

Over herkenning, voorkomen en oecologie van Weegbreefonteinkruid (*Potamogeton coloratus* Hornem.) in Nederland

Kees (C.)J.W. Bruin (Herenstraat 18, 1797 AH Den Hoorn, Texel)

On the identification, occurrence and ecology of Fen pondweed (*Potamogeton coloratus* Hornem.) in the Netherlands

Potamogeton coloratus has probably always been a rare species in the Netherlands and it was assumed to be extinct in this country until recently.¹ Since 1978, when it was rediscovered on the West Frisian Isle of Texel, it has been recorded at several places in the Dutch sand dunes, on the isles of Texel, Voorne and Schouwen.

A remarkable increase has been observed, probably as a result of turf stripping operations in wet dune slacks. Fen pondweed has appeared as a colonist in the clear, shallow and unpolluted water of the newly formed dune-pools, together with a number of other rather rare plant species, often in combination with large amounts of stoneworts. Relevés of such sites are rendered in Table 2. Table 3 shows seven relevés of older slacks, outside the turf-stripping areas. In these, marsh species are prevailing, whereas the true hydrophytes and stoneworts are represented less prominently.

Although *Potamogeton coloratus* and *P. polygonifolius* usually grow in rather different habitats (the first one usually in calcareous water, the second usually in mildly acid water), both were observed together in four of the Texel localities, a combination which was known thusfar only from the Hebrides (Tiree, Benbecula¹⁸ and Skye⁴¹) and the Irish west coast (Connemara).⁴² The Isle of Texel seems to be the only place outside the British Isles where this phenomenon can be seen.

Inleiding

Weegbreefonteinkruid is een vanouds in Nederland zeldzaam voorkomende waterplant. Nadat de soort in de negentiende eeuw op een aantal locaties was aangetroffen, werd ze lange tijd als een in ons land uitgestorven soort beschouwd.¹ Pas in 1978 werd *Potamogeton coloratus* door J.G. Witte van Staatsbosbeheer in een oude, in het voorgaande jaar opgeschoonde, drinkkolk in het Grote Vlak op Texel aangetroffen en door Van der Ploeg² als zodanig gedetermineerd. In de laatste jaren is het aantal groeiplaatsen van *P. coloratus* zowel op Texel³ als op Voorne⁴ aanzienlijk toegenomen als gevolg van het afplaggen/uitbaggeren van een aantal natte duinvalleien. Hieronder zullen het milieu en de vegetatietypen waarin de soort in ons land is aangetroffen nader aan de orde komen. Daarbij zal enig accent gelegd worden op het voorkomen op Texel. Dit heeft twee redenen: in de eerste plaats zijn er van de groeiplaatsen op Voorne al vrij uitvoerige gegevens voorhanden door onderzoek van de K.U. Nijmegen^{4 22}, iets dat voor de Texelse groeiplaatsen niet geldt. In de tweede plaats treden op de Texelse locaties met Weegbreefonteinkruid deels nogal wat andere begeleidende soorten en vegetatietypen op dan op Voorne.

Omdat de herkenning van de soort in ons land een tijdlang problemen heeft gegeven, zal echter eerst op de determinatiekenmerken van dit fonteinkruid worden ingegaan.

Determinatiekenmerken

Dat *Potamogeton coloratus* zo lang als een in Nederland uitgestorven soort is beschouwd, was een direct gevolg van onjuiste determinaties: tussen 1867 (de laatste negentiende-eeuwse vondst) en 1978 is de soort diverse malen verzameld, maar telkens niet als zodanig herkend.⁵ De plant werd abusievelijk aangezien voor *Potamogeton alpinus*, *P. gramineus*, *P. lucens* of *P. polygonifolius*. Niet alleen in Nederland, maar ook in het buitenland, bijvoorbeeld in België⁶ en Duitsland⁷, is verwarring met een of meer van de zojuist genoemde soorten opgetreden. De determinatie van breedbladige fonteinkruiden is dan ook niet altijd even eenvoudig. Voor algemene informatie en determinatietabellen betreffende deze groep van waterplanten wordt verwezen naar Clason⁸ en Van der Ploeg¹ en naar de Flora van Nederland.⁹

Om het beeld van *Potamogeton coloratus* nog wat verder aan te scherpen en verwarring met een van de vier genoemde, verwante fonteinkruiden te voorkomen is het wenselijk hieronder enkele aspecten nader te bespreken.

Habitus – Volgens Van der Ploeg¹ is *P. coloratus* een gemakkelijk kenbare soort, die minder veelvormig is dan de meeste andere breedbladige fonteinkruiden. Dit laatste mag dan in vergelijking met enkele andere breedbladige soorten, bijvoorbeeld *P. gramineus* of *P. polygonifolius*, opgaan, de plasticiteit van Weegbreefonteinkruid is nog altijd aanzienlijk. Preston¹⁰ spreekt in zijn *Potamogeton*-monografie dan ook over “de aanzienlijke variatie in habitus en bladvorm” van *P. coloratus* en ook diverse Duitse auteurs, o.a. Roweck et al.⁷ en Meltzer¹¹ hebben daarop gewezen. Deze morfologische variatie is hoofdzakelijk een gevolg van de variatie in standplaatsfactoren als waterdiepte en aard van het substraat en derhalve niet van taxonomische betekenis.¹²

In het algemeen vertoont *P. coloratus* zich als een fonteinkruid van gemiddeld postuur waarvan zowel de aardragende als de lager aan de stengel geplaatste bladen in vergelijking met die van zijn verwanten relatief breed en kort gesteeld zijn. Een voorbeeld van een ‘typisch’ exemplaar is te vinden in Figuur 1a.

Als regel is de bladsteel (veel) korter dan de bladschijf, maar ook de lengteverhouding tussen bladsteel en bladschijf⁷ is vrij variabel.

Doorgaans vormt de korte bladsteel een punt van verschil met de lange bladstelen van *P. polygonifolius*, maar een enkele keer treft men van de laatste soort ook wel planten aan met zeer korte bladstelen aan de drijfbladen. De ondergedoken bladen van *P. gramineus* en *P. alpinus* zijn niet gesteeld maar zittend, en alleen daardoor al te onderscheiden van die van *P. coloratus*. Bovendien zijn deze bij de eerste soort voorzien van kleine tandjes langs de bladrand.

Afmetingen – De Flora van Nederland⁹ geeft de afmetingen van *P. coloratus* aan in de orde van grootte van 30–60 cm, terwijl Flora Neerlandica⁸ 50 cm als maximale lengte opgeeft. Voor het gros van de planten gaan deze op herbariumexemplaren gebaseerde waarden wel op. De afmetingen die de soort in het veld haalt vertonen echter een grotere spreiding, die voornamelijk bepaald lijkt te worden door de waterdiepte. In ondiep water kan men regelmatig volledig ontwikkelde, vruchtdragende planten van 15–20 cm hoogte vinden. Anderzijds kunnen in relatief diep water planten gevonden worden die tot één meter lang kunnen worden.

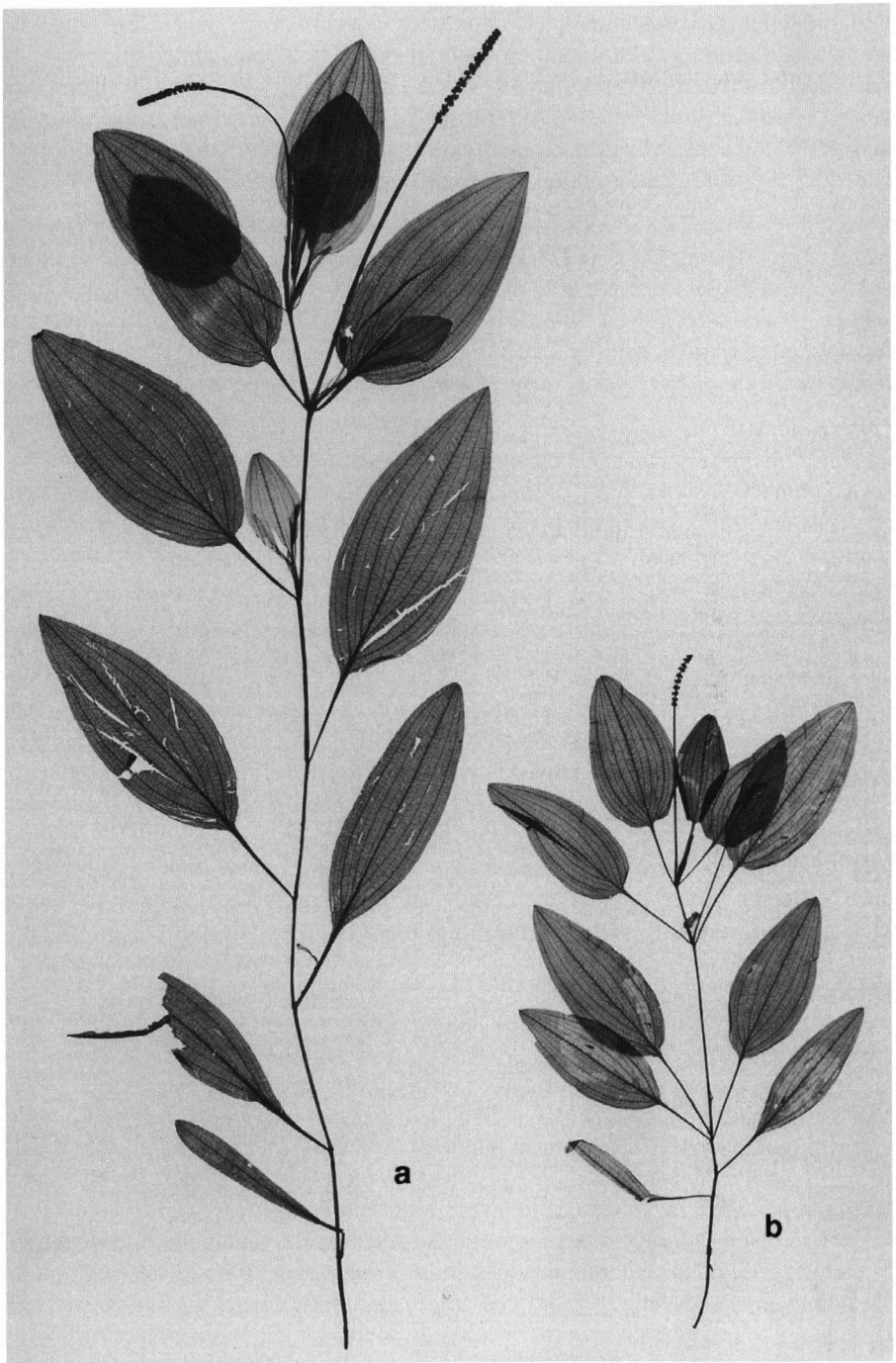


Fig. 1. *Potamogeton coloratus* Hornem. – a. Normaal ontwikkeld exemplaar (Texel, Pompevlak, 6/7/95); b. tenger exemplaar (Texel, De Buiten Muy, 3/8/95).

Behalve in lengte kunnen de planten ook sterk verschillen in forsheid. De tenerste planten zijn aan te treffen in ondiep water boven een zuivere zandbodem, waar de voedingsomstandigheden minimaal zijn (zie Fig. 1b en 2c). Op voedselrijkere, wat venige bodems daarentegen treft men de meest robuuste (maar niet noodzakelijkerwijs langste) planten aan, waarvan de bladschijf maximaal 15 cm lang en 5,5 cm breed kan worden en de stengels tot drie keer zo dik zijn als bij tangere planten.

Vertakking – In de Nederlandse literatuur wordt gesteld dat de stengels van *P. coloratus* onvertakt zijn. Dit is in het algemeen juist, maar men treft zo nu en dan toch ook wel vertakte exemplaren aan. Bij planten uit relatief diep water zitten de vertakkingen vooral onder aan de stengel. In ondiep water kunnen ook planten aangetroffen worden waaraan de talrijke vertakkingen juist boven aan de stengel voorkomen.¹³ In Figuur 2b zijn licht vertakte, ondergedoken groeiende planten te zien.

Differentiatie in drijvende en ondergedoken bladen en landbladen – Binnen de groep van breedbladige fonteinkruiden wordt in de Nederlandse literatuur primair een onderscheid gemaakt tussen soorten die alleen ondergedoken bladen vormen en soorten die zowel submerse als drijvende bladen kunnen produceren. *Potamogeton coloratus* wordt altijd tot de laatste categorie gerekend. Daarbinnen zou zij zich van haar verwanten onderscheiden doordat de ondergedoken en de drijvende bladen beide even dun en doorzichtig zouden zijn.

Deze opvatting behoeft enige nuancering. Bij beschouwing van goed ontwikkeld herbariummateriaal van *P. coloratus* met diverse spadevormige, aardragende bladen boven aan de stengel kan men gemakkelijk de indruk krijgen te maken te hebben met drijfbladen, die dan inderdaad even doorzichtig zijn als de submerse bladen. Bij nauwkeurige waarneming aan levende populaties in het veld zal men echter kunnen vaststellen dat de soort niet of nauwelijks drijfbladen in de strikte zin van het woord produceert. De bovenste, aardragende bladen kunnen zich in volkomen submerse toestand goed in hun karakteristieke vorm ontwikkelen. Bij veel populaties bereiken deze bladen het wateroppervlak helemaal niet, bij andere reiken de bladen tot aan of vlak onder de waterspiegel. Zulke populaties maken daardoor de indruk ‘verdrongen’ te zijn. Waar de soort gemengd met één van de soorten met echte, leerachtige drijfbladen groeit, valt het contrast tussen beide bladtypen sterk op (zie Fig. 3). Echte – van meet af aan aan het wateroppervlak gevormde en ontplooiende – drijfbladen worden zoals gezegd maar zelden gevormd. Zulke drijfbladen van *P. coloratus* zijn duidelijk minder doorschijnend dan de overige bladen van de plant, maar (veel) minder leerachtig en waterafstotend dan de drijfbladen van de overige soorten. Ze zijn wat hun bladoppervlak aangaat niet te onderscheiden van de landbladen die de soort bij droogvallen doorgaans in overvloed produceert. Deze landbladen zijn klein, vrijwel rond van vorm en relatief zeer kort gesteeld (zie Fig. 2a).

In feite staat *P. coloratus* dus enigszins tussen beide genoemde hoofdgroepen binnen de breedbladige fonteinkruiden in. Daarbij is met name de neiging van de plant om enerzijds weinig of geen echte drijfbladen te vormen en anderzijds wel veel landbladen te produceren heel merkwaardig; de soorten die nooit echte drijfbladen maken (bijv. *P. lucens* en *P. perfoliatus*) vormen ook geen landbladen en omgekeerd geldt dat soorten die gemakkelijk landbladen vormen (bijv. *P. polygonifolius*) als regel ook volop drijfbladen produceren.

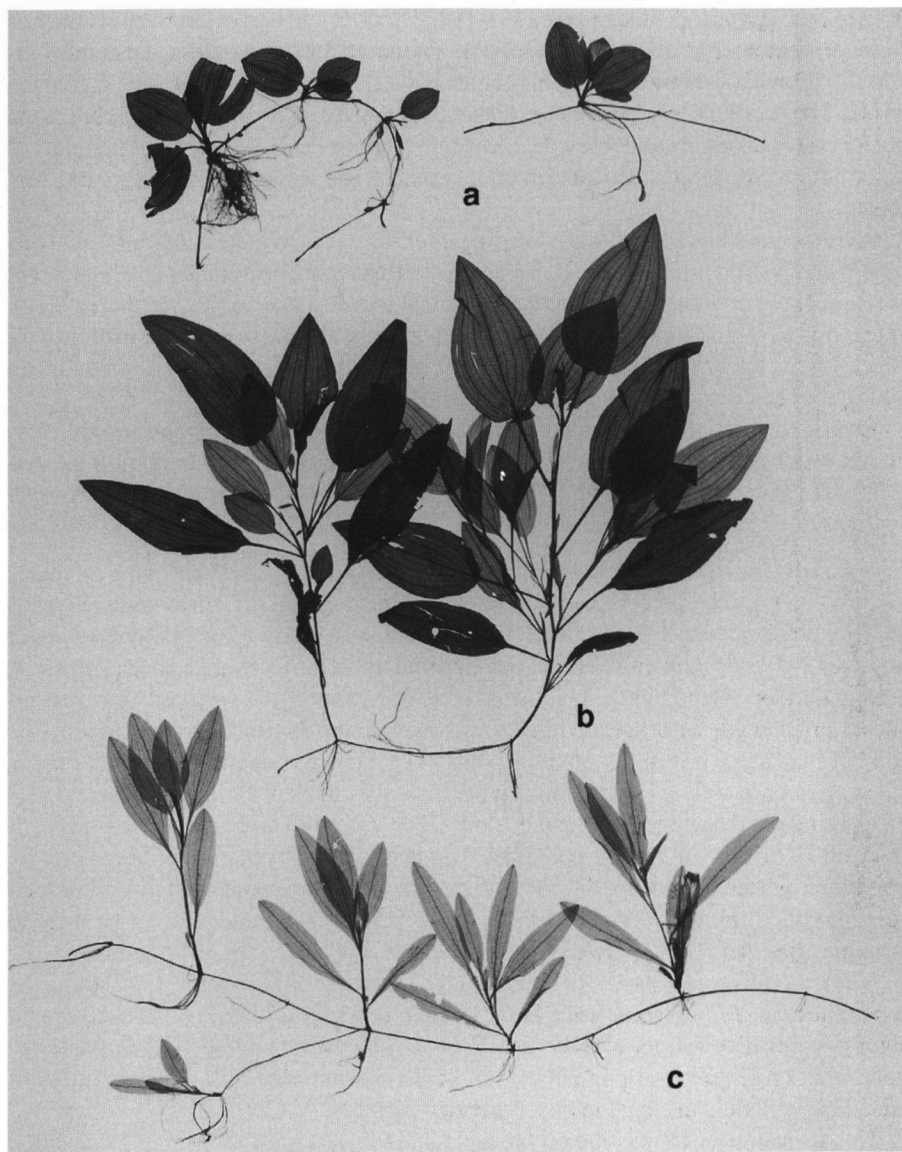


Fig. 2. *Potamogeton coloratus* Hornem. – a. Grondbladen/landvorm (Texel, Het Dulenvlakkie, 8/95); b. ondergedoken bladen met wortelstok (Texel, De Buiten Muy, 8/95); c. ondergedoken bladen met wortelstok, maar veel smaller (Texel, Landje van Klaas Kok, 28/6/95).

Nog enkele bijzondere bladkenmerken – Behalve de bij de bespreking van de habitus reeds gememoreerde kenmerken moeten hier nog twee bladkenmerken genoemd worden die dikwijls – hoewel zeker niet constant – aanwezig zijn, maar die ik in geen enkele flora vermeld vond. De betreffende kenmerken zijn te vinden aan aardragende bladen van volkomen ondergedoken levende planten. Zulke bladen kunnen min of meer hol en overlans gegolfd zijn en bovendien een fijn gekroesde bladrand vertonen.

Aardragende bladen met deze twee kenmerken lijken vrij sterk op die van *P. lucens*¹⁴ en zijn bij mijn weten nooit bij de soorten met echte drijfbladen waargenomen. Bij de volkomen ondergedoken levende planten van *P. lucens* en *P. perfoliatus* daarentegen is een fijne kroezing van de bladrand normaal. Deze overeenkomst met dit tweetal wijst andermaal op de intermediaire positie die *P. coloratus* tussen de beide hoofdgroepen binnen de breedbladige fonteinkruiden inneemt.

Overigens vallen beide zojuist besproken kenmerken alleen op aan levend, vers uit het water gehaald materiaal. Bij het drogen en platdrukken van herbariumplanten gaan deze kenmerken verloren. Ook hier blijkt weer dat voor determinaties niets boven de levende plant gaat ...

Nervatuur – Dikwijls wordt de fraaie netvormige nervatuur van de bladen in de literatuur als een typisch kenmerk van *P. coloratus* gememoreerd. Bij ondergedoken planten lijkt de nervatuur lichter van kleur dan de rest van het blad, in het herbarium en bij tegen het licht houden is dit net andersom. Op de foto's (Fig. 1 en 2), die beide deels met doorvallend licht zijn gemaakt is de nervatuur goed zichtbaar. Aan vers uit het water gehaalde aardragende bladen valt vaak op dat de nerven aan de bovenzijde van het blad sterk boven het bladmoes uitsteken. Aan de onderzijde van het blad is het omgekeerde, dus een opbolling van het bladmoes te zien. Ook door de fraaie nervatuur en de zijdeachtige glans aan de onderzijde van het blad lijkt de soort soms vrij sterk op *P. lucens*. In grote trekken heeft de laatste soort echter meer langwerpige, nog korter gesteelde bladen, die bovendien voorzien zijn van een spitse bladtop met een dikwijls uittredende nerf en fijne tandjes langs de bladrand. Verder hebben de steunblaadjes van *P. lucens* twee duidelijke kielen, die bij *P. coloratus* ontbreken.

Veel moeilijker is het onderscheid met ondergedoken bladen van sommige populaties van *P. polygonifolius*. Deze kunnen qua vorm, kleuring en nervatuur in sommige gevallen zozeer met die van *P. coloratus* overeenkomen dat vegetatieve, volkomen ondergedoken populaties van beide soorten eigenlijk niet met honderd procent zekerheid van elkaar te onderscheiden zijn.

Ook de stengel-anatomie, die bij breedbladige fonteinkruiden in sommige gevallen goed bruikbare determinatiekenmerken (zelfs op soortsniveau) kan opleveren^{15 16}, biedt in dit geval geen uitkomst, aangezien *P. coloratus* en *P. polygonifolius* wat dit aspect aangaat geheel met elkaar overeenkomen.

Kleur van de plant – De wetenschappelijke naam *P. coloratus* houdt een verwijzing in naar het 'kleurige', dat wil zeggen rossige uiterlijk dat de plant vaak vertoont. In welke mate deze roodkleuring van het blad optreedt, lijkt voornamelijk bepaald te worden door de hoeveelheid licht die de planten ontvangen. Planten in dieper water en planten die min of meer door helophyten overschaduwde worden, kunnen van onder tot boven volkomen groen zijn. Bij zeer veel planten zijn de lagere delen groen



Fig. 3. Geheel ondergedoken *Potamogeton coloratus* en *P. gramineus* met drijfbladen (Texel, geplagde strook langs de Moksloot, 3/9/95).

en treedt hoger aan de stengel een geleidelijke verandering naar de rossige kleur op. Halverwege de stengel zitten – vooral bij forsere planten – vaak bladen waarvan de nervatuur rood is en het bladmoes groen, wat een fraai contrast oplevert. Planten in ondiep, helder en sterk door de zon beschenen water tenslotte kunnen vrijwel van onder tot boven rood gekleurd zijn.

Verwarring van *P. coloratus* met *P. alpinus*⁵ is waarschijnlijk het gevolg van de al te snelle conclusie dat de planten vanwege hun rossige uiterlijk ‘dus’ wel tot het Rossig fonteinkruid zullen behoren. Deze determinatiefout is eenvoudig te voorkomen: *P. alpinus* heeft zittende in plaats van gesteelde ondergedoken bladen, die bovendien sterk gegolfd en lancetvormig zijn. De drijfbladen van de soort zijn spatelvormig en hebben een leerachtig oppervlak, en de vruchtjes zijn duidelijk groter dan die van Weegbreefonteinkruid.

Bloeiwijzen en vruchtjes – Over het algemeen bloeit en fructificeert de soort in ons land overvloedig.¹⁷ De aren zijn heel rijkbloemig, per aar komen dikwijls tachtig tot honderd of meer vruchtjes voor. Dat is duidelijk meer dan bij de andere soorten.

De meestal helder groene vruchtjes van de soort zijn de kleinste van alle inlandse Fonteinkruid-soorten.¹⁸ Toch moet men zich er voor hoeden om alleen op dit kenmerk af te gaan. Aan drie verschillende populaties van *P. polygonifolius* werden op Texel namelijk normaal ontwikkelde vruchten aangetroffen die even groot (d.w.z. hoog) waren als die van Weegbreefonteinkruid. Wel was in dat geval de hoogte/breedte-verhouding, net als bij vruchten van normale afmetingen van Duizendknoopfonteinkruid, duidelijk anders dan bij Weegbreefonteinkruid. De laatste zijn namelijk

relatief hoger en smaller van vorm. Bovendien hebben de vruchtjes van *P. polygonifolius* een andere, donkerder en meer bruingroene kleur dan die van *P. coloratus*.

Concluderend kan gesteld worden dat Weegbreefonteinkruid, als men eenmaal met de variatie binnen de soort en de verschillen met verwante soorten vertrouwd is, in de regel een goed herkenbare plant is. Toch is het voor een zekere determinatie wel noodzakelijk om tenminste over aardragende bladen te kunnen beschikken, waaraan bij voorkeur ook nog aren met ontwikkelde vruchten voorkomen.

Seizoensdynamiek en voortplanting

Potamogeton coloratus komt in zijn seizoensritme sterk overeen met *P. polygonifolius*, zoals in het verleden door Heslop Harrison¹⁸ op de Britse Eilanden al duidelijk gesignaleerd is. Beide soorten overwinteren – indien mogelijk¹⁹ – groen, dus met een behoorlijk dicht dek van ondergedoken bladen. In het voorjaar lopen deze wintergroene planten snel uit en al vroeg in de lente vormen zich de eerste bloeiwijzen. Volgens de Flora van Nederland⁹ valt de bloeitijd tussen juni en september. Dit kan iets verruimd worden. Op 12 mei 1995 werden op Texel op enkele locaties waar de soort samen met de vroegbloeiende¹ *P. polygonifolius* voorkomt van beide soorten al bloeiende populaties waargenomen. De hoofdbloei valt in juni en juli, daarna neemt de bloeiactiviteit in de meeste populaties snel af.

Jonge populaties komen in het jaar waarin ze door kieming zijn opgekomen waarschijnlijk maar voor een klein deel tot bloeien. Onder 71 op dit punt gecontroleerde populaties op plagelocaties op zuidelijk Texel werden aan slechts 14 populaties bloeiwijzen aangetroffen. Zulke populaties bloeiden pas in augustus of begin september.

Doorgaans steken de bloeiaren van de soort, net als die van de meeste van haar verwanten, tijdens de bloei boven het wateroppervlak uit. De bestuiving verloopt dan via de wind. Op verschillende Texelse groeiplaatsen van de plant nam ik echter aan geregeld gecontroleerde populaties waar dat de ontwikkeling van de aar, de bloei, bestuiving en vruchtzetting zonder problemen in continu ondergedoken toestand doorlopen kunnen worden. In de Oecologische Flora²⁰ wordt deze onderwaterbestuiving alleen voor *P. pusillus* en *P. pectinatus* vermeld.

Tijdens de bloei blijven de lager aan de stengel geplaatste ondergedoken bladen volkomen gaaf. Dit is een belangrijk contrast met *P. polygonifolius*, waarvan de ondergedoken bladen dikwijls al tijdens de bloei aan het afsterven zijn en later in het seizoen zelfs totaal verdwenen kunnen zijn.²¹

Op groeiplaatsen die in de loop van de zomer droogvallen vormen beide soorten volop landbladen. *Potamogeton polygonifolius* kan in drooggevallen staat zelfs nog doorbloeien en vruchtzetten, wat ik bij Weegbreefonteinkruid nimmer waarnam. Wanneer het waterpeil in de nazomer en herfst na regenval weer flink stijgt, treedt nog een belangrijk verschil in dynamiek tussen beide soorten aan het licht. Dan blijkt namelijk dat *P. polygonifolius* onmiddellijk op het stijgen van de waterstand reageert door nieuwe drijfbladen te vormen of stengels van bestaande drijfbladen te verlengen en zodoende aan het wateroppervlak te blijven.¹ Planten van drooggevallen populaties van *P. coloratus* beginnen onder dezelfde omstandigheden wel met de vorming van ondergedoken bladen, maar vertonen geen enkele neiging om net als Duizend-

knoopfonteinkruid het stijgende water “bij te benen”. Dit verschil in reactie was in september 1995 na flinke regenval goed waarneembaar op alle locaties waar beide soorten pal naast of zelfs door elkaar groeiend voorkomen.

Standplaatstypen

Weegbreefonteinkruid is in ons land vrijwel alleen aangetroffen in het kustgebied, waar het gevonden is in duinplasjes en inlagen.

In het geval van duinplassen kan het zowel om plasjes in primaire als in secundaire valleien gaan. In secundaire valleien kan de soort vervolgens zowel in natuurlijke uitblazingsvalleien als in door menselijk graafwerk ontstane poelen voorkomen. In vrijwel alle gevallen gaat het overigens om relatief kleine duinplasjes. De meeste groeiplaatsen op Voorne⁴ bevinden zich zelfs in uitgesproken kleine poeltjes of drinkkolken. In duinplassen van wat grotere afmeting, zoals de Binnen Muy of het Brede Water, is de soort bij ons nimmer aangetroffen, hoewel ze er op verschillende plaatsen in de naaste omgeving wel te vinden is. Het lijkt er op dat de soort de relatief sterke golfslag die in zulke grotere duinplassen kan optreden niet op prijs stelt.

Op alle locaties in de duinen is sprake van een in de loop van het jaar tamelijk sterk schommelende waterstand. Veel groeiplaatsen kunnen in een vrij droge zomer voor kortere of langere tijd droog komen te staan. Groeiplaatsen waar de soort in principe nooit droog kan komen te staan zijn in het duingebied verre in de minderheid. In het algemeen is Weegbreefonteinkruid dan ook een soort van ondiep water of moerasvegetaties. Niettemin is ze elders, bijvoorbeeld in meren in Zuid-Duitsland^{7 11}, soms ook in vrij diep water met veel doorzicht aangetroffen, tot op diepten van vijf meter!

De groeiplaatsen in inlagen waarin de soort is gevonden waren deels gelegen in moerassen en poelen, deels in sloten, zelfs pal achter de zeedijk.⁸ Op zulke plaatsen groeide *P. coloratus* op Noord- en Zuid-Beveland en op Schouwen. Vermoedelijk ging het hier ook steeds om groeiplaatsen in relatief ondiep water: Van den Bosch verzamelde bij Wemeldinge ook de landvorm van de soort. Voor zover bekend is ze in vrij recente tijd alleen in de Zouten Haard op Schouwen nog in dergelijk milieu aangetroffen, maar gericht zoeken op vergelijkbare locaties met relatief schoon water zou wellicht nog verrassingen kunnen opleveren.

Van de enige binnenlandse vindplaats, een poeltje bij Beek bij Nijmegen, waar de soort in 1902 door Stomps⁵ verzameld werd, is niets naders bekend.

Beheer van groeiplaatsen

Slechts enkele van de locaties waarop de soort in recente tijd is aangetroffen worden niet actief beheerd. Dit zijn de oorspronkelijke – d.w.z. niet-afgeplagde – groeiplaatsen in de Buiten Muy op Texel en die in het Watergat op Schouwen. De groeiplaats waar de soort in 1987 in het Pompevlak op Texel werd aangetroffen werd met enige regelmaat gemaaid, en hetzelfde geldt voor de groeiplaats in de Libellenvallei op Voorne.⁴

Veruit de meeste recente groeiplaatsen op Texel en Voorne hebben hun ontstaan echter te danken aan beheer in de vorm van plag- of graafwerk dat in de loop van de

negentiger jaren in de desbetreffende valleien werd uitgevoerd. In hoeverre de soort zich op zulke nieuw ontstane groeiplaatsen zonder vervolgbeheer bij voortgaande vegetatiesuccessie zal kunnen handhaven, moet nog blijken. Het voorkomen op de genoemde niet actief beheerde locaties bewijst dat dit althans in sommige situaties mogelijk is. Maar het sluit niet uit dat de soort op andere plaatsen wel degelijk een actief beheer behoeft voor haar bestendige voorkomen. Met name het snelle verschijnen vanuit de zaadbank (zie verderop) op plaglocaties waarvan de soort in het geheel niet bekend was, geeft aan dat de plant bij voortgaande successie op den duur weggeconcurrereerd kan worden.

Inmiddels wordt op het grootste deel van de in de laatste jaren ontstane groeiplaatsen al een actief beheer in de vorm van maaien of beweiden toegepast. Of de laatste beheersvorm op den duur gunstig is voor een soort als *P. coloratus* staat niet vast. Met name in situaties waarin het gaat om relatief kleine poelen in een beweidingsgebied waarin voor het overige niet veel open water voorkomt, ligt het gevaar van eutrofiëring op de loer. Vooral runderen gaan graag het water in, laten hun uitwerpselen en urine er in vallen en zorgen voor opwerveling van slib en dus voor troebeling van het water. Bij onderzoek op Voorne^{4 22} werd al een indicatie van een verhoogde ammoniak-concentratie in frequent door vee bezochte poelen geconstateerd. Uit buitenlands onderzoek²³ is bekend dat *P. coloratus* uiterst gevoelig is voor verhoogde ammoniak-concentraties.

Overigens dreigt niet alleen van de kant van een eventuele te sterke beweidingsinvloed een gevaar van eutrofiëring. Hoge dichtheden van pleisterende meeuwen²² en verwilderde 'Grauwe' ganzen²⁴ kunnen in opgeschoonde duinplassen dezelfde effecten geven en het van oorsprong voedselarme milieu nivelleren. Hieruit blijkt dat zelfs het van de gebruikelijke vormen van 'sluipende' watervervuiling gevrijwaarde milieu van een duinplas nog kwetsbaar kan zijn voor invloeden die de waterkwaliteit in een reservaat 'van binnen uit' ongunstig kunnen beïnvloeden.

Enkele opmerkingen over de waterkwaliteit

In het algemeen geldt *P. coloratus* als een plant die bij uitstek indicatief is voor basisch, helder en onvervuild water, zoals onder meer uit in Duitsland^{7 11} uitgevoerd onderzoek naar voren is gekomen.

Voor zover er waterkwaliteitsgegevens van Nederlandse groeiplaatsen beschikbaar zijn, wijzen deze in dezelfde richting. Gegevens van de groeiplaatsen op Voorne waaruit dit blijkt zijn te vinden in de gerefereerde literatuur.^{4 22} In het geval van de Texelse groeiplaatsen kon vrijwel alleen beschikt worden over een aantal éénmalige bemonsteringsgegevens²⁵ uit 1995. Deze zijn te vinden in Tabel 1 en hebben alle betrekking op monsterpunten waarvan vegetatieopnamen in de Tabellen 2 en 3 te vinden zijn. De gegevens in Tabel 1 geven een duidelijke indicatie van voedselarm water, in de zin dat de aanwezigheid van ammoniak, fosfaat, nitraat en nitriet in de waterlaag gering is. Later in het groeiseizoen werden, deels op dezelfde groeiplaatsen die in Tabel 1 opgenomen zijn, nog enkele monsters²⁶ genomen. Op dat moment waren de gemeten waarden voor fosfaat, ammoniak, nitraat en nitriet zelfs extreem laag te noemen. Vermoedelijk was op dat moment het grootste deel van de in het water aanwezige voedingsstoffen opgeslagen in de weelderig ontwikkelde onderge-

Tabel 1. Waterkwaliteitsgegevens van enkele groeiplaatsen van *Potamogeton coloratus* op Texel.

Monster nr.	Opn. nr.	Tabel nr.	pH	EGV	Cl ⁻	PO ₄ ³⁻	NH ₄ ⁺	Fe ³⁺	SO ₄ ²⁻
1	5	2	9.30	532	105	0,01	0,2	0,05	20
2	6	2	8.80	435	55	0,04	0	0,20	35
3	2	2	9.14	423	45	0,05	0	0,25	32,5
4	11	2	8.05	474	50	0	0,28	0,06	5
5	10	2	8.30	451	55	0,02	0,61	0,70	0
6	4	2	9.65	406	45	0,01	0,14	0,04	30
7	1	2	9.60	775	95	0	0,25	0,10	25
8	7	3	7.85	905	100	0	0,56	0,24	5

EGV-waarden in micro-Siemens/cm, overige waarden in mg/l. Monsternamen op 2/6/95.

doken waterplantenvegetatie. Om een beter beeld te krijgen van de voedselrijkdom van de groeiplaatsen, zou het nodig zijn om ook over gegevens betreffende de samenstelling van het bodemvocht en de bodem te kunnen beschikken. Deze zijn in milieus met een rijke vegetatie van ondergedoken waterplanten vaak wat voedselrijker dan de waterlaag.^{22 27}

De direct tijdens de monsternamen in het veld bepaalde pH-waarden waren doorgaans (zeer) hoog, wat overigens overdag niet ongebruikelijk is in sommige duinplassen met een rijke waterplantenvegetatie.²⁷ De gemeten EGV (Elektrisch Geleidings Vermogen)-waarden waren eveneens tamelijk hoog, zodat het water waarin de soort groeit als elektrolytisch aan te merken valt. Op geen van de recent op Texel en Voorne bemonsterde locaties was het water echter als brak te bestempelen. Anders lag dit op de groeiplaatsen waar de soort in 1987 in het Pompevlak werd ontdekt. Van drie hier genomen, wederom eenmalige, watermonsters²⁸ lag het chloridegehalte boven 550 mg/l, zodat dit water als zwak tot matig brak aan te duiden viel. Ook de groeiplaatsen waarop de soort in het verleden op Noord- en Zuid-Beveland is aangetroffen zijn, gezien hun ligging vlak achter de zeedijk, vermoedelijk deels brak geweest.

Begeleidende vegetatie

Voor het geven van een schets van de begroeiingen waarin Weegbreefonteinkruid voorkomt, kon beschikt worden over 31 Braun-Blanquet-opnamen van groeiplaatsen op Texel, Voorne, Schouwen en de enige groeiplaats in de Belgische duinen, in de Fonteintjes bij Blankenberge.²⁹ Aanvullende informatie was te vinden in soortenlijsten met Tansley-opnamen van De Wit⁴ uit alle poelen op Voorne waarin de soort in recente tijd is aangetroffen.

Binnen de vegetaties waarin de soort in de duinen optreedt kan in de eerste plaats een onderscheid gemaakt worden tussen uitgesproken pioniervegetaties in recent afgeplagde poelen enerzijds en meer "gerijpte" begroeiingen in oudere valleien anderzijds. Opnamen uit pioniermilieus zijn te vinden in Tabel 2, terwijl Tabel 3 zeven opnamen van niet of nauwelijks actief beheerde groeiplaatsen bevat.

Tabel 2. Vegetatieopnamen met *Potamogeton coloratus* in recent afgeplagde valleien op Texel.

Opnamenummer	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
Oppervlakte (m ²)	16	2	6	2	6	1,5	2	16	6	2,5	4	6
Totale bedekking (%)	90	30	100	95	80	60	100	90	90	90	50	100
Waterdiepte (cm)	130	23	30	70	30	23	30	25	50	20	21	45
Vaatplanten												
<i>Alisma plantago-aquatica</i>	+	1	2m	+
<i>Callitriche hamulata</i>	+	2b
<i>Echinodorus ranunculoides</i>	2m	.	.	1	.	.
<i>Juncus articulatus</i>	.	2m	.	.	.	1	.	.	.	1	.	.
<i>Juncus bulbosus</i>	.	2m	.	.	.	+
<i>Juncus subnodulosus</i>	1	+
<i>Lemna minor</i>	+	+	1
<i>Myriophyllum spicatum</i>	+	+	+	+	.
<i>Myosotis scorpioides</i>	+	1	+
<i>Persicaria amphibia</i>	+	+	.	.
<i>Phragmites australis</i>	.	.	2a	.	.	.	1	2m	.	.	1	2a
<i>Potamogeton coloratus</i>	4	2a	1	2b	3	2b	1	2b	1	3	2b	2b
<i>Potamogeton gramineus</i>	5	2a	.	.	.
<i>Potamogeton natans</i>	2a	.	+	2a
<i>Potamogeton polygonifolius</i>	2b	2b	2a	+	.	2b	2a	.
<i>Potamogeton pusillus</i>	+	.	2m	1	1	1	2m
<i>Ranunculus flammula</i>	2m	.	.	.	+	.
<i>Samolus valerandi</i>	1	.	.	.	2a	.
<i>Veronica catenata</i>	3	.	+
Kranswieren												
<i>Chara aspera</i>	.	.	5	.	2a	.	5	.	+	.	.	.
<i>Chara contraria</i>	.	.	.	1	2a	.	1
<i>Chara delicatula</i>	.	+	.	.	.	3	.	.	5	+	.	4
<i>Chara globularis</i>	1	.	.	.	+	+	1	.
<i>Chara major</i>	.	.	.	5	3	+	.	.	1	+	.	.
<i>Chara vulgaris</i>	.	.	.	2b	+	1	.	1
Mossen												
<i>Amblystegium riparium</i>	2a	.	2a
Soortenaantal	2	6	4	5	7	7	7	6	11	16	15	14

Legenda:

Opn. 1, 3 en 7: De Buiten Muy, km-hok 9.13.55, 12/6 en 3/8/95. Opn. 2 en 6: Het Dulenvlak, km-hok 9.43.11, 2/6/95. Opn. 4: Landje Klaas Kok, km-hok 9.43.11, 26/5/95. Opn. 5: Het Gat van Jacobsbol, km-hok 9.43.11, 26/5/95. Opn. 8: Plagstrook langs Moksloot, km-hok 9.43.22, 26/8/95. Opn. 9 t/m 12: Vallei nabij Pompstation, km-hok 9.43.11, 2, 26 en 30/6/95. Opnamen: C.J.W.Bruin.

Addenda:

Opn. 2: *Cladium mariscus* +; opn. 5: Draadwier 1; opn. 8: *Zannichellia palustris* subsp. *pedicellata* +; opn. 10: *Galium palustre* +; opn. 11: *Hippuris vulgaris* +; opn. 12: *Typha latifolia* +.

Tabel 3. Vegetatieopnamen met *Potamogeton coloratus* in niet-geplagde valleien.

Opnamenummer	1	2	3	4	5	6	7
Oppervlakte (m ²)	2	9	10	10	20	2	4
Totale bedekking (%)	70	50	100	90	50	?	80
Waterdiepte (cm)	23	30	20	15	50	?	50
Vaatplanten							
<i>Agrostis stolonifera</i>	+	+	.
<i>Alisma plantago-aquatica</i>	+	+	+	1	.	.	.
<i>Bolboschoenus maritimus</i>	.	.	+	.	.	.	2m
<i>Echinodorus ranunculoides</i>	+	+	+	+	.	.	.
<i>Eleocharis palustris</i> s.s.	2m	+	2m	1	.	.	+
<i>Equisetum fluviatile</i>	+	2m	.	+	.	.	.
<i>Galium palustre</i>	1	.	1
<i>Hydrocotyle vulgaris</i>	.	.	+	+	+	.	2a
<i>Lemna trisulca</i>	+	+	.	.	1	.	.
<i>Mentha aquatica</i>	2b	+	+	+	2a	1	2a
<i>Persicaria amphibia</i>	+	+	+	+	2b	3	1
<i>Phragmites australis</i>	.	.	1	+	+	2	2m
<i>Potamogeton coloratus</i>	3	3	2b	2a	2a	2	1
<i>Ranunculus baudotii</i>	.	+	1	1	.	.	.
<i>Rumex hydrolapathum</i>	+	1	+	+	3	.	.
<i>Samolus valerandi</i>	+	.	4	4	.	.	.
<i>Schoenoplectus tabernaemontani</i>	+	2m	+	+	.	.	.
<i>Typha angustifolia</i>	.	.	+	2m	.	.	.
<i>Veronica catenata</i>	.	.	+	.	+	.	.
Kranswieren							
<i>Chara aspera</i>	.	.	1	.	.	.	1
<i>Chara globularis</i>	.	+	1	1	.	.	.
Soortenaantal	11	12	17	17	21	6	12

Legenda:

Opn. 1 t/m 4: Het Pompevlak, km-hok 9.43.22, 3/6/87 en 20/6/90. Opn. 5: Watergat, Schouwen, km-hok 42.25.32, 22/7/87. Opn. 6: De Fonteintjes, Blankenberge, België, 14/9/88. Opn. 7: De Buiten Muy, km-hok 9.13.55, 12/6/95. Opnamen 5 en 6: E.J. Weeda, overige opnamen: C.J.W. Bruin.

Addenda:

Opn. 4: *Myosotis laxa* +, *Potamogeton natans* +; opn. 5: *Callitriche* spec. +, *Carex disticha* +, *Equisetum palustre* +, *Iris pseudacorus* +, *Juncus subnodulosus* 1, *Lythrum salicaria* +, *Myosotis scorpioides* +, *Oenanthe fistulosa* 1, *Salix repens* +, *Stellaria palustris* +, *Veronica scutellata* 1; opn.6: *Drepanocladus aduncus* 3; opn.7: *Campylium polygamum* 3, *Scorpidium scorpioides* 1.

In pioniervegetaties heeft men zowel op Texel als op Voorne dikwijls te maken met een sterk aandeel van kranswieren in de begroeiing. Op Texel werden acht kranswiersoorten in gezelschap van Weegbreefonteinkruid aangetroffen. Zes daarvan, alle behorend tot het geslacht *Chara*, zijn in de opnamen van Tabel 2 te vinden. Een zevende *Chara*-soort, *C. canescens* is een typische brakwaterplant.³⁰ Deze zeldzame soort werd in 1990 samen met *C. aspera* en *Potamogeton coloratus* waargenomen in een

ondiepe poel naast een *Bolboschoenus maritimus*-gordel in het Pompevlak. Dit was een van de in de vorige paragraaf gememoreerde groeiplaatsen van *P. coloratus* in brak water aldaar. Het achtste kranswier, *Tolypella glomerata*, komt in de vegetatieopnamen weliswaar niet voor, maar was op twee Texelse locaties met Weegbreefonteinkruid aanwezig. Dezelfde kranswieren, minus *Chara canescens*, werden op Voorne⁴ in de wateren met Weegbreefonteinkruid aangetroffen. Ook in buitenlandse literatuur, o.a. uit Groot-Brittannië¹⁰ en Frankrijk³¹, wordt het prominente voorkomen van Characeae op veel groeiplaatsen van Weegbreefonteinkruid gememoreerd. Soms ontbreken deze kranswieren echter ook in (delen van) recent afgeplagde valleien volledig, zie opnamen 1 en 8 van Tabel 2, waarin alleen maar vaatplanten voorkomen.

Verder valt op dat *P. coloratus* op Zuid-Texel door liefst vijf andere *Potamogeton*-soorten vergezeld kan worden.³² Slechts één daarvan, *P. gramineus*, werd ook op Voorne regelmatig in haar gezelschap gezien. Bovendien werd de soort daar op één locatie samen met *Groenlandia densa* (= *Potamogeton densus*) gevonden, een soort die op Texel ontbreekt. Andere frequente begeleiders van *P. coloratus* in afgeplagde valleien op beide eilanden zijn *Alisma plantago-aquatica*, *Echinodorus ranunculoides*, *Mentha aquatica*, *Myosotis laxa* en *Veronica catenata*.

Naarmate de vegetatie veroudert zal van nature het aandeel van de kranswieren meestal afnemen en dat van helophyten toenemen. Op sommige plaglocaties met een vermoedelijk wat voedselrijkere bodem, waarin mogelijk ook tijdens het afplaggen nog wat wortelresten zijn achtergebleven, kan men na twee groeiseizoenen reeds waarnemen dat het evenwicht zich van een pure waterplantenvegetatie in de richting van een open helophytenbegroeiing verschuift, zie bijv. opnamen 10 t/m 12 van Tabel 2. Op zulke plaatsen neemt de soortenrijkdom van de vegetatie ook duidelijk toe ten opzichte van de door kranswieren en/of fonteinkruiden gedomineerde vegetaties.

In Tabel 3 zijn enkele voorbeelden bijeengebracht van incidenteel gemaaide of in het geheel niet (meer) actief beheerde vegetaties in oudere valleien. Deze vegetaties zijn geen van alle meer als pure waterplantenvegetaties op te vatten, daarvoor is het aandeel moerasplanten in de opnamen te groot. Ook het aspect dat deze vegetaties in het veld te zien geven is anders dan dat van de begroeiingen van Tabel 2. Van enige afstand ziet men überhaupt geen open water, alleen een vrij ijle moerasvegetatie met onder meer *Persicaria amphibia*, *Iris pseudacorus* en *Rumex hydrolapathum* als opvallende elementen. Ook een ijle groei van riet en biezen is meestal wel op zulke plaatsen aanwezig. Alleen waar dergelijke vegetaties incidenteel gemaaid worden (opnamen 1 t/m 4) maken pioniers uit de Waterpunge-Oeverkruid-gemeenschap als *Samolus valerandi*, *Echinodorus ranunculoides*, *Ranunculus baudotii* en enkele kranswieren een kans. Waar geen enkel actief beheer plaats vindt, zie opnamen 5 t/m 7, overheerst een mengeling van waterplanten en helofyten. In vergelijking met de opnamen van Tabel 2 is het aandeel van de kranswieren en fonteinkruiden in deze oudere successiestadia zowel kwantitatief als kwalitatief veel lager.

Aparte vermelding verdient tenslotte het voorkomen in het ongeplagde deel van de Buiten Muy (opn. 7), waar *P. coloratus* nog gezamenlijk voorkomt met de mossen *Scorpidium scorpioides* en *Campylium polygamum* en soms ook met *Drepanocladus sendtneri*. De combinatie van Weegbreefonteinkruid met zulke "rich-fen" mossen is in Nederland tegenwoordig alleen van deze locatie bekend, maar is in het buitenland (zie volgende paragraaf) op tal van plaatsen in kalkmoerassen aangetroffen.

Vergelijking met enkele buitenlandse gegevens

Bij vergelijking van de bovenstaande vegetatiegegevens van Nederlandse groeiplaatsen van Weegbreefonteinkruid met die van een aantal buitenlandse groeiplaatsen^{7 31 33 34}, valt op dat de soort in het buitenland deels in enkele andere biotopen en begroeiingstypen voorkomt dan bij ons te lande. In Zuid-Duitsland³⁴ is hij vooral bekend geworden van stromend water van sloten en beken. *Potamogeton coloratus* komt daar met name gezamenlijk voor met *Agrostis stolonifera*, *Berula erecta*, *Juncus subnodulosus*, *Groenlandia densa*, *Mentha aquatica* en *Rorippa nasturtium-aquaticum*, soms ook in wateren waarin de aanwezigheid van planten als *Sparganium erectum*, *Potamogeton pectinatus*, *P. pusillus*, *Iris pseudacorus* en *Sagittaria sagittifolia* niet direct een bijzonder voedselarm milieu suggereert.

Duidelijk anders van karakter zijn de groeiplaatsen in stilstaand of heel zwak stromend, uiterst ondiep of tijdelijk droogvallend water waarin Weegbreefonteinkruid voorkomt in kalkmoerassen waarin door Knobbies en/of Galigaan gedomineerde vegetaties³³ een belangrijke rol spelen. Met name in kleine poeltjes, kwelstroompjes of eventueel afwateringsgreppels in zulke moerassen komt de soort samen met o.a. *Scorpidium scorpioides*, *Chara*- en *Utricularia*-soorten voor.³⁵ Zulke groeiplaatsen zijn meestal te vinden op kwelplekken in kalkrijk heuvelland.

In vlakker terrein, bijvoorbeeld in het "Fenland" in East Anglia en de Picardie³¹ in West-Frankrijk, komen meer uitgestrekte basische moerassen voor waarvan de verlandingsvegetaties een tamelijk sterke gelijkenis vertonen met onze moerassen in de Vechtstreek en Noordwest-Overijssel.³⁶

In diverse stadia van de verlanding speelt Weegbreefonteinkruid hier een rol. In jonge successiestadia komt de soort voor in open water in poelen en sloten, waarin hij vergezeld wordt door veel kranswieren, soms ook door *Sparganium natans*. Daarnaast is hij ook aan te treffen in begroeiingen die een mengeling van waterplanten – met verlanders als *Phragmites australis*, *Juncus subnodulosus*, *Cladium mariscus*, *Carex elata* en *C. lasiocarpa* – te zien geven.

Dat *Potamogeton coloratus* nooit in Nederland in de laagveenmoerassen in de Vechtstreek, de Langstraat en Noordwest-Overijssel is aangetroffen, zal vermoedelijk te maken hebben met het feit dat het grondwater waardoor deze gebieden gevoed worden (of werden) niet kalkrijk genoeg was voor de soort. Kalkmoerassen in de strikte zin kunnen deze laagveengebieden dan ook niet genoemd worden.

Het laatste geldt eveneens voor natte duinvalleien, waarin weliswaar een behoorlijk aantal soorten uit kalkmoerassen kan voorkomen, maar waarvan de vegetatie in andere opzichten toch ook weer wezenlijk van die van echte kalkmoerassen afwijkt.³⁷ Op de recente locaties met Weegbreefonteinkruid is alleen in de Buiten Muy sprake van een ruimtelijke context (*Cladium mariscus*-vegetaties, *Junco baltici*-Schoenetum) die hier enigszins bij in de buurt komt. Vermoedelijk was de bedoelde kalkmoerascomponent in de vegetatie op en rond de groeiplaats van Weegbreefonteinkruid in de Pan van Persijn³⁸ tussen Wassenaaren Katwijk, de bekendste negentiende-eeuwse groeiplaats van de soort, in nog sterkere mate aanwezig.

Gezamenlijk voorkomen van *Potamogeton coloratus* met *P. polygonifolius* en enkele andere "zachtwaterplanten"

Hierboven kwam reeds tot uitdrukking dat *P. coloratus* en *P. polygonifolius* sterk met elkaar overeenkomen, zowel in hun uiterlijke kenmerken als in hun seizoensdynamiek en preferentie voor ondiepe, al of niet tijdelijk droogvallende wateren en moerasvegetaties.

Een scherp contrast met deze overeenkomsten is het gegeven dat beide soorten desondanks slechts zelden op een en dezelfde groeiplaats aangetroffen worden. Dit heeft niets van doen met hun arealen³⁹, want die komen in een groot deel van West-Europa vrij sterk overeen: *P. polygonifolius* is een uitgesproken Atlantische soort, *P. coloratus* vertoont in Europa een verbrokkelde, vrij zuidelijke en westelijke verspreiding, die als Mediterraan-Atlantisch te benoemen valt. De oorzaak van hun vrijwel totale ruimtelijke scheiding moet dan ook gezocht worden in hun uiteenlopende oecologie.

Dat dit tweetal elkaar doorgaans uitsluit, was reeds de Britse *Potamogeton*-specialist Alfred Fryer⁴⁰ opgevallen, die hieromtrent in 1915 het volgende opmerkte: "het is beslist opmerkelijk dat waar *P. coloratus* optreedt, *P. polygonifolius* zelden of nooit aanwezig is". Niettemin is het gezamenlijk optreden van dit tweetal fonteinkruiden in heel Europa juist alleen bekend van enkele plaatsen op de Britse Eilanden, en van Texel. Op de Hebriden voor de Schotse westkust zijn beide soorten gezamenlijk aangetroffen op de eilanden Tiree, Benbecula¹⁸ en Skye⁴¹; aan de westkust van Ierland⁴² is deze combinatie vastgesteld in Connemara.

Uit het gezamenlijk optreden van *P. coloratus* en *P. polygonifolius* blijkt dat er een onmiskerbare oecologische overlapping tussen beide soorten bestaat, hoe zelden die ook in het veld gerealiseerd mag worden. Het laat zich aanzien dat een dergelijke oecologische constellatie alleen aanwezig is op een aantal plaatsen waar een specifiek intermediair milieu tussen duidelijk basische, kalkrijke en harde wateren enerzijds en min of meer zure, kalkarme en zachte wateren anderzijds voorkomt. Gelet op de milieu-eisen waarin beide soorten overeenkomen moet dat water bovendien redelijk beschut gelegen, ondiep, helder en voedselarm zijn.

In dat licht bezien is het niet zo vreemd dat beide soorten elkaar binnen de Nederlandse duinstreek juist op Texel treffen. Er is namelijk nauwelijks een gebied in onze duinen aan te wijzen dat zozeer als een 'intermediair' tussen het overwegend kalkarme Waddendistrict (met als kalkarm uiterste Terschelling) en het kalkrijke Renodunale district opgevat kan worden. Binnen het Waddendistrict is in de loop der tijd op Texel verreweg het grootste aantal basenminnende soorten (zowel in de droge als de natte sfeer) aangetroffen⁴³, terwijl anderzijds de kalkmijdende component in de vegetatie toch ook van oudsher sterk vertegenwoordigd is geweest.

Van twee Schotse locaties met zowel Weegbreefonteinkruid als Duizendknoopfonteinkruid zijn nadere gegevens bekend. In beide gevallen⁴⁴ gaat het om "lochs" die precies op het raakvlak van twee sterk contrasterende werelden, namelijk sterk kalkhoudend substraat enerzijds en zuur gesteente anderzijds, liggen. Een groeiplaats van beide fonteinkruiden in Connemara⁴² betrof een duinmeer met een ietwat brak milieu.

Ook enkele andere waterplanten waarvan het verspreidingszwaartepunt zich in ons land in gebieden met min of meer zuur en zacht water bevindt²⁷ werden op de Texelse

groeiplaatsen van Weegbreefonteinkruid aangetroffen. Dit zijn *Juncus bulbosus* en *Callitriche hamulata* (zie Tabel 2). Andere planten die in het binnenland vooral in zacht water groeien en in het kustgebied ook in hard water kunnen voorkomen zijn *Apium inundatum*, *Echinodorus ranunculoides* en *Littorella uniflora*. Menging van planten van overwegend basisch en overwegend zwak zuur milieu treedt in de westelijkste delen van de Britse Eilanden nog veel sterker op de voorgrond dan in ons kustgebied, zowel in waterplantenvegetaties als in terrestrische begroeiingen. Daarbij komt het geregeld tot soortencombinaties die op het Europese vasteland, en zeker in Midden-Europa, ondenkbaar zouden zijn. Een heel bekend voorbeeld is het optreden van *Schoenus nigricans* in 'blanket bogs', maar ook tal van andere soortencombinaties doen voor een waarnemer van het Europese vasteland soms bizar aan, bijvoorbeeld *Eriophorum latifolium* zij aan zij met *Trichophorum cespitosum*!

Een verklaring voor dit verschijnsel is niet zonder meer te geven. Het ligt voor de hand om een verband te zoeken met de nabijheid van de zee en de extreem vele neerslag (en de aanvoer van voedingszouten in die neerslag) die in deze streken optreedt. Voor het Nederlandse kustgebied gaat dit neerslagverhaal echter nauwelijks op. Op de plaatsen in het binnenland waar de genoemde soorten basisch, hard water mijden valt vaak evenveel of zelfs nog wel meer neerslag dan aan onze kust. Daarom is het wel zeker dat ook andere factoren in deze kwestie een rol van betekenis moeten spelen. Voorlopig valt hierover op grond van de beschikbare gegevens echter weinig meer te zeggen.

De zeldzaamheid van Weegbreefonteinkruid: oecologische kieskeurigheid of gebrekkige verspreidingsmogelijkheden?

Zeldzame soorten trekken licht de aandacht van floristen en oecologen. Bij bestudering van het voorkomen van zulke planten komen altijd weer de vragen aan de orde of het zeldzaam optreden van een soort in een bepaalde streek de zeldzaamheid van haar biotoop weerspiegelt, of dat de soort zich slechts moeilijk verspreidt, ofwel dat beide aspecten in combinatie leiden tot een zeldzaam voorkomen.

In het geval van *Potamogeton coloratus* lijken de feiten onmiskenbaar in de richting van een door oecologische kieskeurigheid bepaalde zeldzaamheid te wijzen. Op haar Texelse en Voornse groeiplaatsen produceerde de plant in de afgelopen jaren in overvloed zaden, per locatie werden dikwijls ieder groeiseizoen vele duizenden zaden gevormd. Met name eenden, die in veel zaadverspreidingsonderzoek¹⁰ als transporteurs van geconsumeerde *Potamogeton*-zaden genoemd worden, bezochten deze groeiplaatsen zeer regelmatig. Omdat zowel de zaden als hun transporteurs in ruime mate voorhanden waren, blijft er eigenlijk geen andere conclusie over dan dat de eisen die *P. coloratus* aan haar standplaats stelt kennelijk zo eng begrensd zijn, dat ze in veel streken haast automatisch tot een spaarzaam en verbrokkeld areaal moeten leiden. In de meeste Europese landen geldt de plant dan ook als zeldzaam. Toch zijn er enkele streken waarin de soort over een relatief grote oppervlakte tamelijk algemeen voorkomt (of voorkwam), namelijk Centraal-Ierland, het Fenland in East Anglia¹⁰ en de Picardie³¹ in Frankrijk. Dit zijn gebieden waar door uitgesproken kalkrijk water gevoede laagveenmoerassen op uitgebreide schaal voorkomen, wat een vrij uitzonderlijke toestand is.

De betekenis van de zaadbank voor Weegbreefonteinkruid

De zojuist getrokken conclusie dat de zeldzaamheid van Weegbreefonteinkruid vooral de zeldzaamheid van haar biotoop weerspiegelt en de zaadverspreiding op zichzelf geen probleem vormt, laat onverlet dat desondanks de indruk bestaat dat het overgrote deel van de recente vestigingen op plaglocaties op Texel en Voorne niet via zaadtransport door vogels maar door kieming vanuit de zaadbank heeft plaatsgevonden. Daarvoor pleit dat de soort zeer snel, reeds in het eerste jaar na aflaggen, zowel op Texel als Voorne ten tonele is verschenen in valleien waarvan ze uit het min of meer recente verleden beslist niet bekend was. Op zuidelijk Texel werd de soort één jaar na het aflaggen aangetroffen in vijf valleien, in alle gevallen op locaties waarvan ze niet bekend was. Het minimale aantal populaties in deze valleien bedroeg in 1994 achtereenvolgens 14, 22, 31, 3 en 1. Het is nauwelijks denkbaar dat de soort deze, door droog duin van elkaar geïsoleerde, valleien zo snel had kunnen bereiken via vogels.

Gegevens over nieuwe vestigingen van Weegbreefonteinkruid in buitenlandse literatuur, o.a. uit Duitsland⁴⁵ ⁴⁶ wijzen eveneens sterk in de richting van opkomst vanuit de zaadbank. In Westfalen⁴⁶ bijvoorbeeld werd de soort samen met veel kranswier aangetroffen in een recent gegraven poel in een kalkmoerasje. *Potamogeton coloratus* kwam in de wijde omgeving van dit terrein nergens voor, waardoor het zeer onwaarschijnlijk is dat de zaden van elders via het waterwild zo snel naar dit kleine watertje hadden kunnen geraken.

Het is niet bekend hoe lang de zaden van Weegbreefonteinkruid in de zaadbank hun kiemkracht kunnen behouden. Op grond van de ervaringen in afgeplagde valleien op de zuidpunt van Texel³ kan er vanuit gegaan worden dat deze periode minstens een eeuw bedraagt.⁴⁷ De zaden die op de genoemde groeiplaats in Westfalen kiemen zijn vermoedelijk nog beduidend ouder geweest. Deze omgeving is namelijk in de negentiende eeuw botanisch behoorlijk intensief onderzocht en Weegbreefonteinkruid was er nooit gevonden. Vermoedelijk stamden de zaden uit een vroeger stadium in de verlandingsuccessie van dit moerasje, waarin er nog mogelijkheden voor Weegbreefonteinkruid lagen.

Overigens is de zaadbank niet alleen voor de mogelijkheid van hervestiging op lange termijn van belang. Ook binnen het bestek van enkele jaren kan de zaadbank van essentieel belang zijn voor de overleving van de soort op een bepaalde groeiplaats. De tamelijk sterke fluctuaties van het grondwater in de duinen – niet alleen in de loop van het seizoen, maar ook in de loop van een aantal jaren – kunnen er toe leiden dat de soort in droge jaren plaatselijk volledig afsterft. In de droge winter van 1996 is dit op de meeste Texelse en Voornse groeiplaatsen ook gebeurd, waardoor de soort een (hopelijk tijdelijke) sterke achteruitgang ten opzichte van de voorgaande jaren vertoonde. In de Buiten Muy is dit verschijnsel al diverse malen waargenomen. Tijdens zo'n langdurige droge periode is de soort dus alleen nog in de vorm van zaad aanwezig, dat in de toekomst de kans om te kiemen aangrijpt zo gauw die zich weer voordoet. Hoe snel dat gebeurt, zal van plaats tot plaats sterk verschillen.

1. D. T.E. van der Ploeg, 1990. De Nederlandse breedbladige fonteinkruiden. Wet. Meded. KNNV nr. 195. Utrecht.
2. W. Eelman & D. T.E. van der Ploeg, 1979. *Potamogeton coloratus* Hornem. opnieuw in Nederland gevonden. *Gorteria* 9: 325–330.
3. C. J.W. Bruin, 1997. Flora en vegetatie in het Mokslootgebied in de jaren 1994 t/m 1996. Rapport Staatsbosbeheer. De meeste nieuwe groeiplaatsen lagen in het Moksloot-gebied, maar daarnaast is de soort ook aangetroffen op twee in 1992 afgeplagde locaties in de Buiten Muy.
4. Y. de Wit, 1994. Invloed van beheer op de water- en oevervegetatie van duinpoelen op Voorne. Vakgr. Oecol. K.U. Nijmegen en N.I.O.O., Heteren.
5. F. Adema & J. Mennema, 1979. Naschrift (bij artikel noot 2). *Gorteria* 9: 329.
C. den Hartog, D. T.E. van der Ploeg & E. J. Weeda, 1980. Nog een recente vondst van *Potamogeton coloratus* Hornem. *Gorteria* 10: 110.
C. L. Plate, 1982. Een tweede, recente vondst van *Potamogeton coloratus* Hornem. op Texel. *Gorteria* 11: 75.
6. L. Vanhecke, 1985. De huidige en vroegere verspreiding van *Potamogeton coloratus* Hornem. in België. *Dumortiera* 33: 1–6.
7. H. Roweck, K. Weiss & A. Kohler, 1986. Zur Verbreitung und Biologie von *Potamogeton coloratus* und *P. polygonifolius* in Bayern und Baden-Württemberg. *Ber. Bayer. Bot. Ges.* 57: 17–52.
8. E. W. Clason, 1964. *Potamogetonaceae*. *Flora Neerlandica*. Deel 1 (6): 37–79.
9. R. van der Meijden, 1996. *Heukels' Flora van Nederland*, ed. 22. Groningen.
10. C. D. Preston, 1995. *Pondweeds of Great Britain and Ireland*. B.S.B.I. Handbook No. 8. Londen.
11. A. Melzer, 1976. Makrophytische Wasserpflanzen als Indikatoren des Gewässerzustandes ober-bayerischer Seen. *Diss. Bot.* 64. Vaduz.
12. Desondanks zijn tal van vormen van *Potamogeton coloratus* beschreven. Höppner (1938) heeft zelfs 21 verschillende vormen vermeld. Zoals gezegd, zijn dit waarschijnlijk niets anders dan standplaatsmodificaties, maar ze illustreren wel de plasticiteit van de soort.
H. Höppner, 1938. Formen des *Potamogeton coloratus* Vahl. *Decheniana* 91: 174–178.
13. Op diverse Texelse groeiplaatsen werd materiaal met vertakte stengels verzameld. Ook in buitenlandse literatuur wordt vermeld dat de stengels van de soort vertakt kunnen zijn.
14. Op Texel aangetroffen bladen van dit type leken sterk op de bladen van *Potamogeton lucens*, zoals die afgebeeld staan in Preston (noot 10).
15. G. Wiegleb, 1990. On *Potamogeton coloratus* (*Potamogetonaceae*) in Turkey. *Willdenowia* 19: 121–125.
16. G. Wiegleb, 1990. The Importance of Stem Anatomical Characters for the Systematics of the Genus *Potamogeton* L. *Flora* 184: 197–208.
17. Op sommige locaties bloeit de soort wel, maar zet ze kennelijk slecht vrucht. Zie bijv. Melzer (noot 11) en Van de Weyer (1988).
K. van de Weyer, 1988. Ein Wiederfund von *Potamogeton coloratus* Vahl am Niederrhein. *Nat. am Niederrhein* (N.F.) 3, 2: 46–48.
18. J. W. Heslop-Harrison, 1949. *Potamogetons* in the Scottish Western Isles, with some remarks on the general natural history of the species. *Trans. & Proc. Bot. Soc. Edinburgh* 35: 1–25.
19. Hoe het met de vorstgevoeligheid van dit tweetal gesteld is, is niet precies bekend. Van der Ploeg (noot 1) en Weeda (noot 20) vermelden dat Duizendknoopfonteinkruid groen onder het ijs kan overwinteren en dat met ijs losgetrokken delen tot vegetatieve verspreiding kunnen leiden. Dit is min of meer in tegenspraak met wat er op Texel in de strenge, droge winter van 1996 te zien viel. Vrijwel alle populaties van beide soorten waarvan de wintergroene delen pal onder of in een dikke laag ijs de winter hadden doorgebracht bleken na het smelten van het ijs bovengronds volledig afgestorven te zijn. Hetzelfde gold op deze plaatsen voor groen overwinterende kranswieren. Het Atlantische, respectievelijk Midditerraan-Atlantische areaal van beide fonteinkruiden wekt evenmin de indruk van een grote weerstand tegen strenge winters.
20. E. J. Weeda, 1991. *Nederlandse Oecologische Flora* 4. Amsterdam.
De auteur koppelt aan die vermelding een oproep tot het doen van nadere waarnemingen betreffende de bestuiving van fonteinkruiden.

21. Ook hier moet weer een restrictie gemaakt worden. Sommige vormen van *Potamogeton polygonifolius* in dieper en/of stromend water kunnen namelijk voorzien zijn van ondergedoken bladen die ook later in het seizoen gaaf blijven, zie Preston (noot 10).
22. E. Brouwer, R. Bobbink, J.G.M. Roelofs & G.M. Verheggen, 1996. Effectgerichte maatregelen tegen verzuring en eutrofiëring van oppervlaktewateren. Eindrapport monitoringsprogramma tweede fase. Vakgr. Oecol., Werkgr. Milieubiol., K.U. Nijmegen.
23. A. Kohler, 1978. Wasserpflanzen als Bioindikatoren. Naturschutz Landschaftspflege Baden-Württemberg 11: 259–281.
24. Deze dieren stammen af van uitgezette Grauwe ganzen, dikwijls gebastardeerd met 'boeren ganzen'. Door hun bemesting en gewoel in de waterplantenvegetatie en de bodem kunnen ze, wanneer ze in grote aantallen voorkomen, een bedreiging voor bijzondere waterplantenvegetaties worden. In Engeland doen zich soortgelijke ontwikkelingen voor met verwilderde Canadese ganzen, zie Preston (noot 10), die "infestation by Canada Geese" als bedreiging voor waardevolle wateren op één lijn plaatst met stort van afval!
25. Alle monsters zijn genomen op 2/6/95 en geanalyseerd in het laboratorium van de V.U. te Amsterdam. Met dank aan E. Nat en J. Simons voor bemiddeling bij het laten analyseren van deze monsters.
26. Dit betreft monsters die op een zestal gezamenlijke groeiplaatsen van *Potamogeton coloratus* en *P. polygonifolius* zijn genomen op 11/7/95. De waarden voor ammonia, fosfaat, nitraat en nitriet lagen hier respectievelijk in de orde van 5–13, 8–18, 1–12 en 1–6,5 µg per liter! Met dank aan analist K. Bakker van het NIOZ, Texel.
27. F.H.J.L. Bloemendaal & J.G.M. Roelofs, 1988. Waterplanten en waterkwaliteit. Natuurh. Bibl. KNNV nr. 45. Utrecht.
28. Monsters genomen op 23/6/90 en geanalyseerd via bemiddeling van de Vakgroep Milieukunde, Univ. v. Utrecht, waarvoor dank. Het water op deze groeiplaatsen was tevens kalkrijk (409–427 mg Ca²⁺/l), bicarbonaatrijk (1581–1638 mg/l) en het had een hoge EGV-waarde, namelijk 980–993 microSiemens/cm.
29. Opnamen en overige informatie deels afkomstig uit het bestand van het Plantengemeenschappenproject van het IBN en van E.J. Weeda en J. Beijersbergen, waarvoor dank.
30. E. Nat, J. Simons, M.A.A. de la Haye & H. Coops, 1994. Historisch en actueel verspreidingsbeeld van kranswieren in Nederland in samenhang met waterkwaliteitsfactoren. RIZA werkdocument 94.148x. Lelystad.
31. J.R. Wattez, 1968. Contribution à l'étude de la végétation des marais arrière-littoraux de la plaine alluviale picarde. Thèse, Univ. de Lille.
32. Eén soort van dit vijftal, *Potamogeton pectinatus*, ontbreekt in de tabellen, maar was op twee groeiplaatsen van *P. coloratus* aanwezig.
33. J.S. Rodwell, 1991. British plant communities 2. Mires and heaths. Cambridge.
34. E. Oberdorfer, 1977. Süddeutsche Pflanzengesellschaften I. 2 Aufl. Stuttgart.
35. B.D. Wheeler, 1980. Plant communities of rich-fen systems in England and Wales II. Communities of calcareous mires. J. Ecol. 68: 405–420.
36. G. van Wirdum, 1991. Vegetation and hydrology of floating rich-fens. Diss. Univ. v. Amsterdam.
37. C.J.W. Bruin, 1991. Het Junco baltici-Schoenetum nigricantis en enkele nauw verwante vegetatietypen. Stratiotes 3: 40–60.
38. Dit valt af te leiden uit gegevens betreffende de moslaag van deze vallei, waarin o.a. de volgende 'rich-fen'-mossen verzameld zijn: *Bryum neodamense*, *Calliergon giganteum*, *Campylium elodes*, *C. polygamum*, *Drepanocladus sendtneri*, *Fissidens adianthoides*, *Scorpidium lycopodioides*, *S. revolvens* en *S. scorpioides*! Gegevens ontleend aan de collectie en het kaartstelsel van de afdeling Bryologie van het Rijksherbarium.
39. E. Hultén & M. Fries, 1986. Atlas of North European vascular plants north of the tropic of cancer. Königstein.
40. A. Freyer & A. Bennett, 1915. The Potamogetons (Pond Weeds) of the British Isles. London.
41. H.J.B. Birks, 1973. Past and present vegetation of the Isle of Skye – a palaeological study. Cambridge.

42. J.M. van Groenendael, S.M.H. Hochstenbach, M.J.M. van Mansfeld & A.J.M. Roozen, 1975. The influence of the sea and of parent material on wetlands and blanket bog in West-Connemara, Ireland. Doctoraalverslag K.U. Nijmegen. (met dank aan V. Westhoff voor het beschikbaar stellen van dit verslag)
43. C.J.W. Bruin, 1996. Enkele bijzondere vondsten van (en aan) mossen op Texel en Vlieland. *Buxbaumiella* 41: 16–26.
44. De ene locatie is Loch na Liana Moire op Benbecula (noot 18), een meer dat precies op de overgang van de extreem kalkrijke 'machair' naar zuur gesteente ligt. De andere betreft Loch Cill Chriod op Skye (noot 41), dat ingeklemd ligt tussen heuvels die aan de ene kant uit Durness-limestone aan de andere kant uit zuur graniet bestaan. In het basische water van dit meer komen naast *Potamogeton polygonifolius* o.a. ook nog *Juncus bulbosus* en *Myriophyllum alterniflorum* voor. Een ander curiosum van dit meer is de ongewone combinatie van *P. polygonifolius* en *P. lucens* in hetzelfde vegetatietype.
45. D. Korneck, 1969. *Potamogeton coloratus* Vahl zwischen Mainz und Ingelheim. Hess. Flor. Rundbr. 18. Brief 215: 51–54.
46. U. Raabe, 1987. Das farbige Laichkraut, *Potamogeton coloratus* Vahl, in Westfalen wieder aufgefunden. Flor. Rundbr. 21: 49–50.
47. Dit kan geconcludeerd worden uit het gegeven dat de locaties waarop de soort recent na afplaggen verscheen na het graven van de Moksloot in 1980/81 voortdurend te droog of anderszins ongeschikt voor het voorkomen van de soort zijn geweest.