

Eén der meest fascinerende verschijnselen, waarmee de natuur ons confronteert, is ongetwijfeld de zonering, het verschijnsel, dat onder invloed van één of meer milieufactoren het vegetatiedek en de dierenwereld zich differentieëren in een aantal aan elkaar evenwijdig lopende gordels. Dit verschijnsel is reeds lang bekend, en menig onderzoeker heeft er zich al mee bezig gehouden. De grootste bekendheid geniet zonder twijfel de horizontale zonering der vegetatiegordels van pool tot evenaar. In de gebieden boven de poolcirkel vinden we de toendra, begroeid met mossen, lichenen, kruiden en dwergstruiken. In meer gematigde streken volgen respectievelijk de gordel der naaldbossen, de gordel der zomer-groene loofbossen, de gordel der steppen en woestijnen, de gordel der savannen, en tenslotte binnen de keerkringen de tropische regenwouden. Deze zonering is zo groots en uitgestrekt, dat het maar weinigen vergund is, haar met eigen ogen te aanschouwen.

Maar naast horizontale zijn er ook verticale zoneringen. Reeds vanouds heeft b.v. het gordelsgewijze voorkomen van verschillende vegetatietypen in het gebergte de aandacht getrokken. Op de toppen vindt men daar de zone der eeuwige sneeuw, welke door algen en koudetolerante bloemplanten bewoond wordt. Van hoog naar laag volgen dan de zone van de alpenweiden, de zone der dwergstruiken, de coniferenzone en de loofboszone. Ofschoon deze zonering eerder in het oog springt bevinden we ons in Nederland in een minder gunstige positie, om haar te bestuderen.

Niettemin kennen we in ons land ook een fraai voorbeeld van verticale zonering langs de oevers van onze plassen en de zee. Deze zonering speelt zich af over een zeer korte verticale afstand en is voor iedereen waarneembaar.

Als we langs een oever wandelen, zal één der eerste dingen, die aan ons opvallen, ongetwijfeld zijn, dat de flora boven de waterspiegel een andere is, dan die er onder. We zullen tevens opmerken, als het waterlichaam maar voldoende groot is, dat een bepaalde strook boven de waterlijn wordt vochtig gehouden door het spatwater. Als gevolg hiervan wijkt de vegetatie van deze „spatzone” sterk af van de er boven gelegen, niet door de spetters beïnvloede gordel der landplanten. Beneden de waterlijn neemt de intensiteit van het licht snel af, en ook de samenstelling ervan verandert, daar de blauwe stralen veel dieper doordringen dan de rode. Daar voor de fotosynthese van de planten het licht onontbeerlijk is, beperken deze zich tot de bovenste waterlagen. Hun benedengrens wordt dus door het licht bepaald.

Het water is immer onrustig; een oppervlak als een spiegel behoort tot de uitzonderingen. Vandaar dat wij rond de waterlijn een speciale zone kunnen opmerken, welke tengevolge van de golfslag het ene moment met water is bedekt, maar het volgende ogenblik geheel droog valt, de „golfslagzone”.

Alle tot nu toe genoemde verschijnselen kunnen we terugvinden langs kanalen, plassen, meren en getijloze zeeën. De meeste zeeën kennen evenwel de getijbeweging, waarbij een bepaalde strook van de kust gedurende laag water droogvalt en bij hoog water ondergedompeld is. Deze „getijden-



De stormgordel bij West Terschelling, de enige plaats in ons land waar een goed ontwikkelde grijze zone voorkomt. Het struikvormige licheen is *Ramalina siliquosa*; de lichte korsten met de donkere apothecieën behoren tot *Lecanora* sp.

April 1958. — (Foto Den Hartog)

zone" is equivalent met de golfslagzone der stilstaande wateren. Zij hebben n.l. het afwisselend droogvallen en weer geïnundeerd worden gemeen, doch de periode is verschillend. In de golfslagzone zal de uitdroging een te verwaarlozen factor zijn, in de getijdenzone speelt deze een enorme rol. In het volgende zal ik mij beperken tot de zeekust. Allereerst zullen we de zojuist geschetste zones nader definiëren om vervolgens enige universele biologische verschijnselen te bespreken, welke met de zonering gepaard gaan.

Als we op een rotskust of de steenglooiing van een dijk van boven naar beneden gaan, beginnen we met de terrestrische gordel, het land. In de aan de zee grenzende gebieden is de invloed van de zee nog merkbaar, b.v. door de invloed van de zilte zeewind. Deze strook, waar bij ons een gedeelte van het polderland en de duinstreek toe gerekend kunnen worden, wordt a l l i t t o r a a l genoemd, maar behoort strikt genomen niet meer tot de kust. Daarom zullen we er hier verder geen aandacht aan besteden, en direct overgaan tot de bespreking van de spatzone, het s u p r a - l i t t o r a a l.

Het s u p r a l i t t o r a a l is de gordel, die geheel onder de invloed van de branding staat. Het is gelegen tussen de fysiologische brandingsgrenslijn en de fysiologische hoogwaterlijn, die in het algemeen iets boven gemiddeld hoogwater ligt.

Deze gordel is niet homogeen. We kunnen haar verdelen in een bovenste

supralittorale of stormgordel en een onderste supralittorale of brandingsgordel. De laatste staat voortdurend onder invloed van het spatwater en draagt een vegetatie van algen, korstvormige en bladachtige lichenen en soms een enkele zoutverdragende hogere plant. Het bovenste supralittoraal staat daarentegen slechts bij stormweer onder invloed van het spatwater; zij wordt gekarakteriseerd door halofiele hogere planten, struikvormige en bladachtige lichenen en zelfs mossen. De bovengrens is uitermate grillig, en in hoge mate afhankelijk van de intensiteit van de branding, de luchtvochtigheid en de zonnestraling; het is de lijn waarboven de brandingsspetters geen invloed meer hebben.

De benedengrens van het supralittoraal wordt gevormd door de fysiologische hoogwaterlijn of lituslijn. Deze valt niet samen met de gemiddelde hoogwaterlijn, daar ook andere factoren als golfslag, zonnestraling en zelfs de aard van het substraat deze grens beïnvloeden.

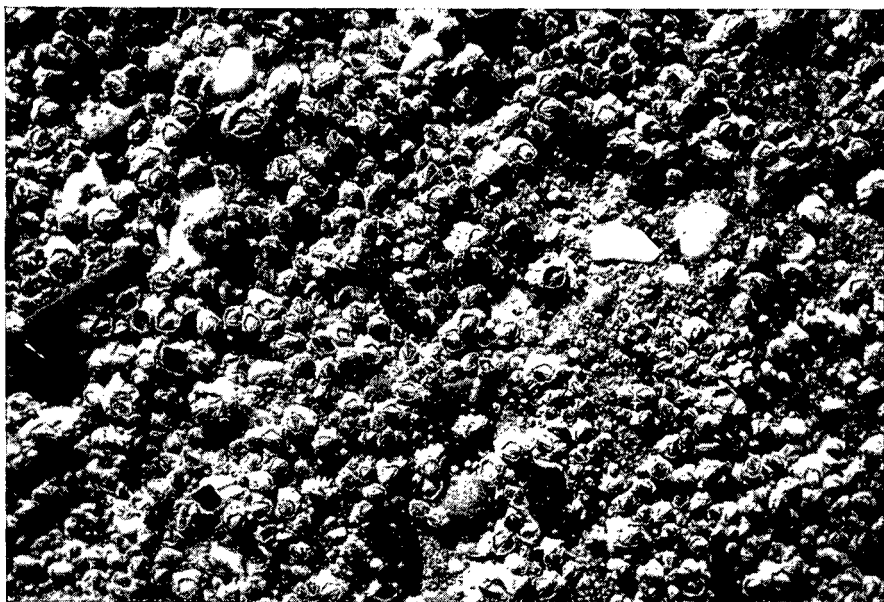
De breedte van de supralittorale gordel is zeer wisselend in zelfs dicht bij elkaar gelegen gebieden. In beschutte baaien is ze zeer smal, op aan de open oceaan grenzende rotsen zeer breed. Op de Fär Öer met haar kille vochtige klimaat bedraagt de breedte zelfs 30 m.

Beneden de spatzone ligt de eulittorale gordel. Aan de getijdenkusten is deze benaming synoniem met de hier vaak gebruikte term „getijdenzone”, terwijl we in getijloze wateren van „golfslagzone” kunnen spreken. De Franse benaming „zone de la balancement de la mer” geeft eigenlijk wel de meest juiste definitie. De benedengrens van het eulittoraal valt aan getijkusten ongeveer samen met de gemiddelde laagste waterstand bij springtij, aan getijloze kusten met de gemiddelde laagste waterstand.

De getijzone is niet homogeen, daar de milieufactor „droogvallen” een gradiënt vertoont van hoog tot laag. De strook vlak onder de hoogwaterlijn wordt slechts een korte tijd ondergedompeld, de strook onmiddellijk boven de springeblijn valt slechts een korte tijd droog. Als complicatie komt hierbij dat de getijden niet altijd dezelfde amplitudo hebben. Elke 14 dagen hebben we een keer springtij met maximale getijdenamplitudo en een keer doottij met minimale amplitudo. Het gevolg hiervan is, dat er binnen de getijdenzone een aantal kritische grenzen voorkomen, waar boven of waar beneden bepaalde soorten niet meer vermogen te leven. Het resultaat is, dat we een aantal zones kunnen onderscheiden in de eulittorale gordel, gekarakteriseerd door bepaalde wieren en dieren.

Beneden het eulittoraal strekt zich het sublittoraal uit. Van deze gordel valt slechts het bovenste randje bij zeer lage springebstanden droog, de rest is altijd ondergedompeld. De benedengrens van het sublittoraal wordt in het algemeen daar getrokken, waar de algenvegetatie ophoudt. Individuele algen dalen soms nog dieper af. Binnen het sublittoraal treedt ook weer zonering op, tengevolge van de zich met de diepte wijzigende lichtcondities. Aan onze kust merken we dat niet zo, daar het geschikte substraat voor de algen al ophoudt, lang voordat de mogelijke benedengrens der algenvegetatie is bereikt. Zo komen in het Kanaal nog algenvegetaties voor op 35 m. diepte, in de Middellandse Zee zelfs tot meer dan 100 m. diepte. De diepste opgaven van algenvegetaties worden gemeld van de Balearen en de Kanarische eilanden, waar men nog een algenvegetatie vond op 180—200 m.

De zone beneden het sublittoraal wordt elittoraal genoemd. Ze wordt gekenmerkt door dierengemeenschappen, waarover we nog slecht



De zeepokkengemeenschap in het hoogste deel van de eulittorale gordel bestaat uit *Balanus balanoides* en de immigrant *Elminius modestus*.

IJmuiden, juni 1958. — (Foto Den Hartog)

zijn ingelicht.

De verschillende, hierboven gedefiniëerde zones, dikwijls regionen genoemd, zijn in de natuur niet altijd even eenvoudig af te grenzen. Voor bepalingen van de gemiddelde hoogste en laagste waterstanden is een serie waarnemingen nodig, welke zich liefst over een reeks van jaren moet uitstrekken. Vandaar dat men getracht heeft deze grenzen te correleren met in de natuur duidelijk waarneembare lijnen, zoals de grenzen van sommige associaties en soorten. En niet zonder succes. De grens tussen supralittoraal en eulittoraal, de fysiologische hoogwaterlijn bleek samen te vallen met de benedengrens van de door het zwarte korstvormige lichen *Verrucaria maura* gevormde associatie. Enkele verspreid groeiende *Verrucaria*'s dalen dieper af, doch de grens van de homogeen aaneengesloten *Verrucaria*-begroeiing valt samen met de benedengrens van de spatzone. Ook de zeepok *Balanus balanoides* heeft een zeer scherpe bovengrens welke ongeveer met de gemiddelde hoogwaterlijn samenvalt.

De bovengrens van het sublittoraal bleek samen te vallen met de bovengrens van de associatie van *Laminaria saccharina* (suikerwier) en *L. digitata* (vingerwier). Deze biologische grenzen zijn natuurlijk van een beperkte geldigheid, daar genoemde soorten slechts een beperkt areaal hebben. Het is de grote verdienste van T. A. en A. Stephenson (1949), die al ruim 30 jaar de zonering langs de kusten van alle werelddelen hebben bestudeerd, een systeem op te stellen aan de hand van biologische gegevens. Op het door hen gegeven patroon hebben vele onderzoekers doorgeborduurd. Ofschoon er nog vele hiaten in onze kennis zijn, mag toch wel als vaststaand worden aangenomen, dat een aantal

kosmopolitische, over de gehele wereld verspreide, biologische verschijnselen de verschillende zones karakteriseren.

Zo wordt de stormgordel gekenmerkt door een zone van grijze blad- en struikvormige lichenen. Waar we ook ter wereld een goed ontwikkelde stormgordel vinden, of het nu Noord West Europa, Nieuw Zeeland of West Indië betreft, de zone van grijze lichenen is aanwezig. Het handelt natuurlijk wel steeds om verschillende soorten, ja vaak zelfs andere geslachten en families, maar het aspect is in al deze streken volkomen gelijk.

Voor de brandingsgordel, die er direct naar beneden op aansluit, werden ook universele verschijnselen opgemerkt. Het hoogste gedeelte van deze gordel wordt altijd ingenomen door een zone van gele en oranje folieuse korstmossen, de „gele zone”. Er onder vinden we overal ter wereld een zwarte zone. Deze kan samengesteld zijn uit korstvormige lichenen, soms vervullen ook blauwwieren deze rol; het resultaat blijft echter hetzelfde: een diep zwarte gordel. Slechts zelden is de kleur afwijkend. Op de kalkrotsen van het Kanaal is de zwarte gordel, als gevolg van de aldaar dominerende *Chrysophyceae* (goudwieren), echter bronsgroen tot bruin gekleurd.

Eveneens vinden we in deze zone vele kleine mollusken van het geslacht *Littorina* (aliekruiken) of nauwe verwanten hiervan. Deze soorten bewonen voor een deel ook de getijdenzone, maar komen in de grootste aantallen in de spatzone voor. Samenvattend noemt men ze de „littorinide” slakken. In ons land speelt *Littorina saxatilis* deze rol, zuidelijker is het vooral *L. neritoides*. Maar er zijn streken, waar wel meer van deze mollusken de spatzone kenmerken. Van Florida wordt vermeld, dat er wel 9 littoriniden voorkomen, welke de spatzone weer differentiëren in een drietal smallere gordels.

Ook de eulittorale gordel vertoont enige universele verschijnselen, waarvan de zeepokkengordel in het bovenste deel wel het meest opvallend is. Bij ons vormt *Balanus balanoides* vaak uitgestrekte gemeenschappen, tegenwoordig bijgestaan door de immigrant *Elminius modestus*, welke in haar stamland Zuid Oost Australië en Nieuw Zeeland een dergelijke rol vervult. Waar ook ter wereld, overal komt op geschikte plaatsen in het hoogste deel der getijdenzone een zeepokkengordel voor. Dikwijls is ook in het benedengedeelte van het eulittoraal een zeepokkengordel aanwezig, samengesteld uit andere soorten.

Een ander kenmerk vormen de „patelloïde” slakken, de verzamelnaam der schaalhorens. In West Europa is het voornamelijk het geslacht *Patella*, dat de getijdenzone bewoont. In Noord Amerika is *Patella* vervangen door *Acmaea* en de longslak *Siphonaria*, beide van het hoedjestype.

De bovenrand van het sublittoraal valt volgens T. A. en A. Stephenson samen met de bovengrens van een zone met opvallende dominante organismen. In de koude en gematigde zeeën zijn het de reusachtige Laminariaceae, die voor deze zone karakteristiek zijn. In de subtropische en tropische zeeën zijn het bruinwieren van de familie der Sargassaceae (*Cystoseira*, *Sargassum*, *Turbinaria*), welke het aspect bepalen, soms ook koralen. Plaatselijk, b.v. in Zuid Afrika en Zuid Oost Australië kunnen tunicaten van het geslacht *Pyura* de rol van dominant vervullen. Voor de diepere gedeelten der sublittorale gordel heeft men nog geen vergelijkingen opgesteld.

Typering van de standaardzoning in de Zuidelijke Noordzee.				
Region		Basiszoning	Standaardzoning	
			Basiszoning	Nevenzoning
supra-littoraal	storm-zone	grijze lichenen	Ramalina siliquosa	
	spat-zone	gele lichenen	Caloplaca + Xanthoria	
		zwarte zone	Verrucaria maura of Calothrix scopulorum (blauwwier)	
		Littorinide slakken	Littorina saxatilis (+ L. neritoides)	
eulittoraal (getijden-zone)		zeepokkengordel Patelloïde slakken	Hoog: Balanus balanoides + Elminius modestus Laag: B. crenatus Patella vulgata	Pelvetia canaliculata Fucus spiralis Fucus vesiculosus + Ascophyllum nodosum Fucus serratus Polysiphonia-Chaetomorpha
sublittoraal		Grote bruinwieren	Laminaria digitata + L. saccharina	

De hierboven geschetste biologische zonering wordt de „basiszoning” genoemd. De verschijnselen van de basiszoning springen in het algemeen op de meest aan de branding geëxponeerde plaatsen het meest naar voren. Daarnaast treden nog allerlei andere zoneringsverschijnselen op, die wel voor zeer grote gebieden karakteristiek zijn, doch geenszins universeel zijn, b.v. de overbekende zonering van de Fucaceae. Op minder geëxponeerde plaatsen zijn deze verschijnselen veelal gesuperponeerd op de basiszoning. In een bepaald gebied kunnen we dus een karakteristieke „standaardzoning” aantreffen, welke bestaat uit een combinatie van de basiszoning en de „regionale nevenzoning”. In het schema wordt hiervan een overzicht gegeven met een typering van de standaardzoning der Zuidelijke Noordzee. Afwijkingen van het schema komen herhaaldelijk voor, tengevolge van allerlei lokale milieu-omstandigheden. Zandoverspoeling, gebrek aan licht, zoutgehalteschommelingen, enz. maken dikwijls, dat zich het normale zoneringsbeeld niet kan instellen, maar dat doet natuurlijk niets aan het gegeven schema af, daar het daarbij om vergelijking van de verschillende zoneringen in groter verband gaat.

De hier beschreven basiszoning is slechts geldig voor de rotskusten. Voor de zandstranden is een volkomen analoge basiszoning beschreven, maar het voert te ver, er in het bestek van dit artikeltje nader op in te gaan. Voor de wadden en slikken is een dergelijke zonering nog niet vastgesteld. vermoedelijk als een gevolg van de grote uitgestrektheid der terreinen, waardoor allerlei horizontaal werkende factoren, de verticale zonering verstoren.