diatomeeën geen optimaal milieu.

De tabel demonstreert duidelijk, dat de vegetatiecyclus van het *Bangia-Ulothrix*-complex in hoge mate afhankelijk is van twee factoren, die gewoonlijk gezamenlijk hun invloed uitoefenen, en waarvan de afzonderlijke effecten niet of nauwelijks te scheiden zijn, namelijk waterstandsschommelingen en weersomstandigheden. Daarnaast speelt ook de snelle groei van de algen een rol; zij zijn hierdoor in staat direct te reageren op iedere verandering in de lokale milieuomstandigheden.

De waterstand in het IJsselmeer wordt min of meer op een vast peil gehouden, doch door de werking van de wind treedt stuwing op, waardoor bijvoorbeeld bij aanhoudende oostenwind de waterstand aan de Friese kust abnormaal laag kan zijn, terwijl die dan langs de dijk van de Wieringermeerpolder zeer hoog is. Houdt de wind enige tijd aan, dan zal men langs de Friese kust het afdalen van *Bangia* en langs de dijk van

Opnamenummer	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Datum	03-02	19-03	15-04	10-05	07-06	14-07	07-08	09-09	11-10	13-11	15-12
Cl ⁻ -gehalte in ‰	0,21	0,26	0,2	0,31	0,2	0,24	0,21	0,23	0,28	-	-
Breedte gordel in m	3,15	3	2,75	2,6	?	1,5	0,8-1	0,8	1,5	2,4	2,7
Bedekking in %	75	60	40	40	40	25	10	5	40	65	90
<i>Bangia atropurpurea</i>	4	4	3	3	3	2	2	2	3	4	5
<i>Ulothrix tenerrima</i>	2	2	2	x	x	x	x	-	x	x	x
<i>Lyngbya martensiana</i>	1	1	x	x	-	1	1	-	-	-	1
<i>Cladophora glomerata</i>	x	x	1	1	x	x	1	x	1	1	x
<i>Ulothrix zonata</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-
<i>Rhizoclonium riparium</i>	x	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Nostoc</i> sp.	-	-	x	-	-	-	-	-	-	-	-

Tabel 2. Vegetatiecyclus van het *Bangia-Ulothrix*-complex langs het IJsselmeer in 1952.

1. 3 februari 1952: De proefvlakte is grotendeels bedekt met een ca. 1 cm dik ijslaagje. De algen maken een zeer florissante indruk. 2. 19 maart 1952: Het aspect is onveranderd. *Bangia* is in hoeveelheid iets afgenomen en de vegetatie-zone is iets smaller geworden. De vondsten van een aantal planktonische vormen tussen de algen, zoals *Scenedesmus quadricauda* (Turp.) Bréb., *Agmenellum quadruplicatum* (Menegh.) Bréb., *Pediastrum duplex*. Meyen en *Ankistrodesmus falcatus* (Corda) Ralfs wijzen erop, dat de waterstand

Tabel 2:

...ende enige tijd hoger dan normaal is geweest. 3. 15 april 1952: De begroeiing van de proefvlakte heeft zijn homogeniteit verloren. Nabij de waterlijn is de bedekking van *Bangia* 50 %, maar aan de bovenzijde van de proefvlakte beginnen de algen te verdwijnen. Boven de gemiddelde waterlijn begint ook *Cladophora* sterk tot ontwikkeling te komen, hetgeen niet verwijd is toe te schrijven aan de hoge waterstanden van de afgelopen weken: door de constante oostenwind werd het water naar het westen gestuwd. 4. 10 mei 1952: Het aspect van de vegetatie is ongewijzigd. *Cladophora glomerata* heeft zich niet verder uitgebreid. *Ulothrix tenerrima* is vrijwel uit de proefvlakte verdwenen. 5. 7 juni 1952: Het bovenste deel van de proefvlakte heeft nu een geelbruin aspect, terwijl het onderste deel diep rood gekleurd is; in beide gevallen betreft het *Bangia*, die bovenaan is uitgedroogd en die onderaan vochtig wordt gehouden door de werking van de golfslag. *Cladophora glomerata* is weer bijna geheel uit het proefvlak verdwenen, terwijl de blauwwieren, in het bijzonder *Lyngbya martensiana*, meer op de voorgrond treden. 6. 14 juli 1952: *Bangia*, die in de afgelopen maanden gestadig in bedekking achteruitging, is nog meer afgenomen; zij is fraai geel gekleurd, terwijl de zone tot 1,5 m breedte is ingekrompen. De hoge temperaturen en de felle zonneschijn der laatste weken hebben hun uitwerking op de vegetatie niet gemist. Ook *Lyngbya* is minder talrijk en er is nog slechts een enkele draad van *Ulothrix tenerrima* te vinden. 7. 7 augustus 1952: De *Bangia*-begroeiing is nog meer gereduceerd; de zone is nog slechts 90 cm breed. De blauwwieren zijn weer zeer florissant, terwijl *Ulothrix tenerrima* nu geheel afwezig is. De waterstand is de afgelopen maand aan vrij grote schommelingen onderhevig geweest; vandaar het voorkomen van vrij veel *Cladophora glomerata* in de laagst gelegen delen van het *Bangia*-*Ulotrichetum*, en de vondsten van *Lyngbya martensiana* in de *Cladophora*-zone. 8. 9 september 1952: *Bangia* is nog minder talrijk dan de vorige maand. Ook de blauwwieren zijn weer afgenomen. De totale bedekking van de vegetatie bedraagt nog maar 5%. 9. 11 oktober 1952: *Bangia* is weer sterk toegenomen en bedekt ruim 35% van de oppervlakte. *Cladophora glomerata* is weer naar boven gekomen onder invloed van de hoge waterstanden, die door de eerste herfststormen werden veroorzaakt. *Ulothrix tenerrima* is weer present. 10. 13 november 1952: *Bangia* is geweldig toegenomen; daarentegen is *Ulothrix* niet toegenomen en zijn de blauwwieren in hoeveelheid verminderd. De *Cladophora* aan de benedengrens van de associatie is eveneens in hoeveelheid verminderd, doch nog steeds vrij talrijk. De toename van *Bangia* is een gevolg van de stormen en de daarmee gepaard gaande hoge waterstanden gedurende de voorafgaande weken. De *Bangia*-zone is nu 2,4 m breed en de bedekking bedraagt 65 %, een enorme toename in vergelijking met de situatie in begin september. De begroeiing wordt druk bezocht door grote troepen Wilde eenden, die de algen afgrazen en er hun uitwerpselen deponeren. 11. 15 december 1952: *Bangia* is nog meer toegenomen, doch bij de andere soorten zijn geen veranderingen te bespeuren. Regen en storm hebben gedurende de laatste weken voor een optimale vochtigheidsstoestand gezorgd. Tijdens de opname was de gehele zone met een dun ijslaagje bedekt. In de *Bangia*-zone hielden zich weer grote troepen Wilde eenden op (ca. 250 eenden over een afstand van 400 m).

de Wieringermeer het opstijgen van *Cladophora* kunnen waarnemen, waardoor zelfs tijdelijke mengzones kunnen ontstaan. *Cladophora* is boven de waterlijn vrij resistent; het vormt daar kleine, zeer dichte,

polvormige toefjes, als het water weer tot het normale peil is teruggekeerd. In deze polletjes wordt het water goed vast gehouden. *Bangia* verdwijnt, wanneer zij geïnundeerd wordt, binnen enkele dagen.

Lyngbya martensiana houdt het onder water langer uit. Na een dag of tien is er van de verschuivingen in de wierenvegetatie gewoonlijk niets meer te bespeuren, op de kleine *Cladophora*-polletjes na. Uitdroging, in combinatie met temperatuur, is een der voornaamste milieufactoren die de gemeenschap beheersen. In het winterhalfjaar met zijn stormen, regen, ijs en sneeuw en lage zonnestanden is de uitdroging slechts van geringe betekenis; de begroeiing blijft voortdurend vochtig. In de zomer daarentegen is de uitdroging van essentieel belang voor de vegetatie. De zonnestanden zijn hoog, het water is gewoonlijk kalm waardoor het bereik van het spatwater aanzienlijk wordt ingekrompen in vergelijking met de winter, de hoeveelheid neerslag is gewoonlijk kleiner en deze verdampt sneller dan in de winter. Zowel de breedte van de *Bangia*-zone als de bedekkingsgraad van de algen vormen een goede maat voor de vochtigheidstoestand van de vegetatie. In februari bedroeg de verticale breedte van de *Bangia*-zone 50 cm en in september slechts 15 cm. Een andere factor van groot belang is de expositie aan de golfslag. Deze hangt weer nauw samen met de grootte van het waterlichaam waarover de golfslag veroorzakende wind blaast. Langs het IJsselmeer is deze gedurende het gehele jaar groot genoeg om de *Bangia*-zone voldoende vochtig te houden, al krimpt de zone tijdens de zomer sterk in. Langs kleinere wateren met minder golfslag en langs kanalen is deze expositie dikwijls onvoldoende om gedurende de zomer voldoende spatwater te leveren om de *Bangia-Ulothrix*-begroeiing vochtig te houden; daar ontwikkelt zich de associatie slechts in het winterhalfjaar, bijvoorbeeld langs het hierna te bespreken Amstelmeer. Bovendien bepalen op dergelijke plaatsen niet *Bangia* maar *Ulothrix tenerrima*, *U. tenuissima* en in mindere mate *Microspora floccosa* het vegetatiebeeld.

Dat zich in de *Bangia-Ulothrix*-zone en de steenglooiing daarboven vele waterveggels ophielden, had geen waarneembare invloed op de samenstelling van de algenbegroeiing. Er werden geen nitrofiële soorten van de familie der *Prasiolaceae* gevonden, hoewel hier wel naar is gezocht.

Vegetatiecyclus van het *Bangia-Ulothrix* langs het Amstelmeer in 1952

De proefvlakte werd uitgezet langs de dijk tussen Wieringen en Van Ewijcksluis, ca. 200 m westelijk van Wieringen. De proefvlakte is 10 m lang en slechts 50 cm breed. De benedengrens valt samen met de gemiddelde waterlijn, en de bovengrens ligt hier ongeveer 25 cm verticaal boven. Het substraat bestaat uit basaltblokken, en de expositie is zuidwaarts. De proefvlakte wordt slechts bij zware golfslag geïnundeerd, doch blijft door het klotsen vochtig. De vegetatie was homogeen toen het proefvlak werd uitgezet; de bedekkingsgraad van de algen werd steeds aan het gehele proefvlak gerelateerd. De hier gepresenteerde opnamen vormen samen met die van Tabel 6 een transect, dat 8 maal is bestudeerd.

Ook langs het Amstelmeer werden in de proefvlakte diatomeeënmonsters genomen. In totaal werden 19 soorten aangetroffen, waarvan 12 eenmalig. Slechts één maal werden aanzienlijke aantallen van *Rhoicosphenia abbreviata* en *Cocconeis pediculus* gevonden, dezelfde soorten die ook langs het IJsselmeer het meest gewoon waren. Alle andere soorten, waaronder ook enige brakwater-bewoners, waren slechts met weinig individuen aanwezig. Ook hier lijkt de diatomeeënbegroeiing een extensie van de diatomeeënbegroeiing van het *Cladophoretum glomeratae*.

In vergelijking met de overeenkomstige vegetatie langs het IJsselmeer valt op dat de

Waarnummer	1	2	3	4	5	6	7	8
(dag, maand)	19-03	15-04	07-06	14-07	09-09	11-10	13-11	15-12
Reluctantie in %	60	60	15	10	-	nihil	nihil	90
Witte gordel in m	0,8	0,5	0,5	0,15	-	-	-	0,6
Hoogte boven waterlijn in cm	25	25	25	5	-	-	-	25
<i>Bangia atropurpurea</i>	1	x	x	x	-	-	-	1
<i>Ulothrix tenuissima</i> + <i>Urospora penicilliformis</i>	4	4	2	x	-	x	x	4
<i>Ulothrix tenerrima</i>	-	-	-	-	-	-	-	2
<i>Cladophora glomerata</i>	x	-	-	-	-	-	-	x
<i>Syngbya aestuarii</i>	-	x	2	3	-	x	-	4
<i>Syngbya diguetii</i>	-	x	-	-	-	-	-	-
<i>Syngbya aerugineo-coerulea</i>	-	-	x	-	-	-	-	-
<i>Ulothrix zonata</i>	x	x	-	-	-	-	-	x
<i>Enteromorpha intestinalis</i>	x	-	-	-	-	-	-	x
<i>Nostoc</i> sp.	x	x	-	-	-	-	-	-
<i>Enterophysalis deusta</i>	-	x	-	-	-	-	-	-

Tabel 3. Vegetatiecyclus van het *Bangio-Ulothrixetum* langs het Amstelmeer in 1952.

1. 19 maart 1952: De vegetatie wordt beheerst door *Ulothrix tenuissima*, ofschoon *Bangia* ook betrekkelijk talrijk is. De groene *Ulothrix*-zone wordt aan de onderzijde begrensd door een wit bandje, bestaande uit dode verdroogde *Cladophora glomerata* en lege diatomeeën (voornamelijk *Rhoicosphenia abbreviata*). Daaronder volgt een *Cladophora*-begroeiing, die geheel bruin gekleurd is door massaal voorkomen van *Rhoicosphenia*. 2. 15 april 1952: De *Ulothrix*-zone is smaller geworden; overigens is er weinig verandering te bespeuren. Op 27 april en 10 mei werden geen opnamen gemaakt, maar alleen geconstateerd dat *Bangia* enigszins was toegenomen en *Ulothrix* was afgenomen. 3. 7 juni 1952: *Ulothrix* is zeer sterk afgenomen, evenals *Bangia*. De blauwwieren beginnen zich te ontwikkelen. 4. 14 juli 1952: De blauwwierontwikkeling heeft zich voortgezet. *Bangia* en *Ulothrix* zijn nu vrijwel overal verdwenen. 5. 9 september 1952: De gehele vegetatie is verdwenen. Er komen slechts hier en daar witte korstjes op de stenen voor. 6. 11 oktober 1952: Er is geen vegetatie, slechts hier en daar een groen draadje of een blauwwierkorstje. 7. 13 november 1952: Nog steeds geen opbloei van de algen. Geen enkele *Bangia*-draad gevonden. 8. 15 december 1952: Opeens bleek er een goed ontwikkelde begroeiing voor te komen met vrij veel *Bangia*, zeer veel *Urospora penicilliformis* en *Ulothrix tenuissima* en wat minder *U. tenerrima*. Daar hiervoor niet werd opgemerkt dat *Urospora* en *Ulothrix tenuissima* gemengd voorkwamen, worden ze hier gezamenlijk genoteerd. In deze opname werd *Urospora* ontdekt dank zij sporulerende exemplaren; het is zeer waarschijnlijk dat ook in de voorjaarsopnamen *Urospora* aanwezig was. Het waterpeil was hoog en als een gevolg hiervan was de vegetatie gedeeltelijk ondergedompeld. De *Cladophora*-zone begon pas 15 cm onder de waterlijn.

Bangia-Ulothrix- associatie slechts goed ontwikkeld is in het koude seizoen. Verder blijkt dat als een gevolg van het hogere zoutgehalte de euryhalie mariene alg *Urospora penicilliformis* [voor de systematiek van het geslacht *Urospora* wordt verwezen naar Lokhorst & Trask 1981] en de brakwatersoorten *Enteromorpha intestinalis* en *Ulothrix subflaccida* (niet in de opnamen) het *Bangio-Ulotrichetum* van het Amstelmeer differentiëren ten opzichte van de overeenkomstige associatie langs het IJsselmeer. Dat geldt ook voor de blauw-wieren. *Lyngbya aestuarii* Gom. [door Drouet 1968 opgenomen onder *Microcoleus lyngbyaceus*; de soort is evenwel goed te onderscheiden van de eveneens onder deze naam gerubriceerde *L. martensiana*] is algemeen in brakwatermilieus en in de ondergroei van de schorrenvegetatie. *Entophysalis deusta* (Menegh.) Drouet & Daily (syn. *Gloeocapsa crepidinum* Born. & Flah.) is wijd verspreid in het supralittoraal van de zee kust, en komt veelvuldig voor in het *Bangio-Urosporetum* (Den Hartog 1959). De oecologie van de soorten *Lyngbya diguetii* Gom. [door Drouet 1968 opgenomen onder *Schizothrix calcicola* (C.Ag.) Gom.] en *Lyngbya aerugineo-coerulea* (Kütz.) Gom. [door Drouet opgegeven onder *Microcoleus vaginatus* (Vauch.) Gom.] is minder goed bekend.

Ontwikkeling van het *Bangio-Ulotrichetum* in het IJsselmeer na de afsluiting van de Zuiderzee, een reconstructie

Het *Bangio-Ulotrichetum* is in het IJsselmeer ontstaan na de afsluiting van de Zuiderzee. In de periode van mei 1932 tot de zomer 1937 daalde als gevolg van de afsluiting het zoutgehalte van ca. 6‰ Cl⁻ tot 0,15‰ Cl⁻. Voor de afsluiting kwamen de kenmerkende soorten *Ulothrix tenerrima* en *Lyngbya martensiana* er niet voor,

terwijl *Bangia atropurpurea* veel schaarser was dan tegenwoordig. Van de Sande Lacoste verzamelde de soort in september 1855 op de stenen dijkglooiing bij Kamper onder mesohaliene omstandigheden (Koster 1952), en Hocke Hoogenboom (1936) vermeldde een vondst uit 1931 van een toon in het Roggebot. Dit zijn de enige gegevens over het voorkomen van de soort voor de afsluiting van de Zuiderzee. Na de afsluiting is *Bangia* sterk toegenomen. In 1937 vermeldde Hocke Hoogenboom al verscheidene vindplaatsen. Uit de opgaven van Koster (1952) en eigen waarnemingen blijkt dat de soort in de jaren vijftig eigenlijk nergens ontbreekt op geschikte standplaatsen.

Een andere associatie is evenwel aan het *Bangio-Ulotrichetum* voorafgegaan, namelijk het *Bangio-Urosporetum* (Den Hartog 1959a). Van Goor (1922, 1923) vermeldde al voor de afsluiting het voorkomen van een zuivere begroeiing van *Urospora penicilliformis* ('*Urospora penicilliformis* associatie') boven de hoogwaterlijn van de havendam van Lemmer. Na de afsluiting breidde *Urospora* zich aanvankelijk sterk uit. Alhoewel Hocke Hoogenboom (1937) niet uitdrukkelijk het tezamen voorkomen van *Bangia* en *Urospora* vermeldt, is het waarschijnlijk dat ze meestal tezamen voorkwamen, omdat ze grotendeels van dezelfde vindplaatsen werden opgegeven. Door de toenemende verzoeting verdween het *Bangio-Urosporetum* echter al spoedig. Na de aanvankelijke opbloei verdween *Urospora* om plaats te maken voor de zoetwatergroenwieren *Ulothrix tenerrima* en *Microspora floccosa*. Het *Bangio-Ulotrichetum tenerrimae* is momenteel de enige algengemeenschap in het supralittoraal van het IJsselmeer.

In het midden van de jaren vijftig werd in het supralittoraal van het Amstelmeer nog een brakke variant van het *Bangio-Ulotrichetum* aangetroffen, waarin naast *Ban-*

de *atropurpurea* de zoetwatersoorten *Ulothrix tenuissima*, *U. tenerrima* en *U. zonata* en de euryhalien-mariene *Urospora mucicilliformis* en *Ulothrix subflaccida* tezamen voorkwamen, een tussenvorm dus van de zoetwatergemeenschap en het mariene *Bangio-Urosporetum*. Het zoutgehalte bedroeg in die tijd in de zomer 1,6-2‰ Cl⁻. Het is niet nagegaan of deze overgangsvorm tussen de twee associaties bedien nog voorkomt, maar het is aanneemelijk dat deze transitiegemeenschap tussen de mariene en de zoetwater-gemeenschap in de jaren dertig enige tijd het vegetatiebeeld heeft beheerst langs het IJsselmeer.

Verspreiding

Langs het IJsselmeer is het *Bangio-Ulothrixetum* nog steeds zeer algemeen in de supralittorale zone. Verder komt de gemeenschap voor langs vrijwel alle grotere plassen en kanalen in het westen en het noorden van het land. De gemeenschap komt ook voor langs de grote rivieren, maar is er tot dusverre nog niet bestudeerd. Een van de oudste opgaven van *Bangia atropurpurea* stamt uit het riviereengebied, nl. 'Merwe bij Dordt (aan *Cinclidotus*)' verzameld door Van der Sande Lacoste (Van den Bosch 1853). Door de grote waterstandsverschillen in de rivieren gedurende de loop van het jaar is het voorkomen van deze begroeiingen zeer onvoorspelbaar en vaak efemeer, doch waarschijnlijk niet zeldzaam. Ik heb in de afgelopen jaren diverse keren *Bangia*-begroeiingen gezien langs veerdammen en op veerstoepen langs de Waal.

In de oudere literatuur over Midden-Europa wordt *Bangia atropurpurea* opgegeven van beken en rivieren, op de raderen van watermolens, palen, stuwten, etc. Een overzicht van de verspreiding in Midden-Europa wordt gegeven door Kann

(1959). Volgens Hamel (1924) is *Bangia atropurpurea* in Frankrijk wijd verspreid in kalkhoudende wateren. Goed aansluitend bij de in Nederland gedane waarnemingen zijn de gegevens van Steusloff (1934), die *Bangia atropurpurea* vond in een ongeveer 10 cm brede spazone langs het Rijn-Hernekanaal en het Dortmund-Eemskanaal. In deze kanalen is het waterpeil zeer constant en het water bijna stilstaand; de waterbeweging wordt veroorzaakt door de boeggolven van schepen. Als begeleidende taxa werden *Ulothrix zonata*, *Mougeotia* sp., en *Spirogyra* sp. opgegeven. Volgens Steusloff verschijnt *Bangia* eind oktober op een diatomeeën-slijm laag, en wordt omstreeks het midden van maart door diatomeeën overgroeid om vervolgens eind mei totaal te verdwijnen, evenals de begeleidende *Ulothrix zonata*; op dat tijdstip neemt *Cladophora glomerata* de dominantie over. Een dergelijke ontwikkeling werd ook in Nederland geconstateerd langs de kleinere wateren, waar *Bangia* in de zomer ontbreekt. De opvolging van *Bangia* door *Cladophora* hangt ongetwijfeld samen met de smalheid van de zone en de kalmte van het water. Een dergelijke opvolging heb ik in Nederland niet waargenomen. Bij haar onderzoek van de algenzonering in de Oostenrijkse alpiene meren ontdekte Kann (1958) in de oligotrofe Traunsee een 20-25 cm brede zone van *Bangia atropurpurea*. Zij relateerde het voorkomen van *Bangia* aan de inlaat van zilt afvalwater van een sodafabriek aldaar, maar het opgegeven Cl-gehalte van 30-40 mg/l (Kann 1959) is in feite zeer laag. Opvallend is dat het voorkomen van een *Bangia*-zone slechts in één jaar werd waargenomen; *B. atropurpurea*, in zoet water toch wel een hardwater-soort, was daar waarschijnlijk aan de grens van zijn mogelijkheden. Zowel Steusloff (1934) als Kann (1959) geven aan dat *Bangia* door eutrofiëring gestimuleerd

Opnamennummer	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
Datum (dag, maand, jaar: 19..)	17-6 54	20-6 54	17-6 54	17-6 54	19-6 54	01-5 54	03-5 54	28-5 54	28-5 54	28-5 54	23-5 54	02-5 52	23-5 53	24-5 53	24-5 54	25-5 53	04-5 53	18-6 54	18-6 54
Oppervlakte in m ²	5	4	5	10	10	7,5	10	20	10	10	1	60	0,3	0,8	1,5	6	1	5	4
Bedekking in %	80	90	100	100	80	95	80	95	85	80	100	90	100	100	100	100	90	80	100
<i>Cladophora glomerata</i>	5	5	5	5	5	5	4	5	5	5	2	5	5	5	5	5	5	5	1
<i>Ulothrix zonata</i>	x	-	-	-	1	x	2	1	x	x	4	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Lyngbya martensiana</i>	1	x	-	-	x	-	-	x	-	-	-	-	-	-	-	x	-	x	-
<i>Microspora floccosa</i>	x	-	x	-	x	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	x	x
<i>Spirogyra</i> sp.	x	x	-	-	-	-	-	x	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
<i>Vaucheria</i> sp.	-	x	-	x	-	-	-	x	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
<i>Stigeoclonium tenue</i>	1	-	-	-	x	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Oedogonium</i> sp.	1	x	x	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	x	-
<i>Chaetophora elegans</i>	1	-	-	x	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Mougeotia</i> sp.	-	-	x	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	x	-
<i>Ulothrix tenerima</i>	x	-	-	-	-	x	-	x	x	-	x	-	-	-	-	-	-	-	x
<i>Bangia atropurpurea</i>	-	-	-	-	-	-	-	x	-	-	x	-	-	-	-	2	-	-	-
<i>Enteromorpha intestinalis</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2	x	x	1	x	x	-	-
<i>Enteromorpha prolifera</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Ectocarpus confervoides</i> f. <i>fluviatilis</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-
<i>Ulothrix implexa</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	x	-	-

Tabel 4. *Cladophoretum glomeratae*.

Wat in de tabel opgenomen: opname 1. *Zygnema* sp. x, *Draparnaldia mutabilis* x; opname 2. *Ulothrix mucosa* Thuret x, *Coleochaete scutata* x, epifytisch op *Cladophora glomerata*; opname 7. *Oscillatoria brevis* x; opname 11. *Enteromorpha compressa* x; opname 19. *Oscillatoria limosa* 2, *Spirulina subsalsa* x; de als *Vaucheria* sp. in de tabel vermelde soort betrof *V. compacta*.

Locaties: 1. Belterwijde, op bakstenen, 1 m brede zone, geëxponeerd op het zuiden, aan de bovenzijde begrensd door een weelderige oevervegetatie met *Phalaris arundinacea*, wilgen, elzen, bramen en *Solanum dulcamara*, en aan de onderzijde tegen de golfslag beschermd door een houten beschoeiing waarbinnen een zone met *Schoenoplectus lacustris*, *Typha* sp., *Persicaria amphibia*, *Nymphaea alba*, *Nuphar lutea* en *Nymphoides peltata*. 2. Vriezenveen, verticale beschoeiing bij de brug over het kanaal, expositie zuid; breedte van de *Cladophora*-zone 40 cm. 3. Beulakerwijde, oostkant, op bakstenen, 1 m brede zone, geëxponeerd op het noorden; enigszins beschaduwd door de uit wilgen en *Phalaris arundinacea* bestaande oevervegetatie; tussen deze oevervegetatie en de algenbegroeiing een goed ontwikkelde moszone; aan de onderzijde beschermd door een houten beschoeiing, waarbinnen zich een begroeiing met *Typha*, *Persicaria amphibia*, *Nymphaea alba*, *Nuphar lutea* en *Potamogeton natans* heeft ontwikkeld. 4. Beulakerwijde, op bakstenen, als vorige. 5. Ramspol, Noordoostpolder, bij Ramsdiep, op basaltkeien, zone 1 m breed, aan de onderzijde begrensd door een dichte begroeiing van *Potamogeton pectinatus* en *P. perfoliatus*, en aan de bovenzijde door een korstmosgordel. *Ulothrix zonata* gaat tot 7 cm boven de *Cladophora*-zone, en tussen deze *Ulothrix* en de korstmossen komen hier en daar plekken met *Ulothrix tenerrima* voor. 6. Leeuwarden, Grote Wielen, 15 cm brede zone, op houten en stenen beschoeiing bij de jachthaven; opvallend veel diatomeeën, waardoor de vegetatie een bruinkleuring vertoont. 7. Rotterdam, Schie, tegenover Van Nelle's fabriek, op basalt; zone 50 cm breed, van de waterlijn tot ca. 20 cm diep. 8. Schiphol, op oeverstenen in de ringvaart van de Haarlemmermeerpolder, tegenover het vliegveld; zone 1 m breed en tot 40 cm diep. 9. Westeinder Plas bij Kudelstaart, op steenblokken, tot 50 cm diep. 10. Aalsmeer, op oeverstenen langs de Westeinder Plas, tot 50 cm diep. 11. Brielle, op basaltblokken op pier bij de pont over de Brielse Maas; zone 25 cm breed, met meer dan 75 % dominantie van diatomeeën, direct aan de onderzijde aansluitend een diepere zone met *Cladophora glomerata* (bedekkingscijfer 2), volledig overwoekerd met diatomeeën (5). 12. Noordzeekanaal bij Hembrug; breedte van de *Cladophora*-zone ca. 3 m, tot ca. 30 cm diep, op basalt en andere steensoorten. Tussen de stenen *Potamogeton pectinatus*. 13. Den IJp, tegen de verticale beschoeiing van een brug. Zone 15 cm breed. 14. Zwanenburg, op oeverstenen, een 40 cm brede zone vormend. 15. Noordzeekanaal bij gemaal Houtrakpolder, *Cladophora*-zone 30 cm breed. 16. Amsterdam, haven bij het oostelijk viaduct van het Centraal Station; 40 cm brede zone in sterk vervuild water. 17. Hellevoetsluis, op houtvlot in het Voorns Kanaal, een 10 cm brede zone vormend beneden de waterlijn. 18. Noordoostpolder, halverwege langs de weg Marknesse-Blokzijl, zone 1 m breed, aan de onderzijde begrensd door de schaduwminnende zoöcoenose van het mosdiertje *Plumatella fungosa* (Pallas). 19. Vollenhove, haventje, in uitermate vies water. Zeer modderig door slibafzetting op hard substraat. Gedomineerd door een diatomeeënbegroeiing met andere samenstelling dan langs het IJsselmeer.

wordt.

In de Rijn in Duitsland wordt *Bangia* opgegeven van diverse vindplaatsen (Steusloff, 1934; Kann, 1959). In de Maas bij Brumagne in België heb ik in augustus 1954 een opname gemaakt van een begroeiing, die zonder meer in het *Bangio-Ulothricetum* past.

Recentelijk heeft *Bangia atropurpurea* zich ook gevestigd in de 'Great Lakes' van Noord-Amerika (Lin & Blum 1977; Graham & Graham 1987). Daar komt de soort voor in een gordel van 5-10 cm breedte net boven de waterlijn. Aan de onderzijde wordt deze gordel in het vroege voorjaar begrensd door een begroeiing van *Ulothrix zonata*, maar als de watertemperatuur boven 10-15°C stijgt, wordt deze vervangen door dominantie van *Cladophora glomerata*. Net als in Europa is *Bangia* in de zomer slechts met een gereduceerde biomassa aanwezig.

Typificatie

De internationale code voor fytosociologische nomenclatuur (Weber, Moravec & Theurillat 2000) schrijft voor dat nieuw beschreven associaties gevalideerd worden door het aanwijzen van een type-opname. In het verleden is dat niet gebeurd; daarom stel ik voor in dit geval tabel 2 als zodanig aan te wijzen, daar deze de totale variatie binnen de associatie op één locatie gedurende een heel jaar weergeeft.

Cladophoretum glomeratae Sauer 1937

Ofschoon het *Cladophoretum glomaratae* door de dominantie van *Cladophora glomerata* een zeer opvallend aspect heeft, kan er toch geen sprake van zijn dat deze soort meer is dan een 'preferente' kensoort; daarvoor is de oecologische spanwijdte te groot. De alg komt namelijk niet alleen langs de oevers van grote wateren voor, maar is ook

algemeen in stromend water. Verder kan deze alg in geëutrofiëerde wateren een belangrijke component zijn van het flab, en ook epifytisch voorkomen op waterplanten en de stengels van riet en andere oeverplanten. Wat de waterkwaliteit betreft, overbrugt de soort het gehele bereik van brak water tot matig zacht water. Het is dan ook niet verbazingwekkend dat *Cladophora glomerata* geassocieerd kan zijn met heel verschillende soorten.

Naast *Cladophora glomerata* is *Ulothrix zonata* de enige soort die dikwijls in grote getale in deze begroeiing wordt gevonden, zij het niet altijd goed gemengd, maar vaak als een smalle zone aan de bovengrens van de vegetatie. Ook deze soort is niet werkelijk kenmerkend en kan op allerlei substraten worden aangetroffen. Naast deze soort komen aan de bovenrand van de begroeiing soms *Bangia atropurpurea* en *Ulothrix tenerrima* voor, gewoonlijk indicierend dat in voorafgaande dagen de waterstand lager is geweest.

Tabel 4 toont dat de in Nederland gemaakte opnamen tenminste twee subassociaties representeren. De opnamen 1-10 vertegenwoordigen de zoetwater-subassociatie; deze wordt niet gekenmerkt door speciale differentiërende soorten, veeleer door de afwezigheid hiervan. Binnen de zoetwater-subassociatie vertegenwoordigen de opnamen 1-4 het relatief zachte zoete water, waarin het sporadisch voorkomen van conjugaten zoals *Spirogyra* sp. en *Mougeotia* sp., *Chaetophora elegans* (Roth) C.Ag. en *Oedogonium* sp. opvalt. De opnamen 5-10 werden in een hardwatermilieu gemaakt en hebben geen eigen soorten. De IJsselmeer-opnamen (Tabel 5) vallen ook in deze categorie. De soort *Ochlochaete ferox* Huber, hier voor de eerste maal voor Nederland vermeld, werd slechts één maal epifytisch aangetroffen op *Cladophora*, maar kan volgens Waern (1952) op diverse algen en hogere waterplanten

orkomen en heeft dus geen diagnostische waarde. Of de zoetwater-subassociatie nader onderverdeeld moet worden, zal uit verder onderzoek moeten blijken.

De opnamen 11-17 alsmede de opnamen van het Amstelmeer (Tabel 6) vertegenwoordigen de brakwater-subassociatie, die aangeduid kan worden als het *Cladophoretum glomeratae enteromorphetosum* subass. nov. Deze wordt gekarakteriseerd door een aantal differentiërende soorten: *Enteromorpha intestinalis*, *E. prolifera*, *E. compressa* (L.) Grev., *Ectocarpus confervoides* (Roth) Lejolis f. *fluviatilis* (Kütz) Waern, *Ulothrix implexa* en mogelijk nog andere brakwatersoorten. Het betreft een echte subassociatie, omdat de genoemde differentiërende soorten hun optimale ontwikkeling in andere algengemeenschappen hebben, met name in het *Enteromorphetum prolifero-intestinalis* Den Hartog 1959.

Opname 18 van Tabel 4 lijkt een tussenform tussen de zoetwater- en de brakwater-subassociatie.

Het *Cladophoretum* wordt aan de bovenrand gewoonlijk begrensd door het *Bangio-Ulotrichetum*, soms alleen door een *Ulothrix*-faciës, en in de zomer is er in de kleinere wateren aan de bovenrand vaak helemaal geen algengroei aanwezig. De ondergrens van de gemeenschap ligt op 0,5-1 m diepte, afhankelijk van de helderheid van het water; heel vaak evenwel wordt de ondergrens bepaald door afwezigheid van geschikt substraat.

In het haventje van Vollenhove werd in sterk verontreinigd water een vegetatietype gezien waarin *Cladophora glomerata* een ondergeschikte rol speelde en *Enteromorpha pilifera* Kütz., *Oscillatoria limosa* Gom. en *Vaucheria compacta* (Collins) Collins ex Taylor het meest opvallend waren (Tabel 4, opname 19). Omdat diatomeeën domineerden, kan de niet-dominante positie van *Cladophora* een tijdelijk

verschijnsel zijn geweest, zoals dat ook het geval was langs het IJsselmeer (zie Tabel 5). De diatomeeënvegetatie was sterk afwijkend van die langs het IJsselmeer door de totale afwezigheid van *Rhoicosphenia abbreviata* en *Cocconeis pediculus*. De plaats werd slechts eenmaal bezocht. Ook bij Amsterdam werd dit vegetatietype aangetroffen (Den Hartog 1958).

Bij slechts enkele opnamen werd ook een diatomeeënmonster genomen, en net als in het *Bangio-Ulotrichetum* waren *Cocconeis pediculus*, *Rhoicosphenia abbreviata* en *Diatoma tenuis* de voornaamste soorten. Daarnaast waren *Gomphonema parvulum* Kütz., *Fragilaria pulchella* (Ralfs) Lange-Bertalot [= *Synedra pulchella* (Ralfs) Kütz.] en *Synedra vaucheriae* (Kütz.) Kütz. (volgens Krammer & Lange-Bertalot 1991 vormen de "vaucheriae-Sippen" een complex binnen *Fragilaria capucina* Desm.) in een enkele opname talrijk. Het materiaal blijkt verder zeer heterogeen qua soortensamenstelling. De samenstelling van de diatomeeënbegroeiing in een sterk verontreinigd milieu te Vollenhove week af door de totale absentie van *Rhoicosphenia abbreviata* en *Cocconeis pediculus*.

Vegetatiecyclus van het *Cladophoretum glomeratae* langs het IJsselmeer in 1952

Het *Cladophoretum glomeratae* werd langs de Wieringermeerdijk tussen Oude Zeug en Medemblik bestudeerd op dezelfde plaats waar het *Bangio-Ulotrichetum* werd onderzocht. Ook in deze associatie treden in de loop van het jaar allerlei veranderingen in het aspect op. De breedte der gordel blijft gedurende het voorjaar min of meer gelijk, maar breidt zich in de zomer in de diepte uit. De associatie werd maandelijks bemonsterd. De resultaten zijn neergelegd in Tabel 5.

De proefvlakte is 10 m lang en 1 m

breed. De bovengrens valt samen met de gemiddelde waterlijn en sluit direct aan bij de ondergrens van het zojuist beschreven proefvlak van het *Bangio-Ulotrichetum*. De benedengrens valt samen met de ondergrens van de *Cladophora*-begroeiing en ligt in februari op een diepte van 50 cm. Het substraat bestaat uit grote stenen, hoofdzakelijk granietblokken. De gegevens bij de maandelijkse opnamen volgen hieronder.

Bij elke opname werd ook een monster verzameld om de samenstelling van de diatomeeënflora te bepalen. Er werden in totaal 14 soorten gevonden. Zoals te verwachten was, waren de soorten vrijwel dezelfde als in het *Bangio-Ulotrichetum*, maar veel talrijker. In de gevallen waar de soorten in de twee associaties verschillend waren, betrof het soorten die slechts met enkele exemplaren vertegenwoordigd waren en die dus gemakkelijk over het hoofd konden worden gezien. De twee algemene soorten waren *Rhoicosphenia abbreviata* en *Cocconeis pediculus*. De eerste kan tot volledige dominantie komen en de vegetatie het aspect geven van een rafelig bruin tapijt dat bij sterke beroering tot vlokke flarden uit elkaar getrokken kan worden. Ofschoon steeds aanwezig, was *Rhoicosphenia* in de periode juni-oktober schaars. *Cocconeis pediculus* daarentegen heeft geen invloed op de fysiognomie van de vegetatie; deze soort was schaars in het voorjaar, maar dominant in de zomer en herfst. Verder werd *Navicula tripunctata* in de meeste monsters aangetroffen, maar meestal in kleine aantallen. Twee andere soorten werden in aanzienlijke aantallen waargenomen, te weten *Diatoma vulgare* in april en juni en *Synedra vaucheriae* in mei. De overige soorten waren schaars: 5 soorten werden slechts één maal gevonden; 3 twee maal en 1 drie maal.

Tussen de stenen werden de driehoeksmossel, *Dreissena polymorpha* (Pal-

las), alsmede de slakjes *Theodoxus fluviatilis* (L.) en *Radix ovata* (Draparnaud) veelvuldig in flinke aantallen aangetroffen.

Als gevolg van waterstandsschommelingen worden er aan de bovenrand van de *Cladophora*-gordel steeds weer omstandigheden geschapen voor de ontkieming van *Bangia atropurpurea*; in de eigenlijke *Cladophora*-zone ontbreekt deze soort echter geheel. De constantie van *Bangia* in de tabel is dus een artefact, samenhangend met de keuze van de proefvlakte aan het begin van het onderzoek; hetzelfde geldt voor het voorkomen van *Ulothrix tenerrima*. Beide soorten hebben, zoals al is aangegeven, hun optimale ontwikkeling in de hoger gelegen zone. Het optreden van dominantie van diatomeeën in de *Cladophora*-zone in de periode van maart tot in juni werd ook op andere plaatsen en in andere jaren waargenomen. In het voorjaar van 1951 was dat het geval langs de IJsselmeerkust tussen Edam en Amsterdam; in het Kinselmeer en enige Noord-Hollandse vaarten was tezelfdertijd de *Cladophora* fraai groen.

Vegetatiecyclus van het *Cladophoretum glomeratae* in het Amstelmeer in 1952

De proefvlakte is 10 m lang en 1,5 m breed. De bovengrens valt samen met de gemiddelde waterlijn, en sluit direct aan bij de ondergrens van het proefvlak van het *Bangio-Ulotrichetum*. De benedengrens valt samen met de ondergrens van de *Cladophora*-begroeiing in maart, op een diepte van 50 cm. Het substraat bestaat uit basaltblokken.

De diatomeeënflora van het *Cladophoretum glomeratae* langs het Amstelmeer bleek relatief soortenrijk te zijn. Er werden 22 taxa aangetroffen. Van deze kwam alleen *Rhoicosphenia abbreviata* zo massaal voor, dat zij gedurende een belangrijk

Nummer	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Datum (dag, maand)	3-02	19-03	15-04	10-05	7-06	14-07	7-08	9-09	11-10	13-11	15-12
Bedekking in %	80	95	80	80	90	100	100	100	100	90	85
Breedte gordel in m	0,6	1,0	1,0	1,0	2,0	3	3	4	4	4	3,5
Diepte in cm	50	50	50	50	50	80	80	90	90	90	80
Cl ⁻ gehalte in ‰	0,2	0,3	0,2	0,3	0,2	0,2	0,2	0,2	0,3	-	-
<i>Cladophora glomerata</i>	4	2 ⁰	1 ⁰	x ⁰	4	5	5	5	5	5	5
<i>Ulothrix zonata</i>	-	-	-	-	-	-	x	x	-	-	-
<i>Stigeoclonium tenue</i>	-	-	-	-	-	x	-	x	-	-	-
<i>Ochlochaete ferox</i>	-	-	-	-	-	-	x	-	-	-	-
<i>Ulothrix tenerrima</i>	1	x	x	-	-	x	x	-	-	-	x
<i>Bangia atropurpurea</i>	x	x	x	-	x	x	x	x	x	x	x
<i>Agmenellum quadruplicatum</i>	x	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Lyngbya versicolor</i>	-	-	-	-	-	-	-	x	-	-	-
<i>Lyngbya martensiana</i>	-	x	-	-	-	x	x	x	-	x	-
Diatomeeën	x	5	5	5	5	x	x	x	x	x	x

Tabel 5. Vegetatiecyclus van het *Cladophoretum glomeratae* langs het IJsselmeer in 1952.

1. 3 februari 1952: *Cladophora glomerata* geeft de proefvlakte een fris groen aspect. Er zijn talrijke jonge, 2-4 cm hoge plantjes tussen de volgroeide exemplaren van ca 20 cm lengte. In de erboven gelegen *Bangia*-zone komt praktisch geen *Cladophora* voor, maar de hoeveelheid *Ulothrix tenerrima* aan de bovenrand van de *Cladophora*-gordel is opvallend en wijst op een voorgaande periode met lagere waterstand. 2. 19 maart 1952: Het aspect is volkomen veranderd. *Rhoicosphenia abbreviata* en enige andere diatomeeënsoorten hebben *Cladophora* geheel overgroeid. Waarschijnlijk is *Cladophora* verzwakt gedurende de voorafgegane vorstperiode, met bevroering en later ijsgang. 3. 15 april 1952: Het aspect is onveranderd; de diatomeeën overheersen nog steeds. Gedurende de afgelopen weken kwamen hoge waterstanden voor, waardoor *Cladophora* zich ook boven de waterlijn kon manifesteren; deze jonge planten waren vrij van diatomeeën. 4. 10 mei 1952: In het algemene beeld van de begroeiing werd geen enkele verandering geconstateerd. 5. 7 juni 1952: *Cladophora* heeft zich weer hersteld, hoewel de diatomeeën nog talrijk zijn, in het bijzonder *Rhoicosphenia abbreviata* en *Diatoma vulgare*. *Cocconeis pediculus* begint sterk toe te nemen. Het aspect is nu donkergroen met daartussen bruine vlokken. 6. 14 juli 1952: *Cladophora* domineert nu volkomen. Onder invloed van de door de oostenwind veroorzaakte hoge waterstanden heeft de associatie zich uitgebreid tot boven de gemiddelde waterlijn, ten koste van de *Bangia*-*Ulothrix*-gemeenschap. Diatomeeën spelen geen opvallende rol meer. 7. 7 augustus 1952: De schommelingen in de waterstand zijn de laatste maand vrij aanzienlijk geweest, vandaar dat *Cladophora* zich boven de gemiddelde waterlijn heeft uitgebreid en er nu vrij talrijk is geworden. Onder de diatomeeën heeft *Cocconeis pediculus* de leiding verworven, maar aan het aspect van de begroeiing is daardoor niets veranderd. 8. 9 september 1952: *Cladophora glomerata* domineert nog steeds, en het aspect is onveranderd. 9. 11 oktober 1952: Het aspect is onveranderd. 10. 13 november 1952: Hoewel *Cladophora glomerata* nog steeds domineert, beginnen de diatomeeën toe te nemen, vooral *Navicula tripunctata* en in mindere mate *Rhoicosphenia abbreviata*. 11. 15 december 1952: *Cladophora* begint af te nemen. De diatomee *Rhoicosphenia abbreviata* is daarentegen toegenomen, zonder evenwel aspectbepalend te zijn..

deel van het jaar het vegetatiebeeld beheerste. *Cocconeis pediculus* was ook het gehele jaar aanwezig, maar lang niet zo talrijk als langs het IJsselmeer. Van de overige soorten was *Diatoma tenuis* algemeen in juni en juli, en daarna schaars. Naast de bovengenoemde soorten werden de volgende soorten in 4 of 5 van de in totaal 7 monsters aangetroffen: *Epithemia turgida* (Ehrenb.) Kütz., *E. sorex* Kütz., *Navicula tripunctata*, *Fragilaria pulchella*, *Synedra tabulata* C.Ag. (volgens Krammer & Lange-Bertalot 1991 een soortencomplex binnen *Fragilaria* subgenus *Tabularia*) en *Melosira moniliformis* (O.F.Müll.) C.Ag.. De laatste drie soorten zijn karakteristiek voor brak water. Van de overige soorten werden er 2 driemaal gevonden, 3 tweemaal en 8 maar één keer.

Op en tussen de stenen kwamen de slakjes *Theodoxus fluviatilis* en *Radix ovata* in kleine aantallen voor. De drie-hoeksmossel, *Dreissena polymorpha*, zo algemeen in het IJsselmeer, werd geen enkele maal gezien.

Ontwikkeling van het *Cladophoretum glomeratae* in het IJsselmeer na de afsluiting van de Zuiderzee, een reconstructie

Cladophora glomerata kwam al vóór de afsluiting van de Zuiderzee in het zuidelijke en oostelijke deel hiervan voor. Van Goor (1923) gaf haar op onder de naam *C. crystallina* (Roth) Kütz.; van de kust bij Zeeburg (Amsterdam Oost) werd de soort vermeld als *C. albida* (Huds.) Kütz., voorkomend in de *Enteromorpha*-associatie bij de laagwaterlijn. Deze *Enteromorpha*-associatie beheerste indertijd de gehele getijdenzone van de oostelijke en de zuidelijke delen van de Zuiderzee; in het westelijke en noordelijke gedeelte domineerden *Fucaceae*.

Met de afsluiting van de Zuiderzee hield

ook de getijdenbeweging op, terwijl daarnaast door de toevoer van zoet water via de IJssel de saliniteit snel minder werd. Dit had een spoedig afsterven van de *Fucaceae* tot gevolg en resulteerde in een enorme toename van *Enteromorpha intestinalis*. Ook *Cladophora glomerata* breidde zich enorm uit. Volgens Hocke Hoogenboom bleek in 1937 *C. glomerata* (vermeld als *C. crystallina*) "vrijwel overal op de stenen en paalwerken met *Enteromorpha intestinalis* het hoofdbestanddeel te vormen van den gordel van groenwieren, die het geheele IJsselmeer ongeveer ter hoogte van de waterlijn omgeeft". Over de verdeling van de beide soorten langs de oevers vermeldt Hocke Hoogenboom (1937) niets. Zij spreekt van een '*Enteromorpha-Cladophora*-associatie'. De mogelijkheid bestaat, dat er evenals langs de oever van het Amstelmeer een homogene gemengde begroeiing van beide soorten voorkwam, die als *Cladophoretum glomeratae enteromorphetosum* aangeduid kan worden. Daartegenover staat de mogelijkheid dat de soorten gezoneerd voorkwamen. In diverse brakke wateren, zoals het Noordzeekanaal, komt namelijk nabij de waterlijn een smalle *Enteromorpha*-gordel voor, overeenkomend met het *Enteromorphetum proliferointestinalis*, die aan de onderzijde begrensd wordt door het *Cladophoretum glomeratae enteromorphetosum*.

In de jaren vijftig bleek de situatie geheel veranderd. De daling van het zoutgehalte, die vrijwel direct na de afsluiting in 1932 was begonnen, had geleid tot een totale verzoeting. De opbloei van de brakwater-organismen was slechts een tijdelijk verschijnsel. Behoorde de Zuiderzee voor de afsluiting grotendeels tot het mesohalinicum, plaatselijk zelfs tot het polyhalinicum, in 1952 bedroeg de saliniteit niet meer dan 0,1-0,3 ‰ Cl⁻, waardoor men het als zoet kon kwalificeren. Hocke Hoogenboom (1937) en Havinga (1954) geven cijfers die

Nummer	1	2	3	4	5	6	7	8
Datum	19-03	15-04	07-06	14-07	09-09	11-10	13-11	15-12
Bedekking in %	90	100	70	80	70	60	60	
Breedte gordel in m ²	1,5	1,5	1,5	1,5	1,5	1,5	1,5	
Diepte in cm	50	50	50	50	50	50	50	
<i>Cladophora glomerata</i>	2 ⁰	x ⁰	2	5	4	4 ⁰	3 ⁰	-
<i>Ulothrix zonata</i>	x	x	x	-	-	x	2	-
<i>Enteromorpha intestinalis</i>	x	x	x	1	1	1	2	-
<i>Lyngbya aestuarii</i>	-	-	-	-	-	x	1	-
<i>Ulothrix tenuissima</i>	x	-	-	-	-	-	-	-
<i>Enteromorpha compressa</i>	-	-	x	-	-	-	-	-
<i>Bangia atropurpurea</i>	-	-	-	-	-	x	-	-
<i>Lyngbya aerugineo-coerulea</i>	-	-	x	-	-	-	-	-
Diatomeeën	5	5	4	3	3	5	5	-

Tabel 6. Vegetatiecyclus van het *Cladophoretum glomeratae* in het Amstelmeer in 1952.

1. 19 maart 1952: *Cladophora glomerata* is in slechte conditie en geheel door *Rhoicosphenia abbreviata* overwoekerd. 2. 15 april 1952: Het aspect van de vegetatie is gelijk aan dat op 19 maart, alleen is *Cladophora* er nog slechter aan toe. Op 27 april en 10 mei werd de proefvlakte bezocht maar geen opname gemaakt, omdat de situatie nog ongeveer hetzelfde was. 3. 7 juni 1952: *Cladophora* begint zich te herstellen, ofschoon de diatomeeën nog zeer talrijk zijn. 4. 14 juli 1952: *Cladophora* heeft zich hersteld, maar er zijn nog veel diatomeeën. Het Cl⁻-gehalte werd bepaald op 1,61‰. 5. 9 september 1952: *Cladophora glomerata* domineert. 6. 11 oktober 1952: *Cladophora* is weer geheel door de diatomeeën overgroeid. *Ulothrix zonata* verschijnt in dichte bossen. Na zware stormen is het water duidelijk opgestuwd, en werd hier en daar ondergedoken *Bangia* aangetroffen. 7. 13 november 1952: Door de dichte diatomeeën-massa's is *Cladophora* weer afgenomen. Daarentegen is *Ulothrix zonata* flink toegenomen. 8. 15 december 1952: *Cladophora* bleek sterk in aantal te zijn verminderd. Hetzelfde gold voor *Enteromorpha intestinalis*, maar van deze waren veel jonge exemplaren aanwezig. Daar de waterstand nogal hoog was en het water zeer koud en ruw, was het niet mogelijk een opname te maken.

de snelheid van de saliniteitsdaling helder illustreren. Tal van zoetwatersoorten, zoals *Ulothrix zonata*, *Draparnaldia mutabilis* (Roth) Bory en *Stigeoclonium tenue* (C.Ag.) Kütz., hadden zich reeds gevestigd, en de brakwateralgen zoals *Enteromorpha intestinalis* waren vrijwel verdwenen. De laatste restanten van de *Enteromorpha*-gemeenschap waren geconcentreerd langs de sluizen van de Afsluitdijk en de onmiddellijke omgeving van Amsterdam, waar het brakke water uit het Noordzeekanaal zich

met het zoete IJsselmeerwater mengt.

Verspreiding

In Nederland is het *Cladophoretum glomeratae* zonder twijfel de meest voorkomende zoetwater-algengemeenschap langs de oevers van meren en kanalen, in eutroof en mesotroof hard water. De associatie werd voor het eerst beschreven door Sauer (1937) van stenen in de 'Brandungs-ufer' van meren in het oostelijke deel van

Holstein, ten zuidoosten van Kiel. Roll (1938) vond de gemeenschap met een overeenkomstige soortensamenstelling in laaglandbeken in hetzelfde gebied. De opnamen kenmerken zich door de dominantie van *Cladophora glomerata*, door Roll als 'Charakterart' beschouwd en de zeer trouwe begeleidende diatomeeën *Cocconeis pediculus* en *Rhoicosphenia curvata* (= *R. abbreviata*). Later heeft Den Hartog (1958) de gemeenschap summier beschreven en een viertal typen onderscheiden, namelijk 1. een type zonder speciale begeleiders, later aangeduid als *Cladophoretum glomeratae lacustre* (Den Hartog 1959b) en in dit artikel uitgebreid gedocumenteerd (zeer waarschijnlijk identiek aan het type beschreven door Sauer en Roll); 2. een brakwater-type, hier beschreven als het *Cladophoretum glomeratae enteromorphetosum*; 3. een type van sterk verontreinigd water, met als begeleiders *Vaucheria compacta* en *Enteromorpha pilifera* (Tabel 4, opname 19); en 4. een type van snel stromend water, dat als een afzonderlijke associatie wordt beschouwd (*Cladophoretum glomeratae rheobenthicum* Symoens 1951 = *Cladophoro-Lemaneetum* Den Hartog 1959) met kensoorten uit het geslacht *Lemanea*. Het vierde type is recentelijk niet in ons land gevonden, maar kwam vroeger waarschijnlijk in Limburg voor. In een later onderscheiden vijfde type, het *Cladophoro-Polysiphonietum* Den Hartog 1959, een associatie die beperkt is tot milieus met zeer beschut, echt stilstaand, mesohalien tot polyhalien water, speelde *Cladophora glomerata* eveneens een belangrijke rol naast de euryhalie mariene roodwieren *Polysiphonia urceolata* (Lightf.) Grev. en *Ceramium diaphanum* (Lightf.) Roth; deze associatie kwam in de jaren vijftig voor in het Kanaal door Walcheren en in binnenwateren bij Den Helder, maar is daar later niet meer gezien. Deze combinatie wordt door Van den Hoek (1963) vermeld van het

Nord-Ostseekanal, en door Den Hartog (1959a) uit de Ringkøbingfjord in Denemarken.

In Europa is het *Cladophoretum* wijd verspreid en door diverse auteurs beschreven. Vaak blijken de over *Cladophora glomerata* verstrekte oecologische gegevens voldoende om de aard van de gemeenschap te herkennen. Waern (1939) beschrijft de associatie van het Tåkernmeer, een zachtwatermeer in het zuiden van Zweden waar hij de 'Stufe der hellen *Cladophora*' vormt. *Cladophora* komt hier tezamen voor met een blauwwierenkorst, met als begeleidende groenalgen *Chaetophora incrassata* (Huds.) Hazen, *Oedogonium* sp. en *Bulbochaete* sp., alsmede het roodwiertje *Asterocytis ornata* (C.Ag.) Hamel. De laatste soort heb ik in Nederland niet in deze vegetatie gevonden, maar wel op 2 plaatsen in Frankrijk (Fontainebleau, Villefranche bij Nice) onder overeenkomstige omstandigheden. Aan de onderzijde wordt deze gordel begrensd door de 'Stufe der dunklen *Cladophora*', waarin de schaduwminnende soorten *C. basiramosa* Schmidle en *C. aegagropilae* (L.) Rabenhorst domineren. In het verleden kwam de laatste soort in Nederland voor in de Beulakerwijde, in de Wijde Blik bij Vreeland en de Loenerveense plas bij Loosdrecht, maar er zijn geen recente waarnemingen.

De gemeenschap verdraagt sterke eutrofiëring; vaak is *Cladophora glomerata* de enige macroscopische alg langs de kanten van grachten en andere stadswateren. Kann (1959) beschouwde het optreden van *C. glomerata* in alpiene meren zonder meer als een indicatie voor eutrofiëring.

Algemene opmerkingen over de classificatie van wierengemeenschappen

Ofschoon in het verleden diverse algengemeenschappen beschreven zijn, is er tot dusver nog niet veel werk van gemaakt om

Deze in een overzichtelijk hiërarchisch systeem onder te brengen. Hiervoor zijn diverse oorzaken aan te wijzen. Het feit dat vele macroalgen niet in het veld gedetermineerd kunnen worden, maar microscopische controle behoeven of in het laboratorium moeten worden gekweekt alvorens ze op naam kunnen worden gebracht, heeft er toe geleid dat men zich er toe beperkt heeft deze begroeiingen hoogstens te noemen, maar niet te beschrijven. In limnologische studies worden gewoonlijk de dominerende soorten van de diverse vegetatie-eenheden genoemd, maar veelal zonder vermelding van de complete soortensamenstelling. Verder bestaan vele algengroepen uit microscopisch kleine soorten, waarbij de gebruikelijke opnametechnieken niet kunnen worden toegepast. Zo bestaan bijvoorbeeld blauwwierkorsten vaak uit een mengsel van verscheidene soorten doch lijken voor het oog één geheel; bentische diatomeeën kunnen met vele soorten tegelijk voorkomen als bruine tapijten en vlokken op algen en andere substraten of als dunne films op zachte substraten, en ook *Euglenaceae* kunnen veelsoortige films vormen op zachte modderbodems. Ook de temporele variatie, de snelheid der veranderingen binnen deze gemeenschappen ten gevolge van de korte generatieduur van vele algensoorten is voor plantensociologen die in jaarcyclus denken, niet in hun systeem te vangen zonder ingrijpende revisie van het gebruikte begripapparaat. Om een goed beeld van een gemeenschap te krijgen dient men in veel gevallen meerdere analyses op dezelfde plaats uit te voeren, zoals in deze studie is gebeurd.

Allorge (1922) was waarschijnlijk de eerste onderzoeker die gemeenschappen van macroscopische zoetwateralgen heeft beschreven, maar helaas heeft hij deze niet gedocumenteerd. Hij onderscheidde een 'Association à Rhodophycées et *Clado-*

phora glomerata' en een 'Association à Myxophycées et Muscinées incrustantes', maar beschouwde deze als provisorisch. De beschrijving van eerstgenoemde associatie toont duidelijk, dat het geen homogene eenheid is, maar een verzameling van eenheden zoals die nu worden opgevat; zo noemt hij als participerende roodwieren *Thorea ramosissima* Bory, *Bangia atropurpurea*, *Lemanea fluviatilis* (Dillw.) C.Ag., *L. torulosa* Sirod. en *Batrachospermum gelatinosum* (L.) DC. (onder de naam *B. moniliforme*), dat wil zeggen soorten die geheel verschillende biotopen bewonen en zelden of nooit tezamen worden aangetroffen.

Ook wil ik wijzen op de studie van Budde (1928) over een bergbeek in Sauerland, waarin een aantal diatomeeënassociaties wordt vermeld, alsmede een *Cladophoretum* met *Cladophora glomerata*. Hoewel ook andere macroscopische algen in deze beek veelvuldig werden aangetroffen, besteedde deze auteur aan hun samenleving geen aandacht. Hij was geheel gericht op de diatomeeën, en werkte dus op een ander schaalniveau.

In West-Europa zijn twee benaderingen voorgesteld voor de synsystematiek van de zoetwateralgengemeenschappen. Symoens (1951, 1957) stelde voor deze gemeenschappen een classificatie binnen het Braun-Blanquet-systeem op, waarin plankton-, benthos- en epifyton-gemeenschappen in verbonden werden samen genomen. Hij gebruikte het zogenaamde floristisch principe op het niveau van algenklassen, en bracht terecht ook andere criteria in. Daar in de huidige studie slechts gemeenschappen van epilithische macroscopische algen worden besproken, wordt hier zijn indeling weergegeven voor zover het de epilithische macroalgen betreft. Het betreft de volgende verbonden: 1. *Cyanophycion epilithicum limnobenthicum* voor de epilithische blauwwierengemeenschappen van stilstaande wateren; 2. *Chlorophycion epilithicum*

thicum limnobenthicum voor de epilithische groenwiergemeenschappen van stilstaande wateren; 3. *Cyanophycion incrustans* voor de gemeenschappen van incrusterende algen met dominantie van blauwieren; 4. *Hildenbrandio-Verrucarion rheobenthicum* voor de epilithische gemeenschappen van korstwieren en lichenen in stromende wateren; en 5. *Chloro-Rhodophycion rheobenthicum* voor de associaties van benthische filamenteuze groen- en roodwieren in stromende wateren. Afgezien van het feit dat deze op zich zelf overzichtelijke nomenclatuur in strijd is met de internationale code voor de fyto-sociologische nomenclatuur (Weber, Moravec & Theurillat 2000) is er een ander bezwaar tegen zijn classificatie. Het blijkt namelijk in de praktijk dat er geen scherpe grens is tussen stilstaand en stromend water. Het water van grote meren en plassen kan nauwelijks 'stilstaand' genoemd worden: het is aan de oevers voortdurend in beweging als gevolg van golfslag en daardoor rijk voorzien van zuurstof en kooldioxide; het enige verschil met stromend water is, dat het water in het laatste geval altijd in dezelfde richting beweegt. Langs de oevers van de grotere, niet stromende wateren komen dan ook diverse 'rheofiele' soorten voor. Het betekent dat de verbonden 2 en 5 de uitersten vormen van een gradiënt, en mogelijk gecombineerd moeten worden. Het *Bangio-Ulotrichetum* past in beide verbonden en het hier beschreven *Cladophoretum glomeratae* hoort thuis in verbond 2. Het door Symoens (1951) in verbond 5 geplaatste *Cladophoretum glomeratae rheobenthicum* kan beter aangeduid worden als *Cladophoro-Lemaneetum* (Den Hartog 1959b) omdat het met vertegenwoordigers van het geslacht *Lemanea* over eigen kensoorten beschikt.

Een andere benadering werd gekozen door Den Hartog (1959a), die de epilithische algengemeenschappen langs de Ne-

derlandse kust heeft beschreven en deze op grond van de dominerende groeivormen heeft ingedeeld in een aantal formaties, enerzijds omdat dit in de mariene algensociologie gebruikelijk was, maar anderzijds omdat het als prematuur werd beschouwd om hogere eenheden in het Braun-Blanquet-systeem te beschrijven op grond van de gegevens verkregen van een kunstmatige rotskust met nog slechts een zeer korte biohistorie, terwijl de natuurlijke rotskusten nog niet met kwantitatieve technieken waren bestudeerd. Tot de negen door hem onderscheiden formaties behoren de *Bangia*-formatie en de *Cladophora*-formatie, en van beide formaties wordt aangegeven dat ze gemeenschappen van marien, brak en zoet water omvatten. De plaatsing van de twee hier beschreven gemeenschappen in dit systeem is zonder meer duidelijk. In de discussie van de *Bangia*-gemeenschappen van het supralitoraal van de Noord-Atlantische zee kust werd toen al gesteld dat deze tezamen in een verbond *Ulotricho-Bangion* geplaatst zouden kunnen worden, en terloops werd opgemerkt dat dit verbond ook het *Bangio-Ulotrichetum tenerrimae* van het zoete water kon omvatten (Den Hartog 1959a). Dit standpunt wordt nog steeds door mij gehuldigd. De *Cladophora*-formatie is fyto-sociologisch veel heterogener; hierin kunnen meerdere verbonden worden herkend. De zoetwatergemeenschappen gedomineerd door *Cladophora glomerata* vormen zonder twijfel een eigen categorie, maar de afgrenzing hiervan ten opzichte van andere zoetwatergemeenschappen is nog niet duidelijk, omdat deze gemeenschappen slechts hier en daar zijn bestudeerd en er nog geen regionale patronen in de samenstelling zijn onderkend.

Het verdient ook aanbeveling om een eventuele syntaxonomie van de gemeenschappen van diatomeeën en andere micro-

scopische algen te ontkoppelen van die van de macroalgen. Apart van de verschillen in dimensie volgt hun ontwikkeling geheel andere tijdschalen. Bovendien moet de bemonstering op een geheel andere manier plaats vinden.

Lacustrine epilithic algal communities in The Netherlands

Along the stone-covered slopes of the banks of lakes and canals two conspicuous algal associations can be recognized. Above the mean waterline a dark purple to brownish belt occurs representing the *Bangio-Ulotrichetum tenerrimae* Den Hartog 1958, and below the waterline a bright green belt (sometimes brown owing to dominance of epiphytic diatoms), formed by the *Cladophoretum glomeratae* Sauer 1937.

The *Bangio-Ulotrichetum* is characterized by at least three faithful species. The filamentous red alga *Bangia atropurpurea* is generally the dominant, while the also filamentous green alga *Ulothrix tenerrima* occurs in relatively small quantities (up to 20 %), and the bluegreen alga *Lyngbya martensiana* shows high presence in spite of its inconspicuousness. Possibly some other *Ulothrix* species are also characteristic. The association is common along the banks of lakes during the whole year, although its vertical extension is greatest in winter as a consequence of exposure to splash. Along smaller waters it only exists during the colder season, and often under these circumstances *Ulothrix tenerrima* is more abundant. The annual cycle has been studied in permanent plots along the IJsselmeer and Amstelmeer. At the time of research the last mentioned locality was still in the process of desalinisation, and there the *Bangio-Ulotrichetum* had a number of species in common with the supralittoral marine community *Bangio-Urosporetum*,

such as *Urospora penicilliformis*, *Ulothrix implexa* and *U. subflaccida*. A reconstruction is presented of the establishment of the *Bangio-Ulotrichetum* in the IJsselmeer during the desalinisation after the closure of the Zuyderzee. The association is widely distributed in hard water lakes and canals in the Netherlands; it tolerates considerable pollution. Along the rivers it has been observed as an ephemeral community. The association is probably widely distributed in lakes and rivers in Europe.

The *Cladophoretum glomeratae* is characterized by the dominance of *Cladophora glomerata*; the ecological amplitude of this species spans the whole range from moderately soft water to polyhaline brackish water, and therefore it is considered only as a preferent characteristic species. The association is very common in the lacustrine environment and in slowly running waters; the communities with *Cladophora glomerata* from fast running waters (not yet studied in the Netherlands) can be considered as being a separate association, the *Cladophoro-Lemaneetum*, with its own characteristic species. Within the *Cladophoretum glomeratae* at least two subassociations can be recognized, the fresh-water subassociation without differential species, and the brackish-water subassociation *Cladophoretum glomeratae enteromorphetosum* subass. nov. with a number of differential species, such as *Enteromorpha intestinalis*, *E. prolifera*, *E. compressa*, *Ectocarpus confervoides* f. *fluviatilis*, *Ulothrix implexa*, and possibly some other brackish-water algae. All these species have their main distribution in the *Enteromorphetum prolifero-intestinalis*. In heavily polluted fresh water a variant with *Enteromorpha pilifera* and *Vaucheria compacta* has been found. The annual cycle of the association has been studied in permanent plots along the IJsselmeer and the Amstelmeer. The last mentioned locality was at the time of re-

search still in the process of desalinisation, and there the *Cladophoretum glomeratae* was represented by the subassociation *enteromorphetosum*. A reconstruction is presented of the establishment of the *Cladophoretum glomeratae* in the IJsselmeer during the desalinisation after the closure of the Zuyderzee. The association is widely distributed throughout Europe, and tolerates a high degree of pollution.

The classification of the macroscopic freshwater algal communities into units of a higher syntaxonomic rank has so far hardly been attempted. Two approaches, by Symoens and by Den Hartog, have been discussed. In the case of the *Bangio-Ulotrichetum* incorporation within the alliance *Ulotricho-Bangion*, together with some supralittoral marine associations, seems justified. For the *Cladophoretum glomeratae* placement in a higher unit seems premature.

Although diatoms have been sampled in many places during the survey they have been left out of the descriptions as they have quite different dimensions and follow different time scales in their development; their communities should be regarded separate from those of the macroalgae.

Literatuur

- Allorge, P. (1922). Les associations végétales du Vexin français. Nemours.
- Belcher, J.H. (1960). Culture studies of *Bangia atropurpurea* (Roth) Ag. *New Phytologist* 59: 367-373.
- Bosch, R.B. van den (1853). *Prodromus Florae Batavae* 2, pars 2, pp. I-VIII+ pp. 117-301.
- Budde, H. (1928). Die Algenflora des Sauerländischen Gebirgsbaches. *Archiv für Hydrobiologie* 19: 433-520.
- Drouet, F. (1956). Revision of the classification of the Oscillatoriaceae. *Academy of Natural Sciences of Philadelphia Monograph* 15. 370 pp.
- Geesink, R. (1973). Experimental observations on marine and freshwater *Bangia* (Rhodophyta) from the Netherlands. *Journal of experimental marine Biology and Ecology* 11: 239-247.
- Goor, A.C.J. van (1922). De Algenflora. In: H.C. Redeke (red.), *Flora en Fauna der Zuiderzee*. Monografie van een brakwatergebied. Den Helder. pp. 54-91.
- Goor, A.C.J. van (1923). Die holländischen Meeresalgen. *Verhandelingen der Koninklijke Akademie van Wetenschappen te Amsterdam*. sect. 2, 23 (2): 1-232.
- Graham, J.M. & L.E. Graham (1987). Growth and reproduction of *Bangia atropurpurea* (Roth) C.Ag. (Rhodophyta) from the Laurentian Great Lakes. *Aquatic Botany* 28: 317-331.
- Hamel, G. (1924). Floridées de France I. *Revue Algologique* 1: 278-292, 427-457.
- Hartog, C. den (1958). Epilithische algengemeenschappen in Nederland. *Handelingen van de Hydrobiologische Vereniging, Amsterdam*. 10: 6-8.
- Hartog, C. den (1959a). The epilithic algal communities occurring along the coast of the Netherlands. *Wentia* 1: 1-241.
- Hartog, C. den (1959b). The *Batrachospermeto-Chaetophoretum*, a remarkable algal association in the Netherlands. *Acta Botanica Neerlandica* 8: 247-256.
- Hartog, C. den & A.H.M. Steenbruggen (1998). Algengemeenschappen van drooggevallen grond langs de grote rivieren. *Stratiotes* 16: 24-42.
- Havinga, B. (1954). Hydrografie van het IJsselmeer. In: L.F. de Beaufort (red.), *Veranderingen in de Flora en Fauna van de Zuiderzee (thans IJsselmeer) na de Afsluiting in 1932*. Den Helder, 1-24.
- Hocke Hoogenboom, K.J. (1936). Algae. In: H.C. Redeke, *Flora en Fauna der Zuiderzee*. Supplement, Den Helder. pp. 1-3.
- Hocke Hoogenboom, K.J. (1937). Wieren-

- begroeiing van de IJsselmeerkusten 1932 tot (Juni) 1935. Nederlands Kruidkundig Archief 47: 280-334.
- Hoek, C. van den (1963). Revision of the European species of *Cladophora*. Dissertatie. Leiden. 248 pp.+55 pl.
- Kann, E. (1958). Der Algenaufwuchs in der eulitoralen Zone alpiner und norddeutscher Seen. Verhandlungen der Internationalen Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie 13: 311-319.
- Kann, E. (1959). Die eulitorale Algenzone im Traunsee (Oberösterreich). Archiv für Hydrobiologie 55: 129-192.
- Koster, J.Th. (1952). Rare or otherwise interesting marine algae from the Netherlands. Acta Botanica Neerlandica 1: 201-215.
- Krammer, K. & H. Lange-Bertalot (1986-2000). Süßwasserflora von Mitteleuropa 2. Bacillariophyceae (5 Bände). Fischer, Stuttgart, 2795 pp.
- Lin, C.K. & J.L. Blum (1977). Recent invasion of a red alga (*Bangia atropurpurea*) in Lake Michigan. Journal of the Fisheries Research Board of Canada 34: 2413-2416.
- Lokhorst, G.M. (1974). Survey of taxonomic studies on the freshwater species of *Ulothrix* in the Netherlands. In: G.M. Lokhorst, Taxonomic studies on the freshwater species of *Ulothrix* in the Netherlands. Dissertatie, Vrije Universiteit Amsterdam, pp. 1-16.
- Lokhorst, G.M. (1978). Taxonomic studies on the marine and brackish-water species of *Ulothrix* (Ulotricales, Chlorophyceae) in western Europe. Blumea 24: 191-299.
- Lokhorst, G.M. (1999). Taxonomic study of the genus *Microspora* Thuret (Chlorophyceae). An integrated field, culture and herbarium analysis. Algological Studies 93:1-38.
- Lokhorst, G.M. & B.J. Trask (1981). Taxonomic studies on *Ulothrix* (Ulotricales, Chlorophyceae) in Western Europe. Acta Botanica Neerlandica 31: 353-431.
- Lokhorst, G.M. & M. Vroman (1972). Taxonomic study on three freshwater *Ulothrix* species. Acta Botanica Neerlandica 21: 449-480.
- Lokhorst, G.M. & M. Vroman (1974 a). Taxonomic studies on the genus *Ulothrix* (Ulotricales, Chlorophyceae) II. Acta Botanica Neerlandica 23: 369-398.
- Lokhorst, G.M. & M. Vroman (1974 b). Taxonomic studies on the genus *Ulothrix* (Ulotricales, Chlorophyceae) III. Acta Botanica Neerlandica 23: 561-602.
- 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.
- Reed, R.H. (1980). On the conspecificity of marine and freshwater *Bangia* in Britain. British Phycological Journal 15: 411-416.
- Roll, H. (1938). Die Pflanzengesellschaften ostholsteinische Fließgewässer. Archiv für Hydrobiologie 34: 159-305.
- Sauer, F. (1937). Die Makrophytenvegetation ostholsteinischer Seen und Teiche. Archiv für Hydrobiologie, Supplement 6: 431-592.
- Simons, J., G.M. Lokhorst & A.P. van Beem (2000). Benthische zoetwateralgen in Nederland. K.N.N.V. Uitgeverij, Utrecht. 280 pp.
- Steussloff, U. (1934). Die Rhodophyceen *Bangia* und *Thorea* im Rhein-Herne-Kanal. Abhandlungen aus dem Westfälischen Provinzial-Museum für Naturkunde 5 (6): 3-21.
- Symoens, J.-J., 1951. Esquisse d'un système des associations algales d'eau

- douce. Verhandlungen der internationale Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie 11: 395-408.
- Symoens, J.-J. (1957). Les eaux douces de l'Ardenne et des régions voisines: les milieux et leur végétation algale. Bulletin de la Société Royale de Botanique de Belgique 89: 111-314.
- Waern, M. (1939). Epilithische Algenvegetation. In: G.E. Du Rietz, A.G. Hannerz, G. Lohammar, R.Santesson & M. Waern, Zur Kenntnis der Vegetation des Sees Tåkern. Acta Phytogeographica Suecica 12: 43-50.
- Waern, M. (1952). Rocky-shore algae in the Öregrund Archipelago. Acta Phytogeographica Suecica 30: 1-298.
- Weber, H.E., J. Moravec & J.P. Theurillat (2000). International code of phytosociological nomenclature, 3rd edition. Journal of Vegetation Science 11: 739-768.