

Enkele opmerkingen over het geslacht *Enteromorpha* Link op de schorren en slikken van Z.W.-Nederland

door

P. H. NIENHUIS

(Mededeling nr. 72 van het Delta Instituut voor Hydrobiologisch Onderzoek, Yerseke)

Sinds 1966 houden wij ons onder meer bezig met de wiervegetatie van de schorren en slikken in het Deltagebied. Naast een globale inventarisatie van de groen-, bruin-, rood- en blauwwieren speelt het onderscheiden van gemeenschappen in dit onderzoek een belangrijke rol. Het onderzoek is tot nu toe vooral op de Grevelingen geconcentreerd; de meeste gegevens die in dit artikel ter sprake komen zijn dan ook in deze zee-arm verzameld. Er kon een groot aantal bijzonderheden over de verspreiding en de oecologie van *Enteromorpha*-soorten worden genoteerd, waarvan er hier een aantal naar voren wordt gebracht.

Taxonomie

De soorten van het geslacht *Enteromorpha* (*Ulvaceae*, *Ulotrichales*, *Chlorophyceae*) staan bekend als zeer moeilijk determineerbaar: de taxa zijn erg polymorf en modificatief. PARKE & DIXON (1968) onderscheiden voor Groot-Brittannië en omliggende wateren 12 soorten, waarvan er door ons 9 zijn gevonden op de schorren en slikken van Z.W.-Nederland. De determinatie van één van deze soorten, *Enteromorpha ralfsii*, is echter niet geheel zeker. De diagnostische criteria die gebruikt zijn bij de determinatie zijn vermeld in tabel 1. Deze kenmerken zijn ontleend aan BLIDING (1963). Wij verlaten ons geheel op de revisie van Bliding, hoe men ook over de taxonomische en nomenclatorische waarde van zijn werk mag oordelen, aangezien hij voor de W.-Europese soorten de beste gegevens biedt die momenteel beschikbaar zijn. Hoewel de wijze van voortplanten en de interfertilititeit als zeer belangrijke criteria voor het soortsonderzoek door BLIDING (1963) genoemd worden, zijn deze kenmerken door ons niet gebruikt, omdat uitgebreide kweekproeven voor de interpretatie een vereiste zijn. Er is uitsluitend gewerkt met in het veld verzameld materiaal, dat of levend of in gefixeerde toestand bekeken is.

De externe morfologie van de taxa blijkt een zeer variabel kenmerk te zijn. De meeste soorten variëren van vrijwel onvertakt tot sterk vertakt of geprolifereerd. De vorm en de rangschikking van de cellen is in sommige gevallen evenmin standvastig. Wel kan gezegd worden dat *Enteromorpha compressa* en *E. intestinalis* ten opzichte van de andere soorten begrensd kunnen worden door de onregelmatige rangschikking van de — veelal karakteristieke — 5—6-hoekige cellen. De andere soorten zijn gekenmerkt door hun vierkante of rechthoekige cellen die in longitudinale rijen liggen, een eigenschap die in ieder geval in dunne thallusdelen naar voren treedt. De grootte van de cellen heeft in sommige gevallen betekenis (*E. flexuosa*, *E. clathrata*), doch ook hier is de variatie en de overlapping tussen de soorten groot. Een belangrijk en relatief gering intraspecifiek variërend kenmerk is het aantal pyrenoïden. Met JKJ kunnen deze cellichaampjes — vooral in levend materiaal — goed zichtbaar

worden gemaakt, hoewel ze echter nogal eens gemaskeerd worden door in de cel aanwezige, opgehoopte reserveprodukten, die ook gekleurd worden. Een goed houvast bieden enkele bijzondere kenmerken. Bij *Enteromorpha prolifera radiata* zijn de kleine proliferaties aan de basis ingesnoerd, terwijl de cellen aldaar rhizoïdachtig zijn verlengd. Bij de platte, brede thalli van *E. linza* zijn alleen de uiterste randen en de basale delen buisvormig, terwijl de tegenover elkaar liggende wanden van het centrale deel van het thallus met elkaar verkleefd zijn. Bij brede exemplaren van verschillende andere soorten (tabel 1) kan dit echter ook het geval zijn.

Soorten en ondersoorten	Diagnostische kenmerken volgens BLIDING (1963)					
	externe morfologie	vorm en rangschikking cellen	grootte cellen	aantal pyrenoiden	chromatofoor	opmerkingen
<i>E. torta</i> (Hert.) Reinb.	cylindrische overtakke, holle draden; meestal zonder proliferaties	vierkant of rechthoekig; in longitudinale rijen	11(-16) x 13(-28) μ	1; soms 2	parietaal	draden 25-50 μ breed; cellen in 3-8(-12) rijen
<i>E. ralfsii</i> Harvey	als <i>E. torta</i>	als <i>E. torta</i>	17x23 (-32) μ	2-5(-8)		cellen in 3-6 (-8) rijen
<i>E. prolifera</i> (O.E. Müller) J. Ag. <i>prolifera</i>	onvertakt tot seer sterk vertakt en geprolifereerd; vaak duidelijke hoofdas	vierkant, rechthoekig of meerkantig; in smalle delen in longit. rijen, in brede delen vaak onregelmatig	7,5-15 x 9-19 μ	1; soms 2	parietaal	bij brede exemplaren: als <i>E. linza</i>
<i>E. prolifera radiata</i> (J. Ag.) Blid.	tot meer dan 1 m lang, sterk prolifererend vertakt	als <i>E. prolifera prolifera</i>	11-13 x 13-18 μ	1	parietaal	proliferaties aan de basis ingesnoerd; cellen aldaar rhizoïdachtig verlengd
<i>E. ahlmeriana</i> Blid.	van vrijwel onvertakt tot sterk vertakt	vierkant of rechthoekig; in longitudinale rijen	12-15 x 20-30 μ	1; soms 2	parietaal	
<i>E. flexuosa</i> (Wulfen) Roth) J. Ag. <i>linsiformis</i> (Blid.) Blid.	tot 60 cm lang; onvertakt of vrijwel onvertakt; tot 2 cm breed	vierkant of rechthoekig; in longitudinale (en soms laterale) rijen	16-18 x 20-28 μ	2-7	parietaal reticulaat	bij brede exemplaren: als <i>E. linza</i>
<i>E. flexuosa pilifera</i> (Kütz.) Blid.	van vrijwel onvertakt tot sterk geprolifereerd	als <i>E. flexuosa linsiformis</i>	12-16 x 22-30 μ soms kleiner	2-4(-6)		
<i>E. clathrata</i> (Roth) Grønv.	sterk vertakt	vierkant, rechthoekig, polygonaal of afgerond; in longitudinale rijen of onregelmatig	15-25 μ (midden) 35-45(-50) μ (onderaan); soms kleiner	2-4 (midden) 4-12 (onderaan)	relatief klein	
<i>E. linza</i> (L.) J. Ag.	onvertakt; zelden kleine basale proliferaties	vierkant of rechthoekig; in longitudinale rijen	14-15 x 22 μ ; soms kleiner	1; zelden 2	parietaal	wanden van de thallus-buis op de randen na verkleefd
<i>E. compressa</i> (L.) Grønv.	van vrijwel onvertakt tot sterk (basaal) vertakt	polygonaal of (zelden) rechthoekig; onregelmatig of in (vage) rijen	11x14-18 μ ; dochtercellen 5x8 μ	1	aan 1 kant in de cel liggend	bij brede exemplaren: als <i>E. linza</i>
<i>E. intestinalis</i> (L.) Link	onvertakt; vaak darmvormig	polygonaal, afgerond of 5-6-hoekig; onregelmatig	12-15 x 12-20 μ	1; zelden meer	als <i>E. compressa</i>	bij brede exemplaren: als <i>E. linza</i>

Tabel 1. Het geslacht *Enteromorpha* op de schorren en slikken van Z.W.-Nederland. Overzicht van de soorten en hun diagnostische kenmerken.

Oecologie en variabiliteit

De slikken en schorren van het Deltagebied vormen uitgestrekte buitendijkse terreinen die regelmatig overstroomd worden door zee- of brakwater. De zand- en slikvlaktes in het sublitoraal (vanaf de gemiddelde laagwaterlijn bij springtij tot aan de grens waar beneden geen algengroei meer mogelijk is) vallen slechts zelden, en dan nog maar gedeeltelijk, droog. De slikken en platen in het eulitoraal (tussen de gemiddelde laagwaterlijn bij springtij en de gemiddelde hoogwaterlijn) komen — ruwweg — twee keer per dag boven water.

Als we ons beperken tot het euhaliene en polyhaliene deel van het Deltagebied (> 16,5 — 10‰ Cl'; Grevelingen, Oosterschelde en aangrenzende wateren en de mond van de Westerschelde) dan kan het volgende gezegd worden. *Enteromorpha-*

soorten komen zeer algemeen voor op de slikken en platen in het sub- en eulitoraal, vooral op tamelijk beschutte plaatsen. Wanneer de stroming en de golfslag te sterk zijn, zoals dat het geval is op de ver naar zee toe gelegen zandplaten, heeft *Enteromorpha*, evenals andere wieren, kwantitatief gezien nauwelijks enige betekenis. De echte *Enteromorpha*-, „weiden” ontwikkelen zich vooral op de fijne tot zeer fijne zanden die meer landinwaarts in de zeearmen te vinden zijn. Zeer vaak groeien *Enteromorpha*'s vastgehecht op schelpen, vooral van kokkels, die hetzij dood of levend zijn. Hoe meer schelpen in dat geval bijeen liggen, hoe dichter het *Enteromorpha*-veld is.

Verschillende soorten kunnen worden onderscheiden. De meest algemene soort is *Enteromorpha prolifera* (m.n. subsp. *prolifera*). Ook *E. linza* kan vrij talrijk zijn; de thalli zijn dikwijls meer dan 50 cm lang. Veel minder algemeen zijn *E. flexuosa linziformis* en *E. clathrata*. Ook *E. compressa* komt voor, vastgehecht op schelpen, doch deze soort is zeker niet typisch voor de zandplaten. *E. compressa* komt daarentegen zeer talrijk voor op dijkglooiingen en pieren, een geheel afwijkende habitat (DEN HARTOG, 1959).

Niet alleen op schelpen, kleine steentjes en stokken worden *Enteromorpha*'s aangetroffen, doch ook vastgehecht in de zandbodem. Opmerkelijk is in dit verband het voorkomen van *E. prolifera radiata*. Deze karakteristieke ondersoort is zeer algemeen te vinden (Grevelingen, Oosterschelde) als lange, sterk vertakte en geprolifereerde thalli die gedeeltelijk met de bodem zijn verweven. Ook andere soorten (w.o. *E. flexuosa*) doen dit, doch in de meeste gevallen gaat het om *E. prolifera radiata*. Verondersteld wordt dat de sporen van *Enteromorpha* een stevig substraat nodig hebben om te kiemen. De kleine planten zullen worden losgerukt van hun basis en zullen, gedeeltelijk begraven in het zand, verder groeien.

Op plaatsen waar de bodem meer slib bevat gaat de *Enteromorpha*-vegetatie geleidelijk over in de *Zostera*-vegetatie (*Zostera marina* en *Zostera noltii*; Grevelingen). *Enteromorpha*'s groeien hier op schelpen op de bodem, doch vooral ook epifytisch op de zeegrasbladeren (*E. linza*, *E. prolifera*, *E. flexuosa*). Naarmate de zeegrasvegetatie dichter wordt, neemt de hoeveelheid *Enteromorpha* af.

Op zeer slibrijke plaatsen in het onderste gedeelte van het eulitoraal, doch vooral in het sublitoraal, kunnen uitgestrekte mosselbanken worden aangetroffen (Grevelingen). *Enteromorpha*'s zijn niet karakteristiek voor deze habitat. Enkele soorten komen er wel voor, doch het zijn vooral de sterk dominerende „mosselvorm” van *Fucus vesiculosus*, *Ulva lactuca* en *Ulva rigida* die hier het aspect bepalen.

Vervolgens richten we onze blik op de hogere delen van de slikken in het bovenste gedeelte van het eulitoraal. Tussen en op de blootgewoelde wortels van *Spartina townsendii*, die in dichte zoden verspreid op het slik is aan te treffen, komen *Enteromorpha*'s veelvuldig voor (m.n. *Enteromorpha prolifera*, doch soms ook *E. torta*). In de geultjes die dit gebied doorsnijden en in de geïsoleerde poeltjes groeien naast *E. prolifera* nog *E. linza*, *E. flexuosa*, *E. ahneriana* en *E. clathrata*.

Nog hoger liggen de eigenlijke schorren (boven de gemiddelde hoogwaterlijn) met hun zeer gedifferentieerde phanerogamen- en algenvegetatie. Grote velden, spaarzaam begroeid met halophyten (met name *Salicornia europaea*, zoals op het Springersgors bij Ouddorp), kunnen hier bedekt zijn met losliggende *Enteromorpha*-thalli (*E. prolifera prolifera*, *E. torta*, *E. flexuosa pilifera*, *E. ralfsii*). Het is weer *Enteromorpha prolifera* die de boventoon voert. De habitus van het materiaal op de schorren wijkt echter af

van die op schelpen bij de laagwaterlijn. Op de lagere delen van de slikken zijn de thalli over het algemeen tamelijk breed en losjes vertakt; de individuele planten zijn duidelijk met het blote oog waarneembaar. Op de schorren echter zijn de thalli zeer lang en smal, soms sterk en soms nauwelijks vertakt; de individuen zijn in vele gevallen op het oog niet afzonderlijk onderscheidbaar. De langgerekte, zeer dunne proliferaties

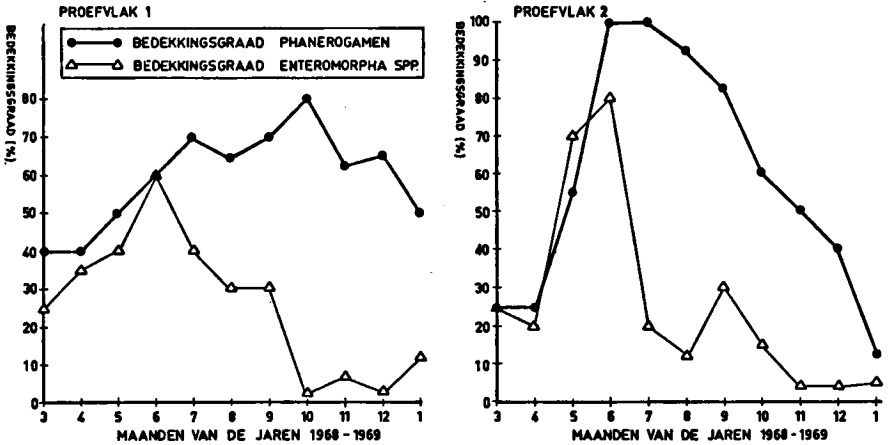


Fig. 1. Variatie in de bedekkingsgraad van phanerogamen en *Enteromorpha*-soorten op twee permanente proefvlakjes (Springersgors), over de periode maart 1968 t/m januari 1969.

van *E. prolifera* zijn veelal niet te onderscheiden van *E. torta*. Volgens BLIDING (1963) kan *E. torta* van dunne draden van *E. prolifera* worden onderscheiden door de zeer nauwe centrale holte van de thallus-buis bij *E. torta*. Dit kenmerk is echter moeilijk hanteerbaar, omdat ook de zeer dunne proliferaties van *E. prolifera* een erg nauwe centrale holte hebben. Voor de dunne, langgerekte, dikwijls amper vertakte draden waarin de cellen meerdere pyrenoiden bevatten en een lengte van ongeveer 15—30 μ hebben, werd met enige aarzeling besloten tot *E. flexuosa pilifera*. Volgens BLIDING (1963) is *E. flexuosa pilifera* een ondersoort die hoofdzakelijk in zoetwater voorkomt. Samen met *E. prolifera* zou hij ook kunnen voorkomen in zoetwaterpoeltjes in schorren. Het materiaal lijkt sterk op wat CARTER (1933) beschrijft voor de schorren van Canvey en Dovey (Engeland) als *E. prolifera* J.G.Ag. var. *tubulosa* Kütz. Het onderscheid tussen zeer dunne proliferaties van *E. flexuosa pilifera* en *E. ralfsii* is evenmin altijd duidelijk; door deze moeilijkheid zijn de determinaties van *E. ralfsii* niet geheel betrouwbaar.

Op de hogere delen van de schorren (o.a. *Puccinellietum maritimae*, *Halimionetum portulacoidis*) is het beeld nog iets complexer. Naast de frequent voorkomende *E. prolifera* en *E. torta* en de veel zeldzamere *E. flexuosa* groeit hier *E. intestinalis* los op de bodem tussen de hogere planten. Het materiaal bestaat uit korte, onvertakte, darmvormig opgezwollen thalli met hun typische celstructuur. Alle mogelijke overgangen tussen *E. prolifera* en *E. intestinalis* enerzijds en *E. prolifera* en *E. torta* anderzijds zijn echter gevonden. Het morfologisch complex „*torta* — *prolifera* — *intestinalis*” is zonder kweekproeven niet in eenheden te splitsen. Misschien zou het nog het beste zijn om met CARTER (1933) al deze vormen tot „*E. prolifera*” te

rekenen, ware het niet dat in meerdere gevallen duidelijk onvermengde monsters van *E. torta* en *E. intestinalis* zijn geanalyseerd. In gemengde populaties zijn de morfologische grenzen tussen de drie soorten echter zeer arbitrair.

Op de hoogste delen van het schor (m.n. Armerion) komt *Enteromorpha* duidelijk minder voor. Tussen de hogere planten zijn het hier vooral blauwwieren en enkele andere groenwiersoorten (w.o. *Rhizoclonium riparium*) die opvallen. Het *Enteromorpha*-materiaal dat gevonden wordt heeft niet zelden een gedeformeerde thalussstructuur of is ten dele ontkleurd (*E. prolifera*, *E. intestinalis*). *E. torta* is op hogere schorredelen wat algemener.

De verspreiding van *Enteromorpha*-soorten over de schorren geeft te zien dat de planten over het algemeen voorkomen op plaatsen waar de bodem permanent flink vochtig is, hetzij tussen de halophyten, hetzij op „open” plaatsen. Uitdroging van de bodem, zoals op de hogere delen van de schorren en op de strandvlakten een normaal verschijnsel is, beïnvloedt de vitaliteit van de thalli direct negatief, zoals ons bleek.

Seizoenaspecten

In het vroege voorjaar vindt een duidelijke opbloei plaats van alle onderscheiden *Enteromorpha*-soorten. Op de slikken gaat deze ontwikkeling door tot diep in de zomer. Tegen de winter neemt de dichtheid van de *Enteromorpha*-vegetatie snel af. Door de najaarsstormen worden de schelpen, waarop de thalli vastzitten, losgewoeld uit het zand. De planten worden losgerukt en weggespoeld. Het zeegras sterft in het najaar af, en met deze planten verdwijnen ook de epifytische wieren.

Opmerkelijk is dat *E. prolifera radiata*, die met verschillende thalussdelen stevig in het zand verankerd is, 's winters nog tamelijk veel gevonden wordt (Oosterschelde). We zien deze alg dan vaak bovenop kleine verhevenheden van het slik liggen, terwijl rondom het sediment is weggespoeld. *E. prolifera radiata* heeft door zijn structuur dus plaatselijk een zandbindende functie. Het is begrijpelijk dat met name de genoemde ondersoort dikwijls is aan te treffen op het wintermenu van rotganzen, die zich ondermeer voeden met algen en zeegrasresten die op de slikken zijn achtergebleven (WOLFF et al., 1967).

Ook op de schorren vindt de grote opbloei in het vroege voorjaar plaats. Op de practisch niet met phanerogamen begroeide gedeelten wordt de ontwikkeling van de algen niet gehinderd door hogere planten. Op permanent vochtige plaatsen zijn *Enteromorpha*'s het gehele jaar door te vinden, hoewel de winter de slechtste tijd is. Waarschijnlijk hangt het van de strengheid van de winter af of de wieren zich kunnen handhaven.

De ontwikkeling van *Enteromorpha* op een gedeelte van het schor dat dicht begroeid is met phanerogamen kan het best geïllustreerd worden aan de hand van fig. 1. In deze figuur zijn de bedekkingsgraden van de *Enteromorpha*-soorten en de phanerogamen op twee permanente proefvlakjes van 0,5 × 0,5 m grafisch weergegeven. De voorbeelden zijn gekozen uit een reeks permanente proefvlakjes waarvan maandelijks de bedekking van wieren en hogere planten, de soortensamenstelling en enkele fysisch-chemische gegevens worden genoteerd. De kwadraatjes zijn aangelegd op het Springersgors, een schor op het meest westelijke deel van Goeree, aan de Grevelingen. Proefvlak 1 is begroeid met hoofdzakelijk *Limonium vulgare*, proefvlak 2 met *Triglochin maritima*. In het voorjaar ontwikkelen de *Enteromorpha*'s zich explosief.

Als de halophyten hun grootste bedekking hebben sterven de wieren snel af. De vegetatie is dan zo dicht geworden dat het licht zeer waarschijnlijk beperkende factor wordt voor de op de bodem levende algen. Als de hogere planten afsterven, in het najaar, kan weer een kleine opleving plaats vinden van de wieren, doch in de winter bereiken zowel de hogere planten als de *Enteromorpha*-soorten hun dieptepunt.

Uit de analyse van de genomen monsters vlak bij de permanente kwadraatjes blijkt tevens een ander interessant fenomeen. De thalli die in het voorjaar duidelijk als *E. prolifera* zijn te determineren, veranderen in de loop van de zomer geleidelijk. De vierkante en rechthoekige cellen die aanvankelijk in longitudinale rijen zijn gerangschikt, groeien onregelmatig uit en laten een ongeordend patroon zien. De celwanden worden dikker en de chloroplasten verschuiven naar één kant in de cellen. De thalli worden breder en krijgen een darmvormige habitus. Veel van het materiaal kan dan zonder enige moeite als *E. „intestinalis”* worden gedetermineerd. Deze morfologische veranderingen in het thallus maken het bijzonder moeilijk om gemodificeerde *E. prolifera*-planten te onderscheiden van „echte” *E. intestinalis*-thalli.

Literatuur

- BLIDING, C., 1963. A critical survey of European taxa in Ulvales I. Opera Bot. Lund 8(3), p. 1—160.
- CARTER, N., 1933. A comparative study of the alga flora of two salt marshes II. J. Ecol. 21, p. 128—208.
- HARTOG, C. DEN, 1959. The epilithic algal communities occurring along the coast of the Netherlands. Wentia 1, p. 1—241.
- PARKE, M. & P. S. DIXON, 1968. Check-list of British marine algae — Second revision. J. Mar. Biol. Ass. U.K. 48, p. 783—832.
- WOLFF, W. J. & al., 1967. De verspreiding van rotganzen in het Deltagebied in relatie tot de verspreiding van hun voedsel. Limosa 40, p. 163—174.

Summary

Nine species of *Enteromorpha* could be distinguished at the tidal flats and salt marshes in the southwestern part of the Netherlands up to now. The validity of some diagnostical characteristics is briefly discussed. A number of ecological notes is given. At the tidal flats, below the mean high-water mark, *Enteromorpha* species especially dominate on fine-grained sands, either attached to solid substrata (*viz.* shells) or basically interwoven with the sediments. At the salt marshes, above the mean high-water mark, the algal vegetation is much more variegated. Owing to their morphological plasticity, the taxonomical differences between the taxa are not always clear: especially *E. prolifera* appears to overlap *E. torta* on the one hand, and *E. intestinalis* on the other hand. *E. prolifera* is the most common *Enteromorpha* specie. on all levels of the flats and marshes, occurring in different morphological forms. Some notes on the seasonal aspects of the *Enteromorpha* vegetation are added. In spring all species begin to flourish. On the salt marsh *Enteromorpha* species develop before the phanerogams culminate. When the stands of halophytes become too dense, the *Enteromorpha*'s disappear rather quickly. At the flats and at open spots of the salt marshes the development of *Enteromorpha* continues till summer. Winter is the most unfavourable time, although most of the species can be found in small quantities.