

Een echo uit een koud verleden: het *Nymphaeetum candidae* Miljan 1958 in Nederland

Rense Haveman, Henk Jager & Iris de Ronde

INLEIDING

Nymphaea candida C. Presl & J. Presl (syn: *Nymphaea alba* L. subsp. *candida* (C. Presl & J. Presl) Korsch.), de Noordelijke of Kantige waterlelie, staat in Nederland te boek als een zeldzame soort waarvan de bekende vindplaatsen geconcentreerd liggen in de veengebieden aan de randen van de Pleistocene zandgronden (Roelofs & Van der Velde 1977; Muntendam et al. 1996). Hoewel de soort wellicht over het hoofd gezien wordt door verwisseling met *Nymphaea alba* zijn de soorten ook in het veld doorgaans goed te scheiden door een combinatie van bloem-, blad- en zaadkenmerken (zie Tabel 1 voor een samenvatting uit de volgende publicaties: Muntendam et al. 1996; Tutin & Webb 2010; Kabatova et al. 2014; Latowski et al. 2014; Dąbrowska et al. 2015), ook al is de soort tamelijk veelvormig (Volkova & Shipunov 2007). In de Heukels' flora is het taxon gedurende enkele drukken in kleine lettertjes opgenomen (Van der Meijden 1990, 1996, 2005). In de laatste druk verschijnt het als ondersoort van *Nymphaea alba*, zij het zonder diagnostische kenmerken en met de opmerking dat beide taxa slechts "*met enige zekerheid*" zijn te onderscheiden op basis van stuifmeelkenmerken (Van der Meijden 2005). Deze opmerking is gezien de in de aangehaalde literatuur genoemde verschillen-merken onterecht, zij het dat het stuifmeel van beide taxa inderdaad óók verschillend is.

Tabel 1. Verkort overzicht van de belangrijkste verschillen tussen *Nymphaea alba* en *Nymphaea candida* (Bron: Roelofs & Van der Velde 1977; Nebel 1990; Muntendam et al. 1996; Volkova & Shipunov 2007; Kabatova et al. 2014; Latowski et al. 2014).

	<i>Nymphaea alba</i>	<i>Nymphaea candida</i>
blasnervatuur onderzijde	niet verdikt	duidelijk verdikt
kleur onderzijde blad	groen, soms rood	rood, nooit geheel groen
hoofdnerven basale bladpunten	uiteenwijkend	teruggebogen
vorm bloem	stervormig	bekervormig
positie bloem t.o.v. wateroppervlak	geheel boven water	deels onder wateroppervlak
kelkbladen volledige geopende bloem	op water liggend	niet op water liggend
bloembasis zijaanzicht	recht	hol
bloembasis onderzaanzicht	rond-veelkantig	vierkantig
stempelschijf : vruchtbeginsel	bijna even groot	stempelschijf duidelijk kleiner
aantal stempelstralen	> 14	< 14
kleur stempelstralen	licht geel-geel	oranjegeel, bruinrood, roze
breedte middelste meeldraden	0,9-2,1 mm	1,8-2,8 mm
vorm binnenste meeldraden	lineaalvormig	lancetvormig
kromming binnenste helmhokken	sterk	weinig
pollentextuur	verspreide grove papillen	dichte fijne papillen
pollendiameter	29,0-42,0 (gem. 34,1)	36,0-50,4 (gem. 43,6)
zaden	1 zijde gekield	niet gekield

Recent is meer duidelijkheid ontstaan over de status van *Nymphaea candida*, onder meer door genetisch onderzoek. Deze waterleliesoort blijkt ontstaan door hybridisatie van de Europese *Nymphaea alba* en de Aziatische *Nymphaea tetragona* Georgi, wellicht pas in het Vroeg Weichselien (ca. 116.000 jaar BP; Volkova et al. 2010). De hybridogene achtergrond is de reden dat wij *Nymphaea candida* hier opvatten als zelfstandige soort naast, en niet als ondersoort van *Nymphaea alba*. *Nymphaea candida* is een boreaal-continentaal element in onze flora, waarvan het verspreidingsgebied reikt van Midden-Europa tot noordelijk Centraal-Azië (areaalcode: voorp. 3+4410; Schaminée et al. 1992), terwijl *Nymphaea alba* voorkomt in vrijwel geheel Europa en in Noord-Afrika (zie Volkova et al. 2010 voor vergelijkende kaartjes). De Nederlandse vindplaatsen liggen ver buiten het gesloten areaal, dat ten oosten van de Oder en in Zuid-Duitsland ten oosten van de Rijn begint (Nowak et al. 2010). In de Noord-Duitse Laagvlakte is de soort zeer zeldzaam en de dichtstbijzijnde bekende groeiplaats aldaar ligt in de omgeving van Steimbke, circa 25 km westelijk van Celle en meer dan 150 km oostelijk van de Nederlandse grens (Haeupler & Schönfelder 1989; Bundesamt für Naturschutz z.j.). De vindplaats bij Jade, noordelijk van Oldenburg, gaat terug op opzettelijke invoer (Bundesamt für Naturschutz z.j.). In Duitsland is *Nymphaea candida* uitermate sterk achteruit gegaan (Haeupler & Schönfelder 1989; Bundesamt für Naturschutz z.j.), wellicht als gevolg van eutrofiëring (Nebel 1990), zodat de soort daar nu als sterk bedreigd op de Rode Lijst geplaatst is (Bundesamt für Naturschutz z.j.). In België is de soort zeer zeldzaam en beperkt tot enkele vindplaatsen in de Kempen (Lambinon & Verloove 2012). In Frankrijk is *Nymphaea candida* slechts met zekerheid bekend uit Lotharingen, waar de soort zeer zeldzaam is (Tison & de Foucault 2014).

De grootste concentratie vindplaatsen van *Nymphaea candida* in Nederland is bekend uit Zuidoost-Fryslân (Figuur 1). Buiten deze regio is de soort vermeld van een aantal verspreide gebieden in het Drents en Fluviatiel district (Giesen & Van der Velde 1978). Buiten de westrand van het Drents Plateau is de soort slechts bekend van de klassieke vindplaats in Nederland in de buurt van Hedikhuizen in Noord-Brabant, en stroomafwaarts langs de Hedikhuizense en Afgedamde Maas (Roelofs & Van der Velde 1977; Giesen & Van der Velde 1978; Muntendam et al. 1996; FLORON 2017). De totale verspreiding van het taxon, bijvoorbeeld in Drenthe, is door verwisseling met de algemene *Nymphaea alba* echter nog steeds onvoldoende bekend. De aard van het opvallend disjuncte areaal - relict of voorpost? - is niet geheel duidelijk.

Nymphaea candida heeft een nauwere ecologische amplitudo dan de algemene *Nymphaea alba* en prefereert gemiddeld voedselarmere standplaatsen. Gemiddeld genomen, want de laatstgenoemde soort wordt echter zowel in voedselarmere als in voedselrijker water aangetroffen. Diverse auteurs melden het voorkomen van *Nymphaea candida* in dystroof (zuur, door humuszuren bruin gekleurd en met een C/N-verhouding > 10), mesotroof tot meso-eutroof water. Met name ten aanzien van het kalium-, ijzer- en sulfaatgehalte van het water blijkt de soort echter in water



Figuur 1. *Nymphaea candida* C. Presl. in de vallei van De Lende bij Wolvega. Foto: R. Haveman, 2016.

voor te komen met hogere waarden dan *Nymphaea alba* (Tomaszewicz 1977; Van der Velde et al. 1986; Kłosowski & Tomaszewicz 1989; Kłosowski & Tomaszewicz 1993; Nowak et al. 2010; Jablonska & Kłosowski 2012). De beide soorten worden slechts bij uitzondering samen aangetroffen, wat al werd opgemerkt door Ahlfven-gren (1904) voor de veengebieden in Noordoost-Polen en dat daarna vaak bevestigd werd door verschillende auteurs (Roelofs & Van der Velde 1977; Tomaszewicz 1977; Kłosowski & Tomaszewicz 1989; Kłosowski & Tomaszewicz 1993; Spalek 2011; Šumberová 2011). In Midden-Europa komt de soort voor in visvijvers (Nowak et al. 2010; Spalek 2011; Šumberová 2011), geïsoleerde, door bossen omsloten poelen (Kłosowski & Tomaszewicz 1989) en afgesloten rivierarmen (Nowak et al. 2010). Volgens Giesen & Van der Velde (1978) en Van der Velde et al. (1986) heeft *Nymphaea candida* in Nederland de meeste groeiplaatsen in vaarten en wijken, vooral in de veenkoloniën in het noorden van het land (Figuur 3); daarnaast is de soort een enkele keer aangetroffen in afgesloten rivierarmen en doorbraak-kolken in het riviereengebied.

Over de sociologische positie van *Nymphaea candida* in Nederland is weinig bekend. Schipper et al. (1995) bespreken de soort onder de diagnostische soorten van het *Nymphaeion*, waarbij zij wijzen op het geringe aantal opnamen met deze soort. Weeda et al. (2000) merken op dat de plantensociologische positie van *Nymphaea candida* niet goed te beoordelen is aangezien er te weinig opnamen ter beschikking staan. Begroeiingen gedomineerd door *Nymphaeaceae* worden door Schipper et al. (1995) geplaatst in een breed opgevat *Myriophyllo verticillati-Nupharetum luteae* en Schaminée et al. (2015) vatten *Nymphaea candida* op als transgrediërende kensoort van deze associatie. In Midden-Europa en Rusland wordt het *Myriophyllo-Nupharetum* echter opgesplitst in meerdere associaties die

elk gedomineerd worden door één van de *Nymphaeaceae*. De begroeiingen die door *Nymphaea candida* worden gedomineerd, worden daarbij doorgaans tot het *Nymphaeetum candidae* Miljan 1958 gerekend (Miljan 1958; Kłosowski & Tomaszewicz 1989; Nebel 1990; Kłosowski & Tomaszewicz 1993; Oberdorfer 1994; Spälek 2011; Šumberová 2011; Chepinoga et al. 2013). *Nymphaea candida* zou daarnaast dominant optreden in diverse andere gemeenschappen, waarvoor verschillende namen in omloop zijn die echter verre van eenduidig gebruikt worden. Passarge (1957) beschrijft uit het Oberspreewald in de Lausitz het *Nymphaeetum albo-candidae* Passarge 1957, een gemeenschap waarin *Nymphaea candida* en *Nymphaea alba* samen zouden optreden. Deze associatie zou bovendien van het *Nymphaeetum candidae* afwijken door het voorkomen van *Ranunculus circinatus*, een soort die bij ons slechts zelden in gezelschap van de *Nymphaea*-soorten is aangetroffen (Schipper et al. 1995). Uit de verspreidingskaart van *Nymphaea candida* op FloraWeb.de (Bundesamt für Naturschutz z.j.) blijkt echter dat deze soort ten onrechte is opgegeven voor het Oberspreewald. De naam *Nymphaeetum albo-candidae* wordt door Vahle & Preising (1990) gebruikt voor een gemeenschap in dystroof water in veenputten en natuurlijke veenplassen waarin naast *Nymphaea* ook *Juncus bulbosus*, *Utricularia minor* en *Eriophorum angustifolium* voorkomen. Opnamen van dergelijke begroeiingen werden gepubliceerd door Weber-Oldecop (1975) en Jeckel (1981) van de Lüneburger Heide net ten noorden van Celle, echter zonder deze toe te kennen aan een associatie. Pott (1992, 1995) en Schuber et al. (1995) gebruiken voor deze gemeenschap de naam *Potamogetono-Nymphaeetum candidae* Hejný 1948, maar deze naam is ongeldig omdat ze niet in een gedrukt werk is gepubliceerd. Deze naam wordt door Passarge (1992, 1996) echter gebruikt voor een gemeenschap die sterk lijkt op een arme vorm van het *Nymphaeetum candidae* Miljan 1958, met als auteurscitaat 'Hejný 1978'. Bedoeld wordt waarschijnlijk de beschrijving door Hejný & Husák (1978), aangezien deze verwijzing ook wordt gebruikt door Šumberová (2011). De *Nymphaea*-gemeenschap met *Utricularia minor* wordt door Passarge (1992, 1996) onder de naam *Utriculario-Nymphaeetum candidae* (Jeckel) Passarge 1992 opgenomen. Al met al doemt het beeld op van twee duidelijk gescheiden gemeenschappen, namelijk één typische nymphaeïdengemeenschap in tamelijk eutroof water en één in dystroof water waarvoor tal van soorten uit de *Littorelletea* en *Scheuchzerietea* kenmerkend zijn, maar helaas wordt dit beeld vertroebeld door het willekeurig gebruik van namen voor beide gemeenschappen.

In dit artikel gaan we in op het voorkomen van *Nymphaea candida* in Nederland. Aan de hand van vegetatieopnamen beschrijven we de begroeiingen waarin deze soort optreedt, waarna een vergelijking wordt gemaakt met beschrijvingen elders uit Europa. De vraag die hierbij centraal staat is of de vegetatie met *Nymphaea candida* inderdaad tot het *Myriophyllo-Nupharetum* gerekend dient te worden, of dat de begroeiing met deze soort ook in ons land beter als afzonderlijke associatie beschouwd kan worden. Vervolgens worden deze gegevens beschouwd in samenhang met paleolimnologische, palynologische en fylogeografische gegevens uit de literatuur, om zo een beeld te vormen van de ontwikkeling van het areaal van *Nymphaea candida* en een antwoord te krijgen op de vraag of het voorkomen van

deze soort in ons land als relict van een eertijds uitgebreider areaal, dan wel als voorpost van het veel oostelijker gelegen hoofdareaal beschouwd dient te worden.

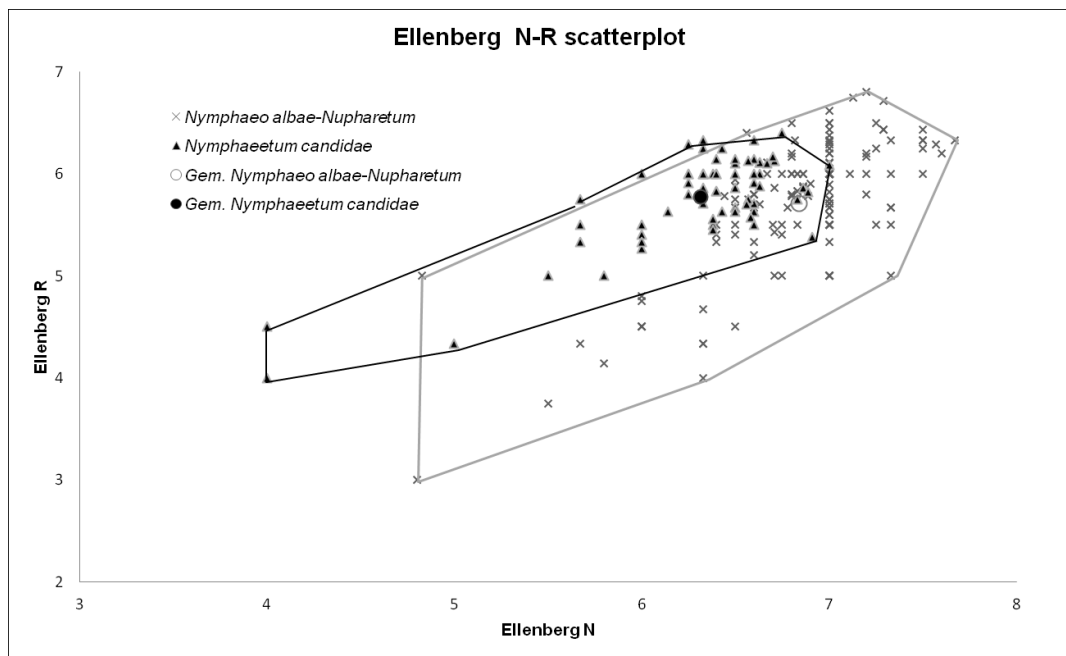
METHODE

De basis voor dit onderzoek wordt gevormd door vegetatieopnamen met *Nymphaea candida* uit verschillende bronnen. Allereerst zijn opnamen uit de Landelijke Vegetatie Databank (Schaminée et al. 2012) geselecteerd waarin deze soort genoteerd werd die aan de volgende eisen voldeden: een locatieaanduiding op uurhokniveau of nauwkeuriger, auteur bekend en geen terreinopname ('Tansley-opname' of vergelijkbare opname). Dit leverde 33 opnamen op, waarvan 23 van de tweede auteur van dit artikel. Verder zijn in 2016 gerichte excursies gemaakt in de ruimere omgeving van de bekende groeiplaatsen van *Nymphaea candida*, waarbij opnamen zijn gemaakt volgens de principes van de Frans-Zwitserse school, met gebruikmaking van de in ons land gangbare 9-delige schaal (Westhoff et al. 1995). Aldus kon de set opnamen aangevuld worden tot 78 opnamen. Alle opnamen zijn ingevoerd met Turboveg (Hennekens & Schaminée 2001) en opgenomen in de Landelijke Vegetatie Databank.

De verzamelde opnamen zijn handmatig geclassificeerd in JUICE (Tichý 2002), waarbij zowel aan de totale soortensamenstelling als aan de dominantie van de afzonderlijke soorten betekenis is toegekend, aangezien dit laatste in waterplantenbegroeiingen een belangrijk indelingscriterium is (Schipper et al. 1995). De clusters zijn vergeleken met de indeling zoals die gegeven is in *De vegetatie van Nederland*, maar ook met buitenlandse literatuur (Miljan 1958; Tomaszewicz 1977; Kłosowski & Tomaszewicz 1989; Vahle & Preising 1990; Spalek 2011). In de uiteindelijke tabel zijn alleen de soorten opgenomen die in een van de kolommen in minimaal één opname genoteerd werden met een 2a, of in drie opnamen ongeacht de bedekking. In JUICE werden gemiddelde waarde berekend van Ellenberg-N en -R (CBS 2013), op basis van aan- en afwezigheid, zowel van de hier geclassificeerde opnamen als van de opnamen van het *Nymphaea albo-Nuphetum* in Haveman & De Ronde (2017); hiervan werd een scatterplot gemaakt in Microsoft Excel om de ecologische enveloppe van beide gemeenschappen te bepalen (Figuur 2). Voor het maken van een verspreidingskaart van *Nymphaea candida* is gebruikt gemaakt van gegevens uit de FLORON-database, aangevuld met waarnemingen uit deze studie en oude gegevens gepubliceerd door Giesen & Van der Velde (1978). De kaart is gemaakt met behulp van Stipt (Frigge 2014).

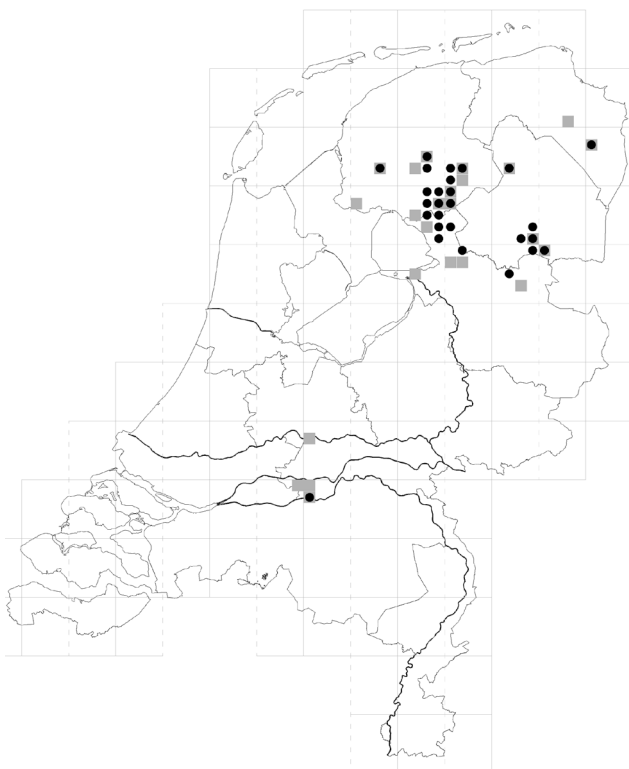
DE VERSPREIDING VAN *NYMPHAEA CANDIDA* IN NEDERLAND

In de loop van het veldwerk bleek *Nymphaea candida* minder zeldzaam te zijn dan tot nu toe bekend was (Figuur 3). Tot 2010 was de soort bekend van 18 uurhokken, thans is *Nymphaea candida* van 26 uurhokken met zekerheid bekend. De soort blijkt vrij algemeen in de stroomdalen van De Lende en De Tsjonger en in de Schoterlandse Compagnonsvaart. In het dal van De Lende komt de soort vooral voor ten zuiden en zuidwesten van Wolvega, maar ook verder stroomopwaarts is



Figuur 2. Ecologische enveloppes van het *Nymphaeo alba*-Nupharetum en het *Nymphaeetum candidae* betreffende Ellenberg-N- en Ellenberg-R-waarden

Figuur 3. Verspreiding van *Nymphaea candida* in Nederland op basis van gegevens uit Giesen & Van der Velde (1978), de Floron-database, de Landelijke Vegetatiedatabank en dit onderzoek. De vondsten tot 2010 zijn aangegeven met een grijs vierkant, de vondsten vanaf 2010 met een zwarte cirkel. Kaart gemaakt met Stipt (Frigge 2014).





Figuur 4. Het dorpsgebied van Jubbega met de Schoterlandse Compagnonsvaart. *Nymphaea candida* is hier algemeen. Foto: R. Haveman, 2016.

op enkele plaatsen *Nymphaea candida* aangetroffen, tot oostelijk van De Hoeve. In de Tsjongervallei komt de soort voor tussen Oldeberkoop en Mildam en ook hier is ze plaatselijk algemeen te noemen. In de Schoterlandse Compagnonsvaart komt zij veel voor tussen de Negentiende Wijk (ter hoogte van Hoornsterzwaag) in het noordoosten en de Tweede Sluisweg net ten noorden van Bontebok. Vooral in het dorpsgebied van Jubbega en Jubbega-Schurega is *Nymphaea candida* bepaald algemeen (Figuur 4). Verder is de soort aangetroffen in een aantal kilometerhokken ten westen van Tijnje in het stroomgebied van De Boarn, en ten westen van Scheerwolde (stroomgebied Steenwijker Diep), tussen Steenwijk en Giethoorn (eveneens stroomgebied Steenwijkerdiep) en bij Doosje ten westen van Meppel (stroomgebied Meppelerdiep). De opgaven van *Nymphaea candida* in de Alde Feanen in Fryslân bleken bij controle echter allemaal *Nymphaea alba* te betreffen. Van de overige bekende vindplaatsen in het Drentse district zijn die bij Nieuwe Krim (Giesen & Van der Velde 1978) en Nieuw-Balinge (Stortelder et al. 2006) bezocht, waarbij geconstateerd kon worden dat de soort in het veenontginningsgebied ten oosten van Hoogeveen geenszins zeldzaam is. *Nymphaea candida* is hier tijdens het onderzoek aangetroffen in vijf aaneengesloten uurhokken, in negen kilometerhokken (Figuur 3). Met name in de Middenraai tussen Nieuw Balinge en Nieuweroord vormt de soort plaatselijk tamelijk uitgebreide begroeiingen. Enigszins geïsoleerd hiervan is de nieuwe vondst van de soort in het veenkoloniale gebied ten zuiden van Dedemsvaart, waar een aantal planten van *Nymphaea candida* is aangetroffen in de Van Rooijenshoofdwijk. In het voormalige gebied van de Smildiger Venen, bij Huis ter Heide ten oosten van Assen, blijkt *Nymphaea candida* te groeien in de Norger Vaart. Deze plaats is genoemd in de *Atlas van de Drentse flora* (Werkgroep Florakartering Drenthe 1999: 731), maar vanwege de twijfelachtige status van het taxon niet op een kaartje opgenomen. Bij Onstwedde, waar de soort in 1940 verzameld werd in de Borgesiuswijk (Giesen & Van der Velde 1978), blijkt *Nymphaea candida* nog steeds aanwezig, maar bij Veendam, waar de soort in 1881 werd verzameld, kon de soort niet worden teruggevonden. Waarschijnlijk is *Nymphaea candida* hier verdwenen door dorpsuitbreiding.

In het riviereengebied is minder intensief onderzoek uitgevoerd, maar in de omgeving van Hedikhuizen in Noord-Brabant blijkt *Nymphaea candida* vrij algemeen te zijn in de Hedikhuizensche Maas. Of de soort ook nog voorkomt in het nabijgelegen Haarsteegse Wiel is niet bekend. Een kort bezoek aan deze groeiplaats leverde niets op, maar deze doorbraakkolk is tamelijk ontoegankelijk en het is best mogelijk dat *Nymphaea candida* hier nog steeds groeit. Door Giesen & Van der Velde (1978) wordt een aantal groeiplaatsen genoemd langs de Afgedamde Maas (Zuilichem en Well) en Lek (Culemborg), maar hier is door ons niet naar de soort gezocht. De door Giesen & Van der Velde (1978) genoemde vindplaats in een afgesloten meander van de Vecht bij Stegeren lijkt helaas verloren gegaan bij de renaturatie van de Vecht ten behoeve van de vissenfauna.

Opgaven uit verspreide delen van het land blijven verdacht en konden vooralsnog niet worden bevestigd. De opgaven uit de omgeving van Weert betreffen *Nymphaea alba* en wellicht geldt dit ook voor een vondst van Grathem (1993, R. Haveman, materiaal in het Nationaal Herbarium – Naturalis in Leiden). Verder is de soort gemeld uit het Baksven bij Moergestel en het Teeselinkven bij Neede door Smits & Tromp (1988; opnamen in de Landelijke Vegetatiedatabank). Vermoedelijk gaat het in al deze gevallen om kleine vormen van *Nymphaea alba* (die wel wordt onderscheiden als var. *occidentalis*), maar nader onderzoek is nodig om hierover zekerheid te krijgen. Tijdens het onderzoek werd trouwens voor het eerst in ons land het voorkomen bevestigd van de hybride tussen *Nymphaea alba* en *Nymphaea candida*: *Nymphaea × borealis* E. Camus. Dit taxon werd gevonden door de tweede auteur in Polder Kleine Zee ten noorden van Gersloot in Fryslân en in de Kiersche Wijde bij Wanneperveen. De hybride wijkt onder meer af van de twee oudersoorten door de grotere bloemen (Kabatova et al. 2014). Het kerngewicht van de planten van Gersloot, gemeten door Ben Zonneveld (Naturalis, Nationaal Herbarium), staat in tussen die van *Nymphaea alba* en *Nymphaea candida*.

VERSCHILLEN EN OVEREENKOMSTEN IN ECOLOGIE TUSSEN *NYM- PHAEA CANDIDA* EN *NYM- PHAEA ALBA*

De voorkeur van *Nymphaea candida* voor veenkoloniale vaarten en wijken (Giesen & Van der Velde 1978; Van der Velde et al. 1986) kon slechts gedeeltelijk bevestigd worden. Vaak zijn de hoofdwatgangen waarin de soort staat reeds lang geen vaarwegen meer, maar nog slechts als waterlossingen in gebruik. Ook staat de plant in waterlossingen die in het kader van ruilverkavelingen zijn gegraven. Behalve in de veenkoloniën zijn er rijke vindplaatsen in de Lende- en Tjongervallei, dus in de dalen van kleine rivieren. Hier gedijt *Nymphaea candida* in oude kavelsloten, waterlossingen en extensief bevaren water. In de Lendevallei is de plant tevens in petgaten gevonden. Ook groeit *Nymphaea candida* in (hoofd)watgangen in het laagveengebied, onder meer in en bij De Deelen, in de Weerribben en de Wieden. In het riviereengebied staat de soort in dode rivierarmen en in doorbraakkolken, een standplaatstype dat ook al door Giesen & Van der Velde (1978) werd genoemd.

Nymphaea candida is in staat zich tamelijk snel te vestigen in nieuwe watertjes in de omgeving van bestaande groeiplaatsen. In de Driessenspolder bij Wolvega verscheen de plant op een kale veenbodem van enkele ondiepe plasjes tussen twee legakkers die kortgeleden waren uitgegraven. Voorheen was dit een drassige, met *Calamagrostis canescens* begroeide laagte die voordien stellig een sloot geweest is. Ook dook *Nymphaea candida* op in een witbolweide uitgegraven plasje achter Steggerda. Al deze watertjes maken deel uit van het project 'Jonge Verlanding' (schrift. med. T. Jager), waarbij in 2015 op verschillende plaatsen in de Lendevallei kleine, smalle 'petgaten' uitgegraven zijn die niet in verbinding staan met ander open water, ook niet via buizen. Verder zijn in 2016 in de polders Wetering West en Wetering Oost (bij Scheerwolde) tientallen exemplaren van *Nymphaea candida* ontdekt in omstreeks 2014 in agrarisch grasland uitgegraven buffersloten. Het is onduidelijk of de soort hier is aangevoerd (bijvoorbeeld door watervogels) of dat ze in de zaadbank heeft weten te overleven. *Nymphaea alba* lijkt een kortlevende zaadbank op te bouwen (Smits et al. 1989), maar nauwkeurige gegevens over de overleving van zaden van *Nymphaea candida* zijn niet beschikbaar.

In vergelijking met *Nymphaea alba* groeit *Nymphaea candida* vaker bij duikers van waterlossingen, onder stuwen en voor gemalen, oftewel op standplaatsen waar het behoorlijk stromen kan. Vaak wordt de plant op zulke plaatsen vergezeld door *Sagittaria sagittifolia*, die dan (vrijwel) geheel uit lintvormige, ondergedoken bladeren bestaat (forma *vallisneriifolia*). Bij voortdurende sterke golfslag laten waterlelies het afweten. Dit is bijvoorbeeld te zien in Et Wiede van De Lende, waar *Nymphaea candida* in haar voorkomen beperkt blijft tot de lijzijde. De plant groeit echter wel vegetatievormend vlak voor deze verbreding van De Lende op een plek waar de zuidwestenwind van over Et Wiede toch tamelijk veel golfslag veroorzaakt. In onder meer De Lende en De Tsjonger gedijt *Nymphaea candida* in vaarwater, waardoor de plant onderhevig is aan de door de (extensieve) pleziervaart veroorzaakte boeggolven. In De Tsjonger groeit ook *Nymphaea alba*, maar pas veel verder stroomafwaarts, namelijk in Et Wiede van De Kuunder, waar de soort dicht tegen de oevers wordt aangetroffen. Dit deel van de De Kuunder of De Tsjonger ligt in de luwte tegen de overheersende windrichting en van stroming is nauwelijks sprake. Vanwege de breedte van het water is de invloed van boeggolven hier minder groot. Kortom: *Nymphaea candida* groeit vaker in turbulent water dan *Nymphaea alba*.

Nymphaea candida wortelt in verhouding vaker op schone, stevige onderwaterbodems zonder bezonken detritus dan *Nymphaea alba*, zowel op minerale zand- en kleibodems als op veen. Desalniettemin is eerstgenoemde soort enkele malen in water met een weke baggerbodem vastgesteld; droogvallen van de standplaats wordt echter niet verdragen. In de Hedikhuizense Maas is *Nymphaea candida* aangetroffen in water van minder dan 50 cm diep. Veel wateren worden op den duur ondieper door de bagger die er in ophoopt. Bij dit dichtslibbingsproces laat *Nymphaea candida* het eerder afweten dan *Nymphaea alba*. Valt de standplaats van laatstgenoemde (bijna) droog, dan groeien de bladeren de lucht in. Ook na verlandings door een drijvende kragge kan *Nymphaea alba* nog enige tijd standhouden, bijvoorbeeld als successierelict in het *Cicuto-Caricetum pseudocyperi* en het

Scorpidio-Caricetum diandrae. *Nymphaea alba* kan zelfs voort kwijnen in gemaaid rietland. Onder het riet bloeit ze echter niet. Als zodanig is *Nymphaea alba* enigszins amfibisch, terwijl *Nymphaea candida* een zuivere waterplant is.

Beide waterleliesoorten zijn gevoelig voor ruwe vormen van schoning. Dit bleek bijvoorbeeld op een vindplaats in de Noordwolder Vaart in een zijdal van De Lende. Hier groeide een exemplaar van *Nymphaea candida* naast een oude brugpijler. Door dat obstakel bleef deze waterlelieplant buiten het bereik van de maaiboot. Die plant heeft hier decennialang gestaan. Soms stonden er, tot op tientallen meters afstand van deze plant, tevens jonge exemplaren, maar deze kwamen vanwege de maaiboot niet tot wasdom. De soort is hier sinds de vaart in 2013 is uitgediept niet meer aangetroffen. Blijkbaar kunnen zulke (zeer) kleine populaties door baggeren worden vernietigd.

Een mogelijke beperkende factor voor het voorkomen van *Nymphaea candida* is het ijzergehalte van het water. *Nymphaea alba* kan in Nederland aangetroffen worden in water met een lager kalium-, ijzer- en sulfaatgehalte dan *Nymphaea candida* (Van der Velde et al. 1986), maar in Duitsland komt de laatste ook voor in zeer voedselarme vennen. Vermesting, alsmede de inlaat van rivierwater belast de Nederlandse binnenwateren met kalium en sulfaat, waar beide soorten mee overweg kunnen, maar *Nymphaea candida* zal niet beperkt worden door lage gehalten van deze nutriënten. Ze lijkt in het huidige agrarische landschap juist gebonden aan plaatsen met ijzerhoudende kwel. Behalve in kwelmilieus is *Nymphaea candida* ook aangetroffen in boezemwater waar vrijwel constant door poldergemalen uitgeslagen water langs stroomt. Het betreft voornamelijk grondwater dat daarvoor in de watergangen van de desbetreffende polders is opgeweld. Door verdunning en neerslag van ijzer met fosfaat daalt stroomafwaarts de concentratie van het via gemalen toegevoerde ijzer, tot het water ijzerarm is. In gebieden met minder ijzerrijk water is *Nymphaea candida* hierdoor vaak in de buurt van gemalen te vinden. *Nymphaea alba* kan, zoals gezegd, eveneens in ijzerarm water staan en weet zich zelfs in heidevennen te handhaven, maar hier is de soort wel vaak aangeplant (Schaminée et al. 1995).

RHIZOOMMORFOLOGIE ALS SLEUTEL VAN ONDERLINGE UITSLUITING

In de inleiding is al vermeld dat *Nymphaea candida* en *Nymphaea alba* in het buitenland slechts zelden samen worden gevonden en ook in ons onderzoek zijn beide soorten vrijwel nooit gezamenlijk aangetroffen, hoewel ze wel in een en hetzelfde gebied kunnen groeien. In de Tjongervallei groeit *Nymphaea alba* doorgaans net iets dicht bij de zandrug dan *Nymphaea candida*. In de Grote Weren en Vietnam bij Nijeholtpade staan de beide soorten plaatselijk slechts enkele tientallen meters van elkaar, waarbij de groeiplaatsen gescheiden worden door langgerekte graslandkavels. In andere gebieden met *Nymphaea candida* ontbreekt *Nymphaea alba* geheel: zo groeien in en langs de Tsjongerdellen ten noorden van het Tjonger-kanaal honderden exemplaren van *Nymphaea candida*, terwijl *Nymphaea alba* hier niet voorkomt. Opvallend algemeen is *Nymphaea candida* in de Schoterlandse Compagnonsvaart in en rond Jubbega, terwijl in de Opsterlandse



Figuur 5. Typische groeiwijze van *Nymphaea candida* in open rozetten, hier in de Borgesiuswijk in Onstwedde. In tegenstelling tot *Nymphaea alba* vormt deze soort nooit dichte begroeiingen. Foto: R. Haveman, 2016.

Compagnonsvaart, die hooguit anderhalve kilometer noordelijker loopt, de soort niet is aangetroffen, maar wel *Nymphaea alba*. De grootste *Nymphaea candida*-populatie bevindt zich in de Lendevallei, een uitgestrekt, waterrijk gebied waarin de soort op verspreide plaatsen voorkomt. In totaal staan hier naar schatting duizenden exemplaren, in een gebied waar geen *Nymphaea alba* is waargenomen.

Op in ieder geval één plek treden de beide *Nymphaea*-soorten daadwerkelijk gezamenlijk op, namelijk in een sloot in het natuureservaat de Kiersche Wijde ten zuiden van Wanneperveen. Op een luchtfoto uit 2005 (Google Maps/Google Earth) is te zien dat deze sloot indertijd verland was, maar nu is er sprake van diep en helder water waarin enkele exemplaren van *Nymphaea candida* groeien, te midden van zeer veel *Nymphaea alba*. Hier staat ook *Nymphaea × borealis*. Bij Gersloot staat de hybride in het Stroomkanaal. Aan het noordeinde van dit kanaal staat het Tripgemaal, dat niet meer in gebruik is en het kanaal watert nu elders op andere watergangen af. Hierdoor is het Stroomkanaal geen stromend kanaal meer en tegenwoordig groeit er vrij veel *Nymphaea alba*, terwijl er plaatselijk nog *Nymphaea candida* aanwezig is. *Nymphaea × borealis* en *Nymphaea candida* groeien hier bij elkaar, maar *Nymphaea alba* maakt geen onderdeel uit van deze vegetatie.

De oorzaak van de geconstateerde onderlinge uitsluiting van de beide waterleliesoorten ligt waarschijnlijk in het concurrentieoverwicht van *Nymphaea alba*, veroorzaakt door verschillen in de morfologie van de rhizomen. Doordat *Nymphaea alba* horizontale en soms vertakte wortelstokken vormt, weet ze dichte begroeiingen te vormen die de vegetatie volledig domineren. De onvertakte rhizomen van *Nymphaea candida* daarentegen zijn vertikaal of opstijgend (Nebel 1990; Uotila 2001), waardoor veel minder bladeren gevormd kunnen worden met opener begroeiingen tot gevolg (Figuur 5 en 6). *Nymphaea candida* lijkt daarom alleen te kunnen standhouden op geïsoleerde plaatsen in afwezigheid van *Nymphaea alba*. In elk geval geeft de ecologie van beide soorten nauwelijks aanleiding voor de veronderstelling dat beide soorten elkaar uitsluitende standplaatsen prefereren: de ecologische



Figuur 6. Ook in het gesloten deel van het areaal van *Nymphaea candida* wordt de begroeiing die gevormd wordt door deze soort omschreven als 'open stands'. Hier een voorbeeld uit Polen. Foto: Piotr Sikorski, 2007.

amplitudo van *Nymphaea candida* valt geheel binnen die van *Nymphaea alba* (Van der Velde et al. 1986; Klosowski & Tomaszewicz 1989; Nowak et al. 2010). De begeleidende soorten in begroeiingen met de waterlelies (zie volgende paragraaf) wijzen ook in deze richting. De rhizoommorfologie en geringe concurrentiekracht van *Nymphaea candida* lijken geërfd van *Nymphaea tetragona*, waarvan Uotila (2001) vermeldt: "sensitive to competition".

BESCHRIJVING VAN VEGETATIETABEL EN SYNTAXONOMIE

Nymphaea candida blijkt, evenals *Nymphaea alba*, op te kunnen treden in diverse vegetatietypen (Tabel 2). Op basis van het opnamemateriaal zijn acht clusters onderscheiden die hieronder kort besproken worden.

Nymphaea candida-*Hydrocharis morsus-ranae*-type (Tabel 2, kolom 1-2)

Nummeriek gezien wordt het zwaartepunt van de *Nymphaea candida*-begroeiingen in Nederland gevormd door een vegetatietype waarin naast *Nymphaea candida* als differentiërende soorten *Hydrocharis morsus-ranae*, *Lemna minor*, *Lemna trisulca*, *Spirodela polyrhiza*, *Ceratophyllum demersum* en *Riccia fluitans* voorkomen. Dit type vertoont een duidelijke verwantschap met het *Hydrocharition morsus-ranae*, ofschoon het duidelijk een nymphaeidenbegroeiing is. Aangetroffen in helder tot sterk gekleurd, meso-eutroof tot dystroof water met enige kwel in veenwijken, veenriviertjes en poelen en sloten en waterlossingen in beekdalen. Binnen dit type kunnen twee subtypen onderscheiden worden, namelijk een subtype zonder eigen soorten (kolom 1) en een *Potamogeton*-rijk subtype (kolom 2), met als differentiërende soorten *Potamogeton natans*, *Potamogeton trichoides*, *Potamogeton compressus*, *Equisetum fluviatile*, *Eleocharis palustris*, *Carex rostrata*, *Potamogeton pectinatus*, *Potamogeton pusillus* en enkele andere soorten met (zeer) lage frequentie. Het subtype zonder eigen soorten wordt vooral gevonden in wijken en oude dorpsvaarten met tamelijk eutroof of dystroof water die weinig geschoond worden. Het *Potamogeton*-rijke subtype komt vaker voor in rivieren en

beekdalen in natuurgebieden, in watergangen die geregeld geschoond worden; hier is doorgaans sprake van mesotroof, helder water.

Nymphaea candida-Sparganium emersum-type (Tabel 2, kolom 3)

Dit type is relatief soortenarm en wordt zwak gedifferentieerd door *Sparganium emersum* en *Potamogeton alpinus*, twee soorten die een voorkeur lijken te hebben voor het *Ranunculon peltati*, of althans voor stromend water. De zeldzame *Potamogeton alpinus* wijst op de aanwezigheid van ijzerrijk kwelwater. Overigens zijn niet in alle opnamen van dit type de differentiërende soorten aanwezig. Aangetroffen in diepere delen van kanalen, vaarten en plassen, soms in stromend of bevaren water, vaak dystroof.

Nymphaea candida-Potamogeton mucronatus-type (Tabel 2, kolom 4)

Met als differentiërende soorten *Potamogeton mucronatus* en *Callitriche brutia* (= *C. hamulata*). Negatief gekenmerkt door het ontbreken van *Potamogeton lucens*, *Stratiotes aloides*, *Sagittaria sagittifolia*, *Elodea nuttallii* en *Phragmites australis*. De opnamen van dit type zijn allemaal gemaakt in een beperkt gebied, namelijk de Hedikhuizense Maas bij Haarsteeg. Het zou hierbij goed een vorm betreffen van een type dat verder in het Fluviaal district in het stroomgebied van de Afgedamde Maas voorkomt; dit vraagt nader onderzoek.

Nuphar lutea-Nymphaea candida-type (Tabel 2, kolom 5)

In deze groep zijn de opnamen samengevat waarin *Nymphaea candida* niet bedekkend voorkomt en de nymphaeidenlaag gedomineerd wordt door *Nuphar lutea* en die overigens nog het sterkst lijken op het *Nymphaea-Sparganium emersum-type* (kolom 3). In brede sloten, rivieren en in plassen, doorgaans met dystroof water.

Potamogeton lucens-Nymphaea candida-type (Tabel 2, kolom 6)

Gekenmerkt door het sterk op de voorgrond treden van *Potamogeton lucens* en de geringe bedekking van *Nymphaea candida*. In een brede waterlossing bij de Tsjongerdellen.

Stratiotes aloides-Hydrocharis morsus-ranae-type (Tabel 2, kolom 7)

Eén opname waarin *Nymphaea candida* vrijwel afwezig is, maar waarin *Stratiotes* domineert. Deze opname is gemaakt in de Steggerdavaart in het beekdal van De Lende.

Typha angustifolia-Phragmites australis-type (Tabel 2, kolom 8)

Het laatste type wordt gekenmerkt door een aantal helofyten uit de *Phragmitetea* waartussen *Nymphaea candida* een marginale plaats inneemt. In ondiep oeverwater in Et Wiede van De Lende.

De laatste drie typen zijn relatief gemakkelijk toe te delen aan associaties, namelijk het *Potametum lucentis*, het *Stratiotetum aloides*, respectievelijk het *Typho-Phragmitetum*. Om na te gaan of de door *Nymphaea candida* gedomineerde begroeiingen zijn toe te delen aan het *Myriophyllo-Nupharetum* of dat beter een

Nymphaeetum candidae onderscheiden kan worden, zijn de opnamen uit kolom 1 tot 4 uit Tabel 2 samengevat (Tabel 3, kolom 1) en vergeleken met de synoptische tabellen van het *Myriophyllo-Nupharetum* in *De vegetatie van Nederland* (Schipper et al. 1995; kolom 2), het *Nymphaeetum candidae* (Tomaszewicz 1977; Klosowski & Tomaszewicz 1989; Spałek 2011; kolom 3 - 5) en het *Utriculario-Nymphaeetum candidae* (Vahle & Preising 1990; kolom 6). Het *Nuphar-Nymphaea*-type is in deze vergelijking buiten beschouwing gelaten, omdat *Nymphaea candida* hier slechts marginaal voorkomt. Uit deze vergelijking wordt duidelijk dat de Nederlandse *Nymphaea candida*-begroeiingen sterke overeenkomst vertonen met het *Myriophyllo-Nupharetum*, maar ook met het *Nymphaeetum candidae* zoals beschreven door Tomaszewicz (1977) uit Polen. De tabellen van het *Nymphaeetum candidae* die gepubliceerd door Klosowski & Tomaszewicz (1989) en Spałek (2011), wijken sterker af van de Nederlandse begroeiingen, onder meer door het ontbreken van *Hydrocharis* en *Stratiotes*, maar uit Tabel 2 is duidelijk dat dergelijke begroeiingen ook zeker in Nederland te vinden zijn. Het *Utriculario-Nymphaeetum candidae* wijkt nog sterker af en vertoont maar weinig overeenkomst met de Nederlandse begroeiingen met *Nymphaea candida*.

Op basis van deze vergelijking zou het *Nymphaeetum candidae* ook voor Nederland onderscheiden kunnen worden, maar de vraag is of het *Nymphaeetum candidae* te handhaven is naast het *Myriophyllo-Nupharetum*, aangezien beide gemeenschappen op de naamgevende soorten na nauwelijks verschillen. In Nederland lijken slechts *Hydrocharis morsus-ranae* en *Lemna minor* zwak differentiërend voor het *Nymphaeetum candidae* en *Utricularia* (cf.) *vulgaris* voor het *Myriophyllo-Nupharetum*, maar de tabel bij Tomaszewicz (1977) van het *Nymphaeetum candidae* neemt wat dit betreft (deels) een middenpositie in (Tabel 3, kolom 3).

Een sterk argument voor het onderscheiden van twee associaties is echter de onderlinge uitsluiting van *Nymphaea candida* en *Nymphaea alba*, ook buiten ons land (Roelofs & Van der Velde 1977; Tomaszewicz 1977; Klosowski & Tomaszewicz 1989; Klosowski & Tomaszewicz 1993; Spałek 2011; Šumberová 2011). Het gezamenlijk optreden in de Lausitz, gedocumenteerd door Passarge (1957), blijkt zoals hierboven al vermeld, op misidentificaties te berusten.

Tabel 2. Synoptische tabel van de onderscheiden vegetatietypen met Nymphaea candida in Nederland. In de tabel zijn per soort opgenomen de frequentie (of het aantal opnamen in geval het type uit < 5 opnamen bestaat) en de mediaan van de bedekking (in superschrift). Differentiërende soorten zijn aangegeven met een kader. Verklaring kolommen: 1 = Nymphaea candida-Hydrocharis morsus-ranae-type, soortenarm subtype; 2 = Nymphaea candida-Hydrocharis morsus-ranae-type, Potamogeton-rijk subtype; 3 = Nymphaea candida-Sparganium emersum-type; 4 = Nymphaea candida-Potamogeton mucronatus-type; 5 = Nuphar lutea-Nymphaea candida-type; 6 = Potamogeton lucens-Nymphaea candida-type; 7 = Stratiotes aloides-Hydrocharis morsus-ranae-type; 8 = Typha angustifolia-Phragmites australis-type.

Kolom	1	2	3	4	5	6	7	8
Aantal opnamen	19	28	15	5	8	1	1	1
Gemiddeld aantal soorten	8,3	10,6	5,4	3,4	5,3	6	5	5
NYMPHAEÏDEN								
<i>Nymphaea candida</i>	100^b	100^b	100^b	100³	100⁺	1⁺	1^r	1^r
<i>Nymphaea xborealis</i>	5 ^a	4 ^b	.	.	.	.	.	.
<i>Nymphaea alba</i>	.	4 ^a	.	.	.	.	.	.
<i>Nuphar lutea</i>	89 ^a	54 ^b	80 ^b	20 ³	100 ⁴	1 ⁺	.	.
DIFFERENTIËRENDE SOORTEN								
<i>Hydrocharis morsus-ranae</i>	89 ¹	71 ⁺	7 ⁺	.	25 ^r	.	1 ^b	.
<i>Lemna minor</i>	95 ^m	71 ⁺	13 ⁺	.	12 ^r	.	1 ⁺	.
<i>Lemna trisulca</i>	58 ^m	71 ^m	7 ¹	.	.	.	1 ⁺	.
<i>Spirodela polyrhiza</i>	58 ^m	46 ⁺	.	.	.	.	.	.
<i>Ceratophyllum demersum</i>	37 ⁺	36 ^a	.	.	.	.	.	.
<i>Riccia fluitans</i>	26 ⁺	7 ⁺	.	.	.	.	.	.
<i>Potamogeton natans</i>	.	64 ¹	7 ⁺	.	12 ^a	.	.	.
<i>Potamogeton trichoides</i>	5 ³	32 ¹	.	.	.	.	.	.
<i>Potamogeton compressus</i>	5 ⁺	36 ⁺	33 ⁺	.	.	.	.	.
<i>Equisetum fluviatile</i>	.	21 ⁺	.	.	12 ⁺	.	.	.
<i>Eleocharis palustris</i>	.	14 ⁺	.	.	.	.	.	.
<i>Carex rostrata</i>	.	14 ⁺	.	.	.	.	.	.
<i>Elodea canadensis</i>	.	11 ⁺	7 ⁺	.	.	.	.	.
<i>Myriophyllum verticillatum</i>	.	7 ^a	.	.	.	.	.	.
<i>Comarum palustre</i>	.	7 ^r	.	.	.	.	.	.
<i>Potamogeton pectinatus</i>	.	14 ⁺	.	.	.	.	.	.
<i>Potamogeton pusillus</i>	.	11 ¹	7 ⁺	.	.	.	.	.
<i>Utricularia australis</i> + <i>U. vulgaris</i>	5 ⁺	7 ⁺	.	.	.	.	.	.
<i>Utricularia vulgaris</i>	.	4 ⁴	.	.	25 ⁺	.	.	.
<i>Sparganium emersum</i>	11 ⁺	4 ^b	53 ⁺	.	25 ^r	1 ¹	.	.
<i>Potamogeton alpinus</i>	.	.	27 ⁺	.	.	.	.	.
<i>Potamogeton mucronatus</i>	11 ⁺	4 ⁺	.	80 ^b	.	.	.	.
<i>Callitriche brutia</i>	.	.	.	60 ⁺	.	.	.	.
<i>Potamogeton lucens</i>	5 ⁺	14 ⁺	7 ⁺	.	25 ⁺	1 ⁴	.	1 ⁺
<i>Stratiotes aloides</i>	16 ⁺	39 ⁺	13 ⁺	.	50 ⁺	.	1 ^b	.
<i>Typha angustifolia</i>	.	4 ⁺	7 ⁺	.	12 ¹	.	.	1 ^b
POTAMETEA								
<i>Elodea nuttallii</i>	21 ^a	43 ⁺	33 ^m	.	25 ⁺	.	.	.
<i>Callitriche platycarpa</i>	11 ⁺	7 ^m	.	.	.	.	.	.
<i>Potamogeton obtusifolius</i>	5 ⁺	4 ⁺	7 ⁺	.	.	.	.	.
<i>Fontinalis antipyretica</i>	.	7 ⁺	.	.	.	.	.	.
<i>Ceratophyllum submersum</i>	.	4 ^a	.	.	.	.	.	.
<i>Lemna gibba</i> + <i>L. minor</i>	5 ^a	.	.	.	.	.	.	.
<i>Nymphoides peltata</i>	.	4 ³	.	.	.	.	.	.
PHRAGMITETEA								
<i>Sagittaria sagittifolia</i>	32 ⁺	36 ⁺	53 ⁺	.	25 ⁺	1 ^m	.	.
<i>Sparganium erectum</i>	37 ⁺	36 ⁺	27 ⁺	20 ^r	25 ^r	.	.	.
<i>Phragmites australis</i>	21 ⁺	21 ⁺	33 ⁺	.	38 ¹	.	.	1 ⁺
<i>Glyceria maxima</i>	16 ⁺	11 ^r	.	40 ^r	.	1 ⁺	.	.
<i>Butomus umbellatus</i>	5 ⁺	18 ⁺	13 ⁺	.	.	.	.	.
<i>Myosotis palustris</i>	5 ⁺	7 ⁺	.	.	.	.	.	.
<i>Myosotis scorpioides</i>	5 ^a	4 ⁺	.	.	.	.	.	.
<i>Typha latifolia</i>	.	7 ^r	.	.	12 ⁺	.	.	.

Tabel 3. Synoptische tabel met percentage-frequenties van door *Nymphaea candida* gekenmerkte begroeiingen uit Nederland (kolom 1) en het *Myriophyllo-Nupharetum* volgens De vegetatie van Nederland (Schipper et al 1995, kolom 2), Het *Nymphaeetum candidae* volgens diverse Poolse onderzoekers (Tomaszewicz 1977, kolom 3; Kłosowski & Tomaszewicz 1989, kolom 4; Spalek 2011, kolom 5) en het *Utriculario-Nymphaeetum candidae* volgens Vahle & Preising (1990, kolom 6). Opgenomen zijn slechts de soorten die in één of meerdere kolommen minimaal een frequentie hebben van 10 %. De differentiërende soorten uit de Nederlandse tabellen zijn aangegeven met een kader.

Type	1	2	3	4	5	6
<i>Nymphaea candida</i>	100	-	100	V	V	V
<i>Lemna minor</i>	60	21	13	I	II	-
<i>Hydrocharis morsus-ranae</i>	57	19	26	-	-	-
<i>Nymphaea alba</i>	1	62	12	-	-	-
<i>Utricularia cf. vulgaris</i>	4	31	13	I	I	-
POTAMETEA						
<i>Nuphar lutea</i>	67	99	49	II	II	-
<i>Potamogeton natans</i>	28	39	44	IV	II	II
<i>Ceratophyllum demersum</i>	25	42	36	II	II	-
<i>Elodea nuttallii</i>	31	15	-	-	-	-
<i>Potamogeton lucens</i>	9	30	21	II	-	-
<i>Myriophyllum verticillatum</i>	3	10	9	I	IV	-
LEMNETEA						
<i>Lemna trisulca</i>	48	42	18	II	-	-
<i>Spirodela polyrrhiza</i>	36	21	-	II	II	-
PHRAGMITETEA						
<i>Sagittaria sagittifolia</i>	36	12	-	-	-	-
<i>Sparganium erectum</i>	30	10	-	-	-	-
SCHEUCHZERIETEA/LITORELLETEA						
<i>Utricularia minor</i>	-	-	-	-	-	IV
<i>Juncus bulbosus</i>	-	-	-	-	-	III
<i>Eriophorum angustifolium</i>	-	-	-	-	-	III

In een discussie over de waarde van microsoorten voor de syntaxonomie pleitte Pignatti (1968) om vicariërende microsoorten in overigens niet of nauwelijks in soortensamenstelling verschillende begroeiingen niet als kentaxa van verschillende associaties te waarderen, maar in dergelijke gevallen slechts één associatie met één aggregaat-kensoort te onderscheiden, om versplintering van het systeem te voorkomen. In het geval van het soortenkoppel *Nymphaea alba-candida* gaat dit echter niet op. Ten eerste overlappen de arealen van beide waterlelies te veel om daadwerkelijk van vicariërende soorten te spreken. Bovendien lijkt Pignatti allopatrische soorten op het oog te hebben, dus soorten die door isolatie geëvolueerd zijn uit één gemeenschappelijke oudersoort. In het onderhavige geval is echter geen sprake van allopatrische, maar van sympatrische soortvorming door hybridisatie. Het gevolg is dat beide soorten ook historisch gezien prima samen kunnen optreden, maar dat in praktijk niet of nauwelijks doen.

Wij zijn daarom van mening dat het *Nymphaeetum candidae* bestaansrecht heeft naast het *Myriophyllo-Nupharetum* (Haveman & De Ronde 2017). Deze associatie komt voor in verschillende vormen (Tabel 2, kolom 1-4), maar is vrijwel altijd goed kenbaar aan het dominant optreden van *Nymphaea candida*.

Begroeiingen waarin *Nuphar lutea* sterk op de voorgrond treedt zijn wellicht als overgang te beschouwen naar het *Myriophyllo-Nupharetum*, maar het onderscheiden van het *Nymphaeetum candidae* naast het *Myriophyllo-Nupharetum* vraagt tevens om een nauwere omschrijving van de laatste associatie dan in *De vegetatie van Nederland*. *Nuphar lutea* kan namelijk niet langer beschouwd worden als kensoort van deze associatie. Aangezien ze zowel optreedt in begroeiingen met *Nymphaea candida* als in begroeiingen met *Nymphaea alba* kan deze soort beter als verbondskensoort worden opgevat. Haveman & De Ronde (2017) bespreken de nomenclatuur van de *Nymphaeaceae*-begroeiingen, en komen tot de conclusie dat de geldige naam voor de *Nymphaea alba*-begroeiingen *Nymphaeo albae-Nupharetum luteae* moet zijn en dat de sociologisch verarmde gemeenschap waarin slechts *Nuphar* optreedt als rompgemeenschap beschouwd dient te worden. De vegetatie in kolom 5 van onze Tabel 2 is dan als overgang van het *Nymphaeetum candidae* naar deze rompgemeenschap te beschouwen, die op basis van het voorkomen van *Nymphaea candida* echter nog steeds tot het *Nymphaeetum candidae* te rekenen is. In de revisie van de *Potametea* die gepubliceerd werd in het vorige nummer van dit tijdschrift (Haveman & De Ronde 2017) is ook dit inmiddels geëffectueerd.

In de originele beschrijving omvat het *Nymphaeetum candidae* zeer soortenarme begroeiingen die als enige overeenkomst hebben dat er *Nymphaea candida* in optreedt (Miljan 1958). Toch zijn er in de originele tabel opnamen die sterk overeenkomen met opnamen in onze tabel, met name uit het *Nymphaea candida-Sparganium emersum*-type. Aangezien het *Nymphaeetum candidae* voor zover wij hebben kunnen nagaan niet getypificeerd is, wijzen wij hier een type aan. Typus: Miljan 1958, Tabel 7, opname 4 (*Nymphaea candida* 2.4, *Potamogeton natans* +.1, *Nuphar lutea* +.1).

RELICT OF VOORPOST? ENKELE GEDACHTEN EN EEN MOGELIJKE RECONSTRUCTIE

Het voorkomen van *Nymphaea candida* in ons land ver westelijk buiten het gesloten areaal van de soort roept de vraag op of het hier een relict van een vroeger aaneengesloten areaal betreft, of dat de soort kans heeft gezien (via lange-afstandsverspreiding) voorposten te vestigen. Zonder onderzoek aan (sub-)fossiele overblijfselen is hierop wellicht geen definitief antwoord te geven, maar op basis van de thans beschikbare gegevens kan toch wel een hypothese gevormd worden omtrent de ontwikkelingen in het voorkomen van deze waterlelie.

Recent fylogeografisch onderzoek heeft aannemelijk gemaakt dat *Nymphaea candida* in het Pleistoceen is ontstaan als allopolyploïd na hybridisering van

Nymphaea alba en *Nymphaea tetragona*. Het contact tussen de laatste twee soorten en de hierop volgende snelle kolonisatie van het ijsvrije deel van het Euraziatische continent door de drie soorten werd waarschijnlijk mogelijk door het westelijk afbuigen van de oorspronkelijk voornamelijk zuid-noord lopende rivieren, die geblokkeerd werden door de in het noorden gelegen ijsmassa (Volkova et al. 2010). Volgens Hoek (1997) was het genus *Nymphaea* reeds in ons land aanwezig in het Oude Dryas-stadiaal (12.900-11.900 jaar BP, in het Laat-Pleniglaciaal) en in het warme en natte Allerød-interstadiaal, ruim (11.900-10.950 jaar BP), maar stuifmeel wordt pas in grotere hoeveelheden aangetroffen vanaf het einde van het Jonge Dryas-stadiaal, en vooral vanaf het begin van het Preboreaal (vanaf 10.500 jaar BP), dus aan het begin van het Holoceen. In het noorden van Nederland lijkt *Nymphaea* in het Jonge Dryas sterk op zijn retour, waarschijnlijk als gevolg van het verslechterende klimaat, maar het genus is toch af en toe aangetroffen in pollenanalyses in deze periode. Waarschijnlijk betreft het hier op niet (alleen) *Nymphaea alba*, maar zeker ook *Nymphaea candida*, al is in palynologische analyses in Nederland geen onderscheid gemaakt tussen beide soorten. Uit Brits onderzoek aan subfossiel stuifmeel blijkt echter dat het areaal van *Nymphaea candida* aan het einde van het Allerød in elk geval tot Midden-Wales reikte, hoewel de soort in de moderne tijd niet bekend is van de Britse eilanden (Moore 1970).

Gedurende het Laat-Pleniglaciaal heeft de Rijn twee takken, waarvan één afbuigt naar het westen, ongeveer door het huidige stroomdal, de andere naar het noorden stroomt door het oerdal van de IJssel, waarna ze net zuidelijk van het huidige Fries-Drenths-Overijsselse grensgebied afbuigt naar het westen. Het Maassysteem, tot in het Vroege Pleniglaciaal geheel gescheiden van de Rijn, buigt noordwestelijk af en de stroomgebieden van Rijn en Maas vloeien samen in Midden-Nederland (Busschers et al. 2007). Dit paleofluviatiele systeem verbindt dus de ver uiteen liggende gebieden waarin *Nymphaea candida* is gevonden en zou de achtergrond kunnen zijn van de huidige disjuncte verspreiding in Nederland

Voor een status als relict is het echter ook nodig dat *Nymphaea candida* vanaf het einde van het Weichselien ononderbroken aanwezig is geweest (Westhoff et al. 1970: 46-47). Hoewel hiervoor geen directe aanwijzingen bestaan, maken de beschikbare gegevens dit wel aannemelijk. Allereerst is de soort vermoedelijk slecht in staat tot lange-afstandsverspreiding anders dan met waterbewegingen. In een onderzoek naar de verspreidingscapaciteit van drie nymphaeïden vonden Smits et al. (1989) dat de zaden van de onderzochte soorten (*Nymphaea alba*, *Nuphar lutea* en *Nymphoides peltata*) volledig verteerd worden door eenden en vissen, en dat de zaden van de beide *Nymphaeaceae*-soorten bovendien zeer slecht tegen uitdroging kunnen. Hoewel Calviño-Cancela et al. (2007) vermoeden dat het hoge verteringspercentage van de zaden in het genoemde onderzoek van Smits et al. mede veroorzaakt is door het aanvullende dieet van de proefdieren, verwachten ook zij dat een groot deel van de zaden verteerd worden door vissen en watervogels. *Nymphaea candida* is in dit onderzoek niet beschouwd, maar het is aannemelijk dat deze soort ook in de genoemde kenmerken dicht bij haar voorouder *Nymphaea alba* staat. Dit wordt des te aannemelijker als het huidige Nederlandse areaal wordt beschouwd. De vrijwel volledige scheiding tussen de groeiplaatsen

van *Nymphaea alba* en *Nymphaea candida* is lastig anders te interpreteren dan vanuit een beperkte dissimiatiecapaciteit, mede gezien de begeleidende soorten in begroeiingen van *Nymphaea alba* respectievelijk *Nymphaea candida*, die wijzen op sterk gelijkende ecologische condities. In dit licht is het niet goed voorstelbaar dat de soort na het Preboreaal verdwenen zou zijn, om daarna, vanaf de rand van haar gesloten verspreidingsgebied, stapsgewijs ons land weer te koloniseren.

Ook de huidige plantensociologische positie van *Nymphaea candida* in de Noord-Duits-Nederlandse laagvlakte is een aanwijzing dat een ononderbroken aanwezigheid in dit deel van haar areaal mogelijk is. Veel soorten die in ons land in het Laat-Pleistoceen voorkwamen, zijn verdwenen onder invloed van het warmer wordende klimaat en de ontwikkeling van de vegetatie die deze klimaatsverandering tot gevolg had. Voor steppesoorten bijvoorbeeld zijn de bosontwikkeling het Atlanticum en het ontbreken van extreme, bosvrije standplaatsen belangrijke factoren geweest waardoor ze uiteindelijk uitgestorven zijn (zie bijvoorbeeld Westhoff et al. 1970; Šmarda et al. 2007; Haveman 2015). Bosvorming is voor een waterplant als *Nymphaea candida* vanzelfsprekend nauwelijks een probleem geweest, en bovendien komt ze voor in een tamelijk breed spectrum aan watertypen, van stilstaand tot stromend, en van dystroof tot meso-eutroof water. De soort lijkt daarmee voldoende flexibel om stand te kunnen houden in de vegetatie, ook gedurende de mogelijke veranderingen in het aquatische milieu sinds het Laat-Pleistoceen.

Hiermee komen we tot het volgende, speculatief-hypothetische scenario voor de ontwikkeling van het Nederlandse areaal van *Nymphaea candida*. Niet later dan in het Laat-Pleistoceen weet deze soort zich via het Rijn-Maassysteem te verspreiden over een belangrijk deel van Noordwest-Europa, inclusief Nederland. Tegen het einde van de koude periode raakt het noordelijke deel van het Nederlandse areaal geïsoleerd van de zuidelijke groeiplaatsen doordat de Rijn-Maas in Midden-Nederland geheel westelijk afbuigt en de noordelijke tak verlaten wordt. Wellicht dat in deze periode *Nymphaea candida* meer in ons land voorkwam dan *Nymphaea alba*; gezien de verspreidingspatronen in Scandinavië is de eerste soort in elk geval beter bestand tegen kou dan *Nymphaea alba* (Uotila 2001). In de eerder genoemde *Nymphaea*-dip in het noorden van het land die Hoek (1997) vermeldt uit diverse palynologische analyses, zal daarom waarschijnlijk vooral *Nymphaea candida* hebben kunnen standhouden.

Lokaal hebben de beide waterleliesoorten zich verder kunnen uitbreiden door zaad en wortelstokfragmenten, maar lange afstandsverspreiding wordt met het wegvallen van het rivierensysteem in het noorden van het land vrijwel onmogelijk. In gemengde populaties zal *Nymphaea alba* uiteindelijk *Nymphaea candida* hebben verdrongen doordat ze door een meer horizontale groei van de wortelstokken (Nebel 1990; Uotila 2001; Tuttin & Webb 2010) dichtere begroeiingen weet te vormen. Slechts in geïsoleerde poelen en rivieren zal *Nymphaea candida* hebben weten stand te houden. Met het warmer wordende klimaat in het Atlanticum (9.220-5.660 jaar BP) komen op grote schaal zeggemoerassen tot ontwikkeling en wordt uiteindelijk de grootschalige ontwikkeling van mesotroof zeggegeven en oligotroof veenmosveen in gang gezet, waarin *Nymphaea candida* plaatselijk in

meerstallen en veenriviertjes een refugium vond zonder directe concurrentie van *Nymphaea alba*. Hoewel dergelijke standplaatsen uit ons land thans niet meer bekend zijn, komt eerstgenoemde soort op zulke standplaatsen op de Lüneburger Heide (Jeckel 1981) nog steeds voor in het *Utriculario-Nymphaeetum candidae*. Het massale voorkomen het *Nymphaeetum candidae* in de Schoterlandse Compagnonsvaart en wellicht ook in het Giethoornse gebied moeten waarschijnlijk als afgeleide gezien worden van de voorkomens in het veengebied dat sinds het midden van de 16de eeuw afgegraven is (Gerding 1995). Of de soort door veenarbeiders verplant is in de wijken, of dat deze de oorspronkelijke voorkomens van *Nymphaea candida* doorgraven hebben, is niet duidelijk. Ook elders op het Drents Plateau heeft *Nymphaea candida* zich verspreid weten te handhaven in veengebieden, gezien de vondsten in de veenkoloniën ten oosten van Hoogeveen, ten zuiden van Dedemsvaart en Onstwedde en ook, historisch, bij Veendam (Giesen & Van der Velde 1978). Het overleven van de soort in de valleien van De Tsjonger en De Lende en ook zuidelijker in de stroomgebieden van het Steenwijkerdiep en Meppelerdiep heeft wellicht plaatsgevonden in de mesotrofe zeggemoerassen die hier tot ontwikkeling kwamen (Hoek 1997) en waarin *Nymphaea alba* blijkbaar nooit heeft door weten te dringen.

Het huidige voorkomen in het rivierengebied is zeer fragmentair en het is lastiger om een idee te vormen van het historische wel en wee van *Nymphaea candida* in dit deel van het Nederlandse areaal. Waarschijnlijk heeft de soort in het rivierengebied na het Preboreaal vooral gestaan in het (brede) overstromingsgebied in oude rivierarmen en poelen in riet- en zeggemoerassen. In het stroombed van de niet gekanaliseerde meanderende rivieren kwamen tal van afgesneden en half-afgesneden poelen en armen voor, elk met een eigen dynamiek die afhankelijk was van de afstand tot de hoofdstroom van de rivier, de tijdelijke of permanente verbinding met de rivier en de grootte en vorm van het waterlichaam (Amoros & Bornette 2002). In een dergelijk landschap zal *Nymphaea candida* in de loop van de tijd telkens opnieuw groeiplaatsen hebben moeten vinden, zich bijvoorbeeld verspreidend met losgeslagen wortelstokken tijdens overstromingen, of ook, over korte afstanden, exozoöchoor. Volgens Van Donselaar et al. (1961) komen begroeiingen met *Nymphaea* en *Nuphar* in voormalige rivierbeddingen slechts tot ontwikkeling in geïsoleerde venige poelen en in wateren die geen verbinding meer hebben met het zomerbed, slechts zelden overstroomd worden en als ze overstroomd worden slechts langzaam stromen. Ook hier geldt dus dat de begroeiingen in zekere mate geïsoleerd zijn, wat het voortbestaan van *Nymphaea candida* verzekerd lijkt te hebben. Het huidige voorkomen in doorbraakkolken (bijvoorbeeld in het Haars-teegse Wiel en in een kolk bij Well) is van relatief recente datum, aangezien deze kolken pas konden ontstaan na de aanleg van de rivierdijken. Ook voor het rivierengebied geldt echter dat het niet onmogelijk geacht moet worden dat *Nymphaea candida* hier ononderbroken voorgekomen heeft sinds het begin van het Holoceen.

ENKELE OPMERKINGEN TOT BESLUIT

Anders dan in de ons omringende landen lijkt *Nymphaea candida* in Nederland niet bedreigd. Dat is wonderlijk, gezien de ligging van ons land buiten het gesloten areaal van de soort, maar heeft wellicht te maken met het relatief grote oppervlakte open water in vergelijking met de genoemde landen. Toch willen we een kort woord wijden aan de bescherming van *Nymphaea candida*, aangezien het huidige voorkomen best enige reden tot zorg wekt. Zo ligt het grootste deel van de groeiplaatsen buiten natuurreservaten in agrarisch of zelfs bebouwd gebied. Dit maakt de soort gevoelig voor allerlei veranderingen als gevolg van waterschapskundige maatregelen en ingrepen die het gevolg zijn van (her-)inrichting van het landelijke gebied. De grootste bedreiging lijkt wel de soms rigoureus uitgevoerde schoning van watergangen en het uitdiepen van sloten en vaarten, waardoor in het bijzonder kleinere (deel-)populaties geheel kunnen verdwijnen. De belangrijkste andere bedreiging lijkt gevormd te worden door het uitzetten van grotere, spectaculairdere en attractievere waterlelies. Op diverse groeiplaatsen van *Nymphaea candida* is zijn de directe nabijheid aangeplante *Nymphaea alba* of *Nymphaea x mariacea* aangetroffen. Van de laatste soort – die zich gelukkig niet generatief voortplant – is dit gemakkelijk vast te stellen, maar de aard van de groeiplaatsen van *Nymphaea alba* maakt soms ook duidelijk dat het om aanplant gaat. In de Middenraai bij Nieuweroord groeit bijvoorbeeld alleen *Nymphaea candida*, behalve bij een vissteiger-tje met een bankje, waar zich inmiddels een tamelijk dichte, zij het een in omvang nog beperkte, vegetatie van *Nymphaea alba* heeft weten te vestigen. Dergelijke introducties vormen een directe bedreiging voor de zeldzame *Nymphaea candida*.

Tijdens de 25ste workshop van de European Vegetation Survey in Rome in april 2016 hield professor Spada een gedenkwaardige lezing, getiteld '*Anecdotal Geobotany Revised*' (Spada 2016), waarin hij wees op de groeiende tendens in de plantensociologie om het voorkomen van plantensoorten en plantengemeenschappen slechts te verklaren uit standplaatsfactoren, en de historische factoren geheel buiten beschouwing te laten. Deze opmerking is niet nieuw: al tijdens het internationale symposium van de IAVS in 1970 liet Schönfelder (1972) een dergelijk geluid horen. Waarschijnlijk was het Schmid (1944) die voor het eerst een onderscheid maakte tussen ecologische en historisch-geografische verklaringen van plantengemeenschappen. Volgens Spada is de huidige vegetatie niet te begrijpen zonder kennis van de historie van onze flora. De begroeiingen met *Nymphaea candida* in Nederland zijn naar onze mening een illustratie bij Spada's verhaal. De ecologie van de soort valt vrijwel geheel binnen die van *Nymphaea alba* en de begeleidende soorten van het *Nymphaeetum candidae* en het *Nymphaeo albae-Nupharetum* geven zeker geen aanleiding te denken dat *Nymphaea alba* niet op de plekken zou kunnen groeien waar thans *Nymphaea candida* staat. Evenmin bestaat er nauwelijks een argument om te veronderstellen dat alle plaatsen waar nu *Nymphaea alba* staat volslagen ongeschikt zouden zijn voor *Nymphaea candida*: de soort zou op louter ecologische gronden op veel meer plaatsen in ons land kunnen groeien dan nu het geval is. Zo beschouwd is het onbegrijpelijk dat er twee verschillende gemeenschappen in ons land voorkomen die elk gekarakteriseerd worden door een eigen waterleliesoort. Toch komen beide waterlelies niet of nauwelijks in elkaars

gezelschap voor en is het *Nymphaeetum candidae* een zeldzame plantengemeenschap.

Hopelijk is uit bovenstaande duidelijk geworden dat het huidige disjuncte voorkomen van de Noordelijke waterlelie waarschijnlijk boven alles een reflectie is van historisch-geografische en niet van standplaatsfactoren. Het verhaal dat de soort vertelt is een verhaal van snelle uitbreiding door breed meanderende rivieren aan het einde van de Pleistocene glaciële periodes, gevolgd door een steeds verder inkrimpend areaal in concurrentie met *Nymphaea alba*, totdat de laatste bastions nog slechts gevonden worden in (eertijds) geïsoleerde delen van het landschap die geleidelijk ongeschikt, dan wel onbereikbaar zijn geworden voor concurrenten. Zo is het *Nymphaeetum candidae* slechts te begrijpen als echo uit een koud verleden. Een echo, want het signaal is vervormd door het aldoor veranderende klimaat en later ook de sterke antropogene ingrepen in het landschap.

DANKWOORD

We want to thank Piotr Sikorski (Warsaw University of Life Sciences) for the kind permission to use his photo of a mass vegetation of *Nymphaea candida*. Dank gaat ook uit naar Laurens Sparrius (Floron) die verspreidingsgegevens verschaftte uit de Floron database.

AN ECHO FROM A COLD PAST: THE *NYMPHAEETUM CANDIDAE* MILJAN 1958 IN THE NETHERLANDS

Nymphaea candida is a rare species which is mainly found in the transition zone from Pleistocene sands and the low peat areas at the western edge of the Drenthian Plateau. Other known localities are scattered over the Drenthian Plateau and in the floodplains of the large rivers in the central part of the country. The Dutch populations of this species are lying more than 150 km west of the nearest populations in northern Germany and more than 450 km west from the closed distribution area of the species, which begins east of the Oder in Poland.

Little is known about the floristic composition of the vegetation in which *Nymphaea candida* is growing in the Netherlands and the character of the observed disjunct distribution (relict or outpost). In this paper we studied the vegetation with *Nymphaea candida* and compared our phytosociological relevés with descriptions of vegetation types with *Nymphaea candida* in the international literature. On the basis of our vegetation description and paleolimnological, palynological and fylogeographical data from the literature, we hypothesised on the character of the remarkable distribution of *Nymphaea candida*.

On the basis of the field work, it is concluded that *Nymphaea candida* is less rare than supposed before: before 2010, the species was found in 18 standard grid cells ('uurhok', 5x5 km²), now, the species is known from 26 grid cells. Especially at the western edge of the Drenthian Plateau, the species is rather common in peat canals and the valleys of small rivers. For the first time for the Netherlands, the occurrence of *Nymphaea × borealis* is confirmed.

From field observations, it can be concluded that *Nymphaea alba* is almost completely lacking in the stands of *Nymphaea candida*. In comparison, the latter is more tolerant to turbulent water, acts more as a pioneer (growing on clean sand without detritus), and is more critical to the Fe-content of the water body. The main

cause for the mutual exclusion of both species seems to be the different rhizome morphology though, resulting in a much denser growth of *Nymphaea alba*. It is argued that most of the relevés with *Nymphaea candida* belong to the *Nymphaeetum candidae* Miljan 1958 (typified in this paper) and not to the very similar *Nymphaeo albae-Nupharetum*, since both character species (*N. candida* and *N. alba* respectively) almost never grow together.

Given the more western distribution border of *Nymphaea candida* in the late Pleistocene and the limited vagility of *Nymphaea* species, we argue that the occurrence of *Nymphaea candida* in the Netherlands is to be interpreted as a relict, which could survive from the early Holocene by absence of *Nymphaea alba* in parts of the landscape. We conclude that the *Nymphaeetum candidae* in the Netherlands cannot be explained satisfactory by ecological factors, but that vegetation history played an crucial role in the survival of *Nymphaea candida* in western Europe.

LITERATUUR

- Ahlfvengren, F. (1904). Die Vegetationsverhältnisse der westpreußischen Moore östlich der Weichsel mit besonderer Berücksichtigung der Veränderung der Flora durch Melioration. Schriften der Naturforschenden Gesellschaft Danzig 11: 241-318.
- Amoros, C. & G. Bornette (2002). Connectivity and biocomplexity in waterbodies of riverine floodplains. Freshwater Biology 47: 761-776.
- Bundesamt für Naturschutz, z.j. FloraWeb: Daten und Informationen zu Wildpflanzen und zur Vegetation Deutschlands, geraadpleegd op 09-02-2013. <http://www.floraweb.de/index.html>
- Busschers, F., C. Kasse, R. Van Balen, J. Vandenbergh, K. Cohen, H. Weerts, J. Wallinga, C. Johns, P. Cleveringa & F. Bunnik (2007). Late Pleistocene evolution of the Rhine-Meuse system in the southern North Sea basin: imprints of climate change, sea-level oscillation and glacio-isostasy. Quaternary Science Reviews 26: 3216-3248.
- Calviño-Cancela, M., C. Ayres Fernández & A. Cordero Rivera (2007). European pond turtles (*Emys orbicularis*) as alternative dispersers of "water-dispersed" waterlily (*Nymphaea alba*). Ecoscience 14: 529-534.
- CBS (2003). Biobase 2003. Register biodiversiteit. CD-ROM, CBS, Voorburg/Heerlen.
- Chepinoga, V.V., E. Bergmeier, S.A. Rosbakh & K.M. Fleckenstein (2013). Classification of aquatic vegetation (Potametea) in Baikal Siberia, Russia, and its diversity in a northern Eurasian context. Phytocoenologia 43: 127-167.
- Dąbrowska, M.A., K. Rola, P. Volkova, J. Suda & J. Zalewska-Gałosz (2015). Genome size and phenotypic variation of *Nymphaea* (Nymphaeaceae) species from Eastern Europe and temperate Asia. Acta Societatis Botanorum Poloniae 84: 277-286.
- FLORON, 2017. Verspreidingsatlas planten, geraadpleegd op 21 mei. <http://www.verspreidingsatlas.nl/planten>
- Frigge, P. (2014). Stipt, versie 7.3.0. Ravon, Nijmegen.

- Gerding, M.A.W. (1995). Vier eeuwen turfwinning. De verveningen in Groningen, Friesland, Drenthe, en Overijssel tussen 1550 en 1950. Landbouw-universiteit Wageningen, Wageningen, 534 pp.
- Giesen, T.G. & G. Van der Velde (1978). De verspreiding van *Nymphaea candida* Presl en *Nymphaea alba* L. in Nederland. *Gorteria* 9: 61-66.
- Haeupler, H. & P. Schönfelder (1989). Atlas der Farn- und Blütenpflanzen der Bundesrepublik Deutschland. Ulmer, Stuttgart, 768 pp.
- Haveman, R. (2015). Het *Festuca ovina*-complex in Nederland. 4. *Festuca csikhegyensis* Simonkai op het Harskampse Zand. *Gorteria* 37: 192-197.
- Haveman, R. & I. De Ronde (2017). Potametea. *Stratiotes* 50/51: 22-26.
- Hejný, S. & Š. Husák (1978). Higher plant communities. In: D. Dykyjová & J. Kvet (red.), Pond littoral ecosystems, Springer Verlag, Berlin, Heidelberg: 23-64.
- Hennekens, S.M. & J.H.J. Schaminée (2001). TURBOVEG, a comprehensive data base management system for vegetation data. *Journal of Vegetation Science* 12: 589-591.
- Hoek, W.Z. (1997). Atlas to Palaeogeography of Lateglacial vegetations: maps of Lateglacial and Early Holocene landscape and vegetation in The Netherlands, with an extensive review of available palynological data. Koninklijk Nederlands Aardrijkskundig Genootschap, Utrecht, 248 pp.
- Jablonska, E. & S. Klosowski (2012). Ecology of rare water plant communities in lakes of north-eastern Poland. *Acta Societatis Botanicorum Poloniae* 81:
- Jeckel, G. (1981). Die Vegetation des Naturschutzgebietes "Breites Moor" (Kreis Celle, Nordwest-Deutschland). *Tuexenia* 1: 185-209.
- Kabatova, K., P. Vit & J. Suda (2014). Species boundaries and hybridization in central-European *Nymphaea* species inferred from genome size and morphometric data. *Preslia* 86: 131-154.
- Kłosowski, S. & H. Tomaszewicz (1989). Habitat conditions of the *Nymphaeetum candidae* Miljan 1958 and *Nupharo-Nymphaeetum albae* Tomaszewicz 1977 dominated by *Nymphaea alba*. *Acta Societatis Botanicorum Poloniae* 58: 613-624.
- Kłosowski, S. & H. Tomaszewicz (1993). Standortsverhältnisse der Gesellschaften mit Dominanz einzelner Nymphaeaceen in Nordost-Polen. *Tuexenia* 75-90.
- Lambinon, J. & F. Verloove (2012). Nouvelle flore de la Belgique, du Grand-Duché de Luxembourg, du Nord de la France et des Régions voisines (Pteridophytes et Spermatophytes). Sixième édition. Jardin botanique national de Belgique, Meise, pp.
- Latowski, K., C. Toma, M. Dąbrowska & E. Zviedre (2014). Taxonomic features of fruits and seeds of *Nymphaea* and *Nuphar* taxa of the Southern Baltic region. *Limnological Review* 14: 83-91.
- Miljan, A. (1958). Toitainetevaeste järvede vegetatsioonist Eesti NSV-s *Acta et commentationes Universitatis Tartuensis* 64: 119-139.
- Moore, P.D. (1970). Studies in the vegetational history of Mid-Wales. *New Phytologist* 69: 363-375.

- Muntendam, J.B., G.D.E. Povel & G. Van der Velde (1996). Morphometric patterns in the *Nymphaea alba-candida* complex. *Acta Botanica Neerlandica* 45: 279-302.
- Nebel, M. (1990). *Nymphaeaceae*. In: O. Sebal, S. Seybold & G. Philippi (red.), *Die Farn- und Blütenpflanzen Baden-Württembergs*. Band 1: Allgemeiner Teil, Spezieller Teil (Pteridophyta, Spermatophyta), Eugen Ulmer, Stuttgart: 223-233.
- Nowak, A., M. Nobis, Z. Dajdok, J. Zalewska-Galosz, S. Nowak, A. Nobis, I. Czerniawska-Kusza, M. Kozak, A. Stebel & R. Bula (2010). Revision of *Nymphaea candida* range-new data on the distribution and habitat preferences of the species in southern Poland. *Acta Societatis Botanicorum Poloniae* 79:
- Oberdorfer, E. (1994). *Pflanzensoziologische Exkursionsflora*. Ulmer, Stuttgart, 1050 pp.
- Passarge, H. (1957). Über Wasserpflanzen-und Kleinröhrichtgesellschaft des Oberspreewaldes. *Abhandlungen und Berichte des Naturkundemuseums Görlitz* 35: 143-152.
- Passarge, H. (1992). Zur Syntaxonomie mitteleuropäischer Nymphaeiden-Gesellschaften. *Tuexenia* 12: 257-273.
- Passarge, H. (1996). *Pflanzengesellschaften Nordostdeutschlands*. I. Hydro- und Therophytosa. J. Cramer, Berlin, Stuttgart, 298 pp.
- Pignatti, S. (1968). Die Verwertung der sogenannten Gesamtarten für die floristische Systematik. In: R. Tüxen (red.), *Pflanzensoziologische Systematik*. Bericht über das internationale Symposium in Stolzenau/Weser 1964 der Internationalen Vereinigung für Vegetationskunde, Verlag Dr. W. Junk N.V., Den Haag: 71-77.
- Pott, R. (1992). *Die Pflanzengesellschaften Deutschlands*. Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart, pp.
- Pott, R. (1995). *Die Pflanzengesellschaften Deutschlands*. 2., überarb. Auflage. Ulmer, Stuttgart, 622 pp.
- Roelofs, J.G.M. & G. Van der Velde (1977). *Nymphaea candida* Presl, een waterlelie nieuw voor Nederland. *De Levende Natuur* 80: 170-186.
- Schaminée, J., L. van Duuren & A. de Bakker (1992). Europese en mondiale verspreiding van Nederlandse vaatplanten. *Gorteria* 18: 57-96.
- Schaminée, J.H.J., S.M. Hennekens & W.A. Ozinga (2012). The Dutch National Vegetation Database. *Biodiversity & Ecology* 4: 201-210.
- Schaminée, J.H.J., J.A.M. Janssen, E.J. Weeda, P.W.F.M. Hommel, R. Haveman, P. Schipper & D. Bal (2015). *Veldgids rompgemeenschappen*. KNNV Uitgeverij, Zeist, 284 pp.
- Schaminée, J.H.J., V. Westhoff & E.J. Weeda (1995). Scheuchzerietea. In: J.H.J. Schaminée, E.J. Weeda & V. Westhoff (red.), *De Vegetatie van Nederland*. Deel 2. Plantengemeenschappen van wateren, moerassen en natte heiden, Opulus Press, Uppsala/Leiden: 263-286.
- Schipper, P.C., B. Lanjouw & J.H.J. Schaminée (1995). Potametea. In: J.H.J. Schaminée, E.J. Weeda & V. Westhoff (red.), *De Vegetatie van Nederland*. Deel 2. Plantengemeenschappen van wateren, moerassen en natte heiden, Opulus Press, Uppsala, Leiden: 65-108.

- Schmid, E. (1944). Kausale Vegetationsforschung. Berichte des Geobotanischen Institut ETH, Stiftung Rübel 35: 44-68.
- Schönfelder, P. (1972). Systematisch-arealkundliche Gesichtspunkte bei der Erfassung historisch-geographischer Kausalitäten der Vegetation, erläutert am Beispiel des *Seslerio-Caricetum sempervirentis* in den Ostalpen. In: E. Van der Maarel & R. Tüxen (red.), Grundfragen und Methoden in der Pflanzensoziologie. Bericht über das internationale Symposium der Internationalen Vereinigung für Vegetationskunde 1970 in Rinteln, Verlag Dr. W. Junk N.V., Den Haag: 279-290.
- Schubert, R., W. Hilbig & S. Klotz (1995). Bestimmungsbuch der Pflanzengesellschaften Mittel- und Nordostdeutschlands. Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg, pp.
- Šmarda, P., J. Šmerda, A. Knoll, P. Bureš & J. Danihelka (2007). Revision of Central European taxa of *Festuca* ser. *Psammophilae* Pawlus: morphometrical, karyological and AFLP analysis. *Plant Systematics and Evolution* 266: 197-232.
- Smits, A., R. Van Ruremonde & G. Van der Velde (1989). Seed dispersal of three nymphaeid macrophytes. *Aquatic Botany* 35: 167-180.
- Smits, H. & V. Tromp (1988). *Litorellion* vegetatie in Nederland in historisch perspectief. Rapport Katholieke Universiteit Nijmegen, Nijmegen, 96 pp.
- Spada, F. (2016). Anecdotal geobotany revised. In: E. Agrillo, F. Attorre, F. Spada & L. Casella, (red.), vol. Book of Abstracts - 25th meeting of the European Vegetation Survey. Dept. Environmental Biology, Sapienza University of Roma, 10.
- Spalek, K. (2011). *Nymphaeetum candidae* Miljan 1933 in Poland. *Acta Societatis Botanicorum Poloniae* 77: 339-343.
- Stortelder, A., J. Schaminée & E. Weeda (2006). Streekeigen natuur: Midden-Drenthe, getekend in het zand. Alterra, Wageningen, 79 pp.
- Šumberová, K. (2011). Vegetace vodních rostlin zakouřených ve dně (Potametea). In: M. Chýtrý (red.), Vegetace České republiky 3. Vodní a mokřadní vegetace, 3, Academia, Prague: 100-247.
- Tichý, L. (2002). JUICE, software for vegetation classification. *Journal of Vegetation Science* 13: 451-453.
- Tison, J.-M. & B. de Foucault (red) (2014). *Flora Gallica. Flore de France. Biotope, Mèze.*
- Tomaszewicz, H. (1977). Proposal of new syntaxonomic classification of *Myriophyllo-Nupharetum* W. Koch 1926 phytocenoses and their distribution. *Acta Societatis Botanicorum Poloniae* 46: 423-436.
- Tutlin, T. & D. Webb (2010). *Nymphaeaceae*. In: T. Tutlin, N. Burges, A. Chater, J. Edmondson, V. Heywood, D. Moore, S. Walters & D. Webb (red.), *Flora Europaea*. Vol. 1. *Psilotaceae to Platanaceae*, Cambridge University Press, Cambridge: 246-247.
- Uotila, P. (2001). *Nymphaeaceae*. In: B. Jonsell (red.), *Flora Nordica* 2. *Chenopodiaceae to Fumariaceae*, The Bergius Foundation/The Royal Swedish Academy of Sciences, Stockholm: 216-224.

- Vahle, H.C. & E. Preising (1990). Potametea Tx. ex Prsg. 1942. Laichkraut- und Seerosen-Gesellschaften. In: E. Preising, H.C. Vahle, D. Brandes, H. Hofmeister, J. Tüxen & H.E. Weber (red.), Die Pflanzengesellschaften Niedersachsens - Bestandsentwicklung, Gefährdung und Schutzprobleme. Wassen- und Sumpfpflanzengesellschaften des Süßwassers., 20/8, Niedersächsisches Landesamt für Ökologie - Abt. Naturschutz, Hannover: 101-128.
- Van der Meijden, R. (1990). Heukels' Flora van Nederland. Wolters-Noordhoff, Groningen/Houten, 662 pp.
- Van der Meijden, R. (1996). Heukels' Flora van Nederland. Wolters-Noordhoff, Groningen/Houten, 676 pp.
- Van der Meijden, R. (2005). Heukels' Flora van Nederland. Wolters-Noordhoff, Groningen/Houten, 685 pp.
- Van der Velde, G., C. Custers & M. De Lyon (1986). The distribution of four nymphaeid species in the Netherlands in relation to selected abiotic factors. In: (red.), vol. Proceedings EWRS/AAB 7th Symposium on Aquatic Weeds. Quorn Selected Repro Loughborough, 363-368.
- Van Donselaar, J., L. Kop & E. Voo (1961). On the vegetation of former river beds in the Netherlands. Wentia 5: 1-85.
- Volkova, P.A. & A.B. Shipunov (2007). Morphological variation of Nymphaea (Nymphaeaceae) in European Russia. Nordic Journal of Botany 25: 329-338.
- Volkova, P.A., P. Trávníček & C. Brochmann (2010). Evolutionary dynamics across discontinuous freshwater systems: rapid expansions and repeated allopolyploid origins in the Palearctic white water-lilies (Nymphaea). Taxon 59: 483-494.
- Weber-Oldecop, D. (1975). Die Glanzendweisse Seerose (Nymphaea candida Presl). in der Lunenburger Heide. Gottinger Flor. Rundbr 9: 86-87.
- Weeda, E.J., J.H.J. Schaminée & L. Van Duuren (2000). Atlas van Plantengemeenschappen in Nederland deel 1: Wateren, moerassen en natte heiden. KNNV Uitgeverij, Utrecht, 334 pp.
- Werkgroep Florakartering Drenthe (1999). Atlas van de Drentse Flora. Schuyt & Co., Haarlem, 798 pp.
- Westhoff, V., P.A. Bakker, C.G. Leeuwen, E.E. Van der Voo & R. Westra (1970). Wilde planten; flora en vegetatie in onze natuurgebieden Dl. 1. Algemene inleiding, duinen, zilte gronden. Vereniging tot behoud van natuurmonumenten in Nederland, 320 pp.
- Westhoff, V., J.H.J. Schaminée & A.H.F. Stortelder (1995). De analytische fase van het vegetatieonderzoek. In: J.H.J. Schaminée, A.H.F. Stortelder & V. Westhoff (red.), De vegetatie van Nederland. Deel 1. Inleiding tot de plantensociologie - grondbeginselen, methoden en toepassingen, Opulus Press, Uppsala, Leiden: 63-80.

Contactgegevens

Rense Haveman

Email: rense.haveman@wur.nl