

De gevolgen van de compartimentering van de Zuidwest-Nederlandse zoute en brakke wateren voor de diversiteit van bruin- en roodwieren¹

Herre Stegenga (Nationaal Herbarium Nederland / Universiteit Leiden branch,
Postbus 9514, 2300 RA Leiden; e-mail: stegenga@nhn.leidenuniv.nl)

The effect of compartmentalisation on brown and red algal diversity in the Southwest Netherlands

This study examines the development of brown and red algal species richness and distribution in the Southwest Netherlands' saline and brackish waters following the execution of the Delta Hydrotechnical Works. These works have produced a de facto compartmentalisation of the formerly more or less continuous estuarine area. We now have a saline tidal sea arm (Oosterschelde), saline and brackish stagnant lakes (Grevelingen and Veerse Meer, respectively), as well as remnants of the estuarine habitat (Westerschelde, Nieuwe Waterweg). A comparison of the recent situation with the one that existed before any great alterations took place shows:

1. Species richness of the marine flora on this (regional/local) scale is largely dependent on salinity.
2. An overall rise in number of species of brown and red algae is apparent. Among the ten distinguished sectors of the SW Netherlands the steepest rises occurred in the tidal saline Oosterschelde and the stagnant saline Grevelingen, probably caused by the now continuously high salinity and clear water.
3. A great impact of alien imports ('exotics') is visible in the sheltered Oosterschelde and Grevelingen, a much smaller impact on the exposed North Sea coast and in the estuarine brackish Westerschelde.
4. There is not much indication of reductions in species areas, in the red algae rather the reverse seems true.
5. This study demonstrates a case where human interference has produced an increased species diversity in the marine environment by creating more diverse habitats. As such it is merely a continuation of a process that has been going on in the SW Netherlands during the last few centuries.

Inleiding

Gedurende de laatste 45 jaar is het mariene habitat in Zuidwest-Nederland ingrijpend gewijzigd als gevolg van de Deltawerken. Het resultaat is dat er een compartimentering is opgetreden van het voorheen min of meer continue estuariene gebied dat gevormd werd door de benedenloop van de grote rivieren. Een getijderegime met een zout-gradiënt bleef in feite alleen bestaan in de Westerschelde en in de Nieuwe Waterweg. Elders onstonden andere typen 'mariene' habitat: de geheel afgesloten wateren ontberen uiteraard getijde; ze zijn ofwel volledig zout (Grevelingen), brak (Veerse Meer), danwel volledig zoet geworden (Haringvliet, Zoommeer, Markiezaatsmeer). De Oosterschelde is door de constructie van de stormvloedkering onderhevig gebleven aan getijde van weliswaar iets gereduceerde amplitude, maar omdat de toevoer van zoetwater door de aanleg van de compartimenteringsdammen (Oesterdam, Philipsdam) sterk is teruggelopen, is het zoutgehalte in de Oosterschelde momenteel hoger dan ooit tevoren, ca. 34 ‰ saliniteit.

Van de Zuidwest-Nederlandse zeewierflora is allang bekend dat deze een speciale positie inneemt, met verscheidene soorten die niet in Noord-Nederland worden aangetroffen, terwijl sommige soorten er hun noordgrens aan het Europese continent bereiken.²

Deze studie beoogt een overzicht te geven van de ontwikkelingen in soortenrijkdom en floristische samenstelling sinds de aanvang van de Deltawerken. Een tussentijds overzicht zou wel eens des te belangrijker kunnen worden daar het politieke sentiment momenteel weer gericht schijnt te zijn op het herintroduceren van een meer estuariene situatie in ZW-Nederland.³ Onderdelen daarvan, hetzij in planning, hetzij al in uitvoering zijn:

1. Het inlaten van (gecontroleerde) hoeveelheden zoet water in de Oosterschelde, bijvoorbeeld uit het Zoommeer. Dit zal behalve een lichte reductie van het zoutgehalte ook een verhoging van de nutriëntgehalten in het water tot gevolg hebben. De gevolgen van een gesuggereerde overloop uit de Westerschelde tijdens noodsituaties zullen biologisch waarschijnlijk veel ingrijpender zijn.
2. Een herintroductie van een getijde van geringe amplitude in het Veerse Meer. Dit zal een (beoogde) verlaging van gehalte aan voedingsstoffen tot gevolg hebben, maar tevens het zoutgehalte van het water weer doen oplopen. De noodzakelijke structuren hiervoor worden aangelegd in de Zandkreekdam.
3. Een herintroductie van een getijde van geringe amplitude alsmede een zoutgradiënt in het Haringvliet door het (deels) openen van de doorlaatsluizen.

Deze studie zou dus tevens een voorspellende waarde kunnen hebben voor een situatie die ontstaat na het 'terugschroeven' van de compartimentering zoals hierboven uiteengezet. Ik zal mij hier beperken tot de bruin- en roodwieren, die samen ongeveer 70% van de benthische meercellige algen uitmakend. Idealiter zouden ook de groenwieren ingesloten moeten zijn, maar er doen zich in deze groep veel problemen voor bij de (her)determinatie van historisch materiaal en de interpretatie van oudere literatuur. De soortenrijke groenwiergeslachten als *Enteromorpha*, *Ulva* en *Cladophora* hebben min of meer recente taxonomische revisies ondergaan en door veranderde soortsofpvattingen zijn recente en historische waarnemingen moeilijk te vergelijken zonder zeer gedetailleerd en tijdrovend herbariumonderzoek.

Werkwijze

De gegevens over het huidige 'gecompartimenterde' Deltagebied zijn door mij verzameld in de jaren 1993–2000. In totaal werden 386 collecties gemaakt in epilithische algenvegetaties in het supralittoraal tot iets onder de laagwaterlijn in getijdewateren en van de bovenste 50 cm in stagnante wateren. De monsters werden door het hele jaar heen genomen, maar in de zomer frequenter dan in de winter. Er werd niet met formele 'opnames' of kwadraten gewerkt, maar locaties werden zo grondig mogelijk geïnventariseerd op soortenbestand. Determinatie vond plaats in het veld of, van gefixeerd materiaal, in het laboratorium. Het materiaal is deels verwerkt in ca. 4000 herbariumexemplaren en ca. 1400 vaste preparaten en wordt bewaard op de Leidse vestiging van het Nationaal Herbarium Nederland.

De gegevens over de verspreiding van soorten voor de compartimentering werden in een aantal gevallen verkregen door bestudering van de literatuur, maar vooral uit het doornemen van de historische collecties aanwezig in het Nationaal Herbarium Nederland te Leiden – vrijwel alle oude collecties van belang zijn hier gehuisvest. Terwijl de recente collecties dus dateren uit de jaren 1993–2000, wordt de ‘sluitingsdatum’ van de historische gegevens bepaald al naar gelang bepaalde delen van ZW-Nederland belangrijke wijzigingen ondergingen in het kader van de Deltawerken. Zo geldt als sluitingsdatum voor het Veerse Meer het jaar 1961 (sluiting Veerse Gatdam), Grevelingen het jaar 1971 (sluiting Brouwersdam), Oosterschelde het jaar 1987 (completering stormvloedkering); voor andere wateren, die niet of minder abrupt van karakter veranderden, geldt het jaar 1975 als arbitraire sluitingsdatum van de historische gegevens. Het startpunt van de historische gegevens ligt rond 1937, voor die tijd is er in ZW-Nederland slechts spaarzaam verzameld of er is niet veel materiaal bewaard gebleven of er is niet over gepubliceerd – uitzondering zijn de verzamelingen van R.B. van den Bosch⁴, die evenwel in meerderheid geen gedetailleerde locatiebeschrijving kennen. Het historische materiaal omvat (grotendeels) de collecties van Den Hartog², Nienhuis⁵, diverse verzamelaars in de 1940-er en 1950-er jaren en een deel van de collecties die werden gemaakt voor de vervaardiging van de zeewierflora.⁷

Uit de vergelijking van historische en recente gegevens worden conclusies getrokken over de invloed van de Deltawerken op de diversiteit van de algenflora in zowel het gehele gebied als in de diverse hier onderscheiden ‘compartimenten’. Enige speciale aandacht zal worden gegeven aan exoten: soorten die niet inheems West-Europees zijn, maar afkomstig zijn uit verre oorden. De meeste hiervan zijn tamelijk recent gearriveerd en hun toekomstige ontwikkeling kan van grote invloed zijn op de oorspronkelijke algenflora.

De hier gevolgde nomenclatuur is die van de checklist.⁸

Resultaten en discussie

Het aantal waarnemingen dat gedestilleerd werd uit het herbarium (alleen autochtoon materiaal – geen aanspoelsel; verzameld binnen de boven aangegeven periode) bedroeg 745 bruinwieren en 1732 roodwieren (literatuurwaarnemingen niet meegerekend). Deze gegevens werden vergeleken met recente collecties van 1897 bruinwieren en 3345 roodwieren. Hoewel het aantal recente waarnemingen dus hoger ligt, is het verschil niet van dien aard dat dit een vergelijking met de historische soortenrijkdom onmogelijk maakt. Een verdere analyse maakte ook duidelijk dat de historische collectie-gegevens evenals de recente in meerderheid gedurende de zomer werden verkregen, zodat gevonden verschillen niet aan seizoensinvloeden toegeschreven kunnen worden.

Voor het doel van deze studie werden de ZW-Nederlandse zoute en brakke wateren verdeeld in 10 sectoren (Fig. 1). Sommige hiervan zijn inderdaad vrij geïsoleerde compartimenten (Veerse Meer, Grevelingen, kleine binnenwateren), andere zijn onderscheiden op (vroegere of hedendaagse) verschillen in zoutgehalte of expositie aan golfslag. De volledig zoet geworden wateren worden verder niet in beschouwing genomen.

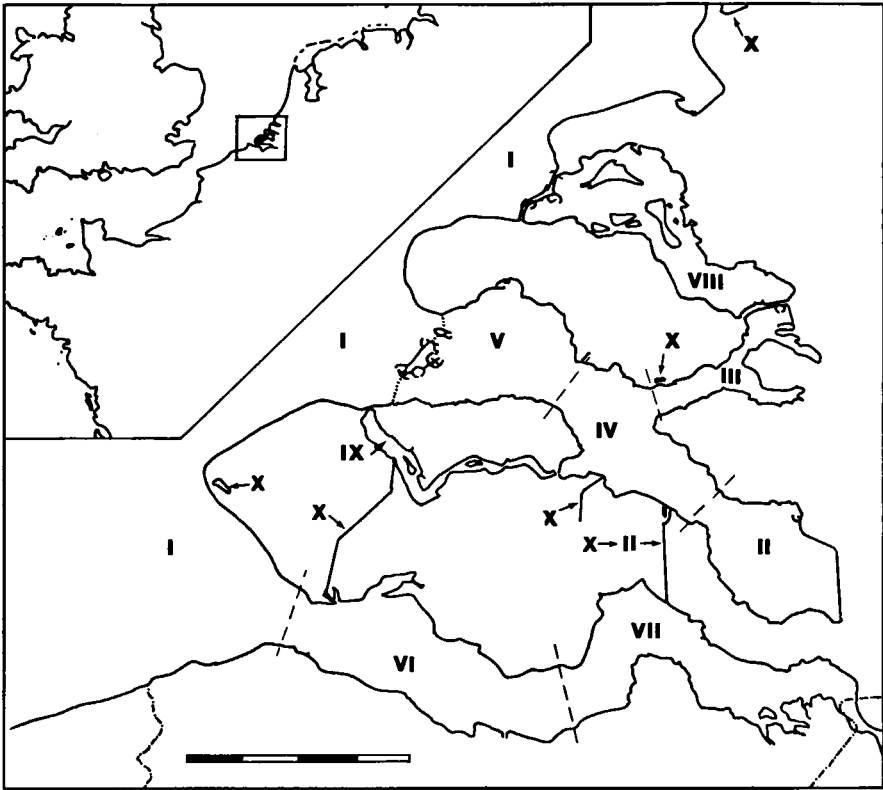


Fig. 1. Recente ligging van de Zuidwest-Nederlandse zoute en brakke wateren. De Romeinse cijfers I–X duiden de tien sectoren aan die voor het doel van deze studie werden onderscheiden (zie tekst voor verdere uitleg). Schaal is 20 km.

Voor elk van de 10 sectoren van het Deltagebied zijn de waarnemingen van bruin- en roodwieren weergegeven in Tabel 1 (zie Bijlage). De ontwikkelingen van de meercellige algenflora worden hieronder per sector kort besproken (zie ook Tabel 2, Bijlage):

- I. *Noordzeekust*. Onderhevig aan getijde, volledig zout, geëxponerd. Daarbij komt op veel plaatsen een factor die elders in het Deltagebied weinig gevonden wordt: de schurende werking van zand. Toch lijkt het gebied redelijk soortenrijk; diverse soorten (*Chilonema foecundum*, *Isthmoplea sphaerophora*, *Ceramium gaditanum*, *Ceramium shuttleworthianum*) hebben zich recent in ZW-Nederland gevestigd en zijn tot nu toe in verspreiding beperkt gebleven tot deze sector. Het totaal aantal soorten lijkt recent sterk gestegen. Dit zou deels verklaard kunnen worden uit verhoogde verzamelactiviteit, maar ook door het toegenomen oppervlak substraat en habitatdiversiteit, met name op het voormalig werkeiland Neeltje Jans. Evenwel, de vestiging van de vier bovengenoemde soorten is waarschijnlijk niet een direct gevolg van de Deltawerken, maar duidt eerder

op een autonoom proces van floraverrijking of een effect van de licht gestegen gemiddelde zeewatertemperatuur. Exoten zijn op de sterk geëxponeerde delen nog niet waargenomen, wel in de wat meer beschutte delen, zoals de luwe kant van havendammen of in getijdpoelen.

- II. *Oosterschelde 'Kom'*. Getijdewater, volledig zout, beschut. Een groot deel van het gebied bestaat, althans rond laagwaterniveau, uit zacht substraat. Een belangrijk habitat voor meercellige algen wordt echter gevonden in de omgeving van de voormalige oesterputten van de Yerseksche Oesterbank. Het benodigde harde substraat wordt hier grotendeels gevormd door de enorme hoeveelheden van de uitheemse oester *Crassostrea gigas*. Een deel van de historische gegevens voor deze sector komt uit gebieden die niet langer onder mariene invloed staan: Markiezaatsmeer, Bergse Diep en Eendracht. Het gebied is rijk aan soorten en heeft recent veel 'eerste vondsten in Nederland' opgeleverd van exoten, vooral roodwieren (*Agardhiella subulata*, *Grateloupia doryphora*, *Dasysiphonia spec.*, *Polysiphonia senticulosa*) en ook het bruinwier *Undaria pinnatifida*. Ook in het verleden kwamen in dit gebied diverse unieke of anderszins zeldzame soorten voor; sommige hiervan zijn nu verdwenen (*Halidrys siliquosa*, *Anotrichium furcellatum*, *Antithamnionella ternifolia*, *Chondria capillaris*). Alleen de verdwijning van *Halidrys siliquosa* kan aan de Deltawerken toegeschreven worden, de andere soorten werden al eerder niet meer gevonden.
- III. *Oosterschelde Noord*. Getijdewater, volledig zout, beschut. Deze kenmerken komen overeen met die van 'Oosterschelde Kom', de reden om Oosterschelde Noord apart te behandelen is, dat in het verleden hier nog grote hoeveelheden rivierwater werden afgevoerd. De historische gegevens omvatten dan ook die van de eertijds brakke wateren Volkerak en Hollandsch Diep, alhoewel slechts weinig waarnemingen gedocumenteerd zijn. Momenteel is deze sector tamelijk rijk aan soorten; hij herbergt de enige bekende populatie van de exoot *Grateloupia doryphora* – in het havenkanaal van Stavenisse. Onder de soorten die hier verdwenen zijn is *Fucus ceranoides*, die destijds bij Dintelsas de enige bekende Nederlandse populatie ten zuiden van Hoek van Holland vormde. Het sterk gestegen soortental in deze sector kan toegeschreven worden aan het toegenomen zoutgehalte en de helderheid van het water.
- IV. *Oosterschelde Midden*. Getijdewater, volledig zout, matig geëxponeerd. Deze sector is door de Deltawerken niet ingrijpend veranderd, hoewel het zoutgehalte wat is gestegen en de expositie mogelijk iets verminderd. Momenteel is dit met 'Oosterschelde Kom' het rijkste gebied wat zeewierdiversiteit betreft, met name de zuidkust van Schouwen-Duiveland. Het aantal soorten is wel gestegen ten opzichte van de historische gegevens, maar proportioneel niet zo sterk als in de meeste andere sectoren. Het aantal gevestigde exoten is iets minder dan in 'Kom'.
- V. *Oosterschelde Mond*. Getijdewater, volledig zout, matig geëxponeerd. Deze karakteristiek maakt dat het gebied niet veel verschilt van de vorige sector, maar sommige delen zijn iets meer geëxponeerd, andere daarentegen juist meer beschut. Waarschijnlijk zijn door de nabijheid van de Noordzee hier de maximum en minimum temperaturen minder extreem dan meer oostwaarts in de Oosterschelde. Deze sector omvat de oostkant van de stormvloedkering en

werkeilanden. De hoeveelheid beschikbaar substraat en de diversiteit in habitats is daardoor toegenomen en dit kan de vrij sterke stijging in soortenrijkdom verklaren. Het gebied is dus rijk aan soorten en is momenteel het enige gebied waar de destijds meer algemene *Laminaria saccharina* nog wel eens in enige hoeveelheid wordt gevonden – in de rest van de Oosterschelde is dit imposante bruinwier een zeldzaamheid geworden. Het aantal gevestigde exoten is ongeveer hetzelfde als in 'Oosterschelde Midden'.

- VI. *Westerschelde – westelijk deel*. Onderhevig aan getijde, met zoutgradiënt, (matig) geëxponeerd. Tussen Vlissingen en de Sloehaven lijken de algenvegetaties op die van de Oosterschelde, hoewel minder soortenrijk. Dit werd in het verleden ook al geconcludeerd², toen dit stukje kust gerekend werd tot het 'Scaldian subdistrict'. Meer naar het oosten toe bevat het Scheldewater zoveel slib, dat algengroei rond de laagwaterlijn een onmogelijkheid wordt. Het habitat is hier door de Deltawerken weinig gewijzigd en ook de soortenrijkdom en floristische samenstelling lijken dit te bevestigen: beide verschillen nauwelijks van de situatie van vòr 1975. Ook het aantal gevestigde exoten is laag vergeleken met de Oosterschelde.
- VII. *Westerschelde – oostelijk deel*. Karakteristiek vergelijkbaar met het westelijk deel, maar met een lager zoutgehalte en minder geëxponeerd. Door het eerder genoemde hoge slibgehalte van het Scheldewater zijn er geen algenvegetaties rond de laagwaterlijn. Ook het oppervlak getijdegebied met redelijk gevarieerde algengroei is sterk gereduceerd. Veel dijkellingen zijn geherprofileerd en voorzien van een type bekleding dat vooralsnog voor algen onaantrekkelijk lijkt. De paar resterende strekdammetjes van oudere datum (en bij voorkeur van Vilvoordse zandsteen) leveren het grootste deel van de soorten op. Het soortental is in recente tijden weinig gewijzigd en er zijn geen meldingen van geïntroduceerde exoten.
- VIII. *Grevelingen*. Stagnant, zout (ca. 30 ‰ saliniteit), tamelijk beschermt tot matig geëxponeerd. Het water van de Grevelingen wordt veelvuldig ververst via een doorlaatmiddel in de Brouwersdam, zonder dat dit veel variatie in waterniveau oplevert. Hoewel op deze manier een hoog zoutgehalte gewaarborgd blijft, betekende de afsluiting toch een drastische wijziging van het habitat. In feite zijn twee belangrijke fasen te onderscheiden: in 1964 veranderde de Grevelingen door de voltooiing van de Grevelingendam van een estuarium in een zeearm, zeven jaar later werd ook de zeevaartse opening afgesloten. Ondanks dat is de soortenrijkdom verrassend hoog, hoger dan te eniger tijd voor de afsluiting en slechts weinig lager dan die van vergelijkbare secties van de Oosterschelde. Hierbij moet wel opgemerkt worden dat de aantallen die gegeven worden in Tabel 1 en 2 (zie Bijlage) mogelijk een vertekend beeld geven; in ieder geval is er eerder voor de historische periode een aantal van 89 benthische algen genoemd⁹ – ongeveer tweederde daarvan zou bestaan uit bruin- en roodwieren. Weinig publicaties¹⁰ van die tijd houden zich echter met soortenrijkdom bezig en de aanwezige herbarium collecties geven niet veel meer informatie. De huidige floristische samenstelling is in zoverre bijzonder dat het aantal bruinwieren relatief hoog is, ongeveer gelijk aan dat van de roodwieren. Daaronder zijn verscheidene exoten en de vegetatie wordt in sterke mate bepaald

door deze geïntroduceerde organismen. Soorten als *Codium fragile*, *Sargassum muticum* (met een aantal substraatspecifieke epifyten) en *Polysiphonia harveyi* zijn zeer algemeen tot dominant.

IX. *Veerse Meer*. Stagnant, brak (13–17 ‰ saliniteit), beschermd. Een belangrijke bijkomende factor hier is de sterke eutrofiëring, die gedurende de zomer een overlast-gevende groei van bepaalde groenwieren veroorzaakt. Tot op heden wordt voor het waterniveau een regime gehandhaafd, waarbij een hoger zomerpeil en een lager winterpeil elkaar afwisselen – het verschil is ongeveer 70 cm. Uiteraard is deze sector, die vroeger een arm van de Oosterschelde vormde, sterk veranderd. Het totaal aantal soorten is niet groot, maar sommige zijn uniek (*Acrochaetium balticum*) of elders zeldzaam (*Ceramium diaphanum*, *Dasya baillouviana* – deze laatste met de substraatspecifieke epifyt *Acrochaetium dasyae* – zijn de enige exoten). Bruinwieren zijn vrijwel afwezig. De sector ‘Veerse Meer’ is de enige sector die voor deze groep, maar ook voor de roodwieren, ten opzichte van de historische gegevens een netto verlies laat zien. De oorzaak hiervan ligt ongetwijfeld in het lagere zoutgehalte.

X. *Kleine brakke wateren*. Deze ‘sector’ omvat verspreide kleine, beschutte meertjes en kanalen zonder getijde: Oostvoornse Meer, Gat van Ouwerkerk, Havenkanaal van Goes en Goessche Meer, Kanaal door Walcheren, Westkapelse Kreek. Het Kanaal door Zuid-Beveland wordt alleen voor de historische gegevens tot deze sector gerekend. Het kanaal is in 1994 bij de reconstructie aan de noordkant opengelaten en kent nu getijde; voor de recente periode wordt het daarom bij ‘Oosterschelde Kom’ gerekend. De zoutgehaltes van voornoemde wateren kunnen sterk uiteenlopen.

Floristisch zijn de ‘kleine brakke wateren’ verwant aan het Veerse Meer, tenzij ze een (veel) hoger zoutgehalte hebben. Het is ook dankzij de wateren met een hoog zoutgehalte (speciaal het Havenkanaal van Goes), dat nog een redelijk aantal soorten geregistreerd kan worden. In het verleden scoorde het Kanaal door Zuid-Beveland het hoogst, waarschijnlijk om dezelfde reden. Het totaal aantal soorten is niet veel veranderd, maar de floristische samenstelling is wel gewijzigd: er is een netto winst wat betreft het aantal soorten bruinwieren en een netto verlies aan roodwieren. Een aantal exoten behoren tot de in deze ‘sector’ nieuw gevestigde soorten.

Conclusies en algemene discussie

Er is sedert 1937 in het ZW-Nederlandse Deltagebied een totaal aantal van 143 soorten meercellige benthische bruin- (66) en roodwieren (77) geregistreerd. In de recente periode (1993–2000) zijn 132 soorten aangetroffen, waarvan 48 niet voor de compartimentering werden waargenomen. De historische collecties omvatten 95 soorten, waarvan 11 na de uitvoering van de Deltawerken niet meer teruggevonden zijn. Ook als we rekening houden met de mogelijkheid dat kleine (epifytische) soorten in het herbarium ondervertegenwoordigd zijn, kunnen we constateren dat er een aanzienlijke verrijking van de algenflora is opgetreden. De soortenaantallen van bruin- en roodwieren nemen in ongeveer gelijke mate toe. De verschillen tussen verleden en heden worden in deze studie als reëel geïnterpreteerd en niet

toegeschreven aan een toegenomen verzamelactiviteit. Opvallend is dat het aantal gewone tot (zeer) algemene soorten ongeveer gelijk gebleven is: het aantal soorten waarvan het aantal collecties meer dan 1% van het totaal bedroeg, bedraagt in beide periodes tussen de 35 en 45 soorten. Het gaat hier uiteraard niet noodzakelijkerwijs om dezelfde soorten voor beide periodes: speciaal bij de roodwieren zijn er verscheidene die van verleden naar heden in status van 'algemeen' naar 'niet algemeen' zijn gegaan, en *vice versa*.

Een recente studie van de algenflora van Helgoland¹¹ levert interessant vergelijkingsmateriaal met ZW-Nederland, omdat beide gebieden in de soortenarme zuidelijke Noordzee gelegen zijn en ongeveer dezelfde soortenaantallen hebben. De auteurs van deze studie¹¹, die de periodes 1845–1935 en 1959–1998 vergelijken, vonden een stabiele zeewierflora wat betreft absolute soortentotalen, maar een sterk verlies aan bruinwieren, een sterke winst aan groenwieren en ongeveer gelijkblijvende aantallen roodwieren. Ook verscheidene individuele soorten leveren interessant vergelijkingsmateriaal tussen de twee gebieden. Algen die op Helgoland sterk terugliepen of verdwenen en in ZW-Nederland verschenen of zich sterk vermeerderden zijn de bruinwieren *Asperococcus fistulosus*, *Chilionema foecundum*, *Dictyota dichotoma*, *Leathesia difformis*, *Stictyosiphon soriferus*, *Striaria attenuata* en het roodwier *Spermothamnion repens*. Het omgekeerde verschijnsel trad op bij *Polysiphonia lanosa*, die in de Oosterschelde nog slechts over een kort stukje kust te vinden is, maar op Helgoland sterk in aantal toenam.

Veranderingen in gemeenschappen van benthische algen of in regionale flora's zijn in het verleden aan diverse oorzaken toegeschreven, zoals: verontreiniging (of herstel van verontreiniging)¹², zelfs luchtverontreiniging¹³, eutrofiëring^{14 15}, verandering van habitat^{11 16}, zeevatertemperatuurstijging¹³, en introductie van exoten.¹⁷ In al deze gevallen wordt verondersteld of is bewezen dat menselijke activiteit aan de basis staat van deze veranderingen in milieufactoren. Het is hoogst aannemelijk dat menselijke activiteit in ZW-Nederland inderdaad de grootste oorzaak is van de veranderingen in algenflora, hoewel ook de suggestie is gedaan dat de Nederlandse algenflora, die van betrekkelijk jonge leeftijd is, nog onderhevig is aan een autonoom proces van floraverrijking.² Terwijl de meeste van bovengeciteerde studies een (soms scherpe) reductie in aantallen soorten bruin- en roodwieren aangeven, moeten we echter in deze studie constateren dat de compartimentering van het Deltagebied in feite een vergroting van habitatdiversiteit heeft opgeleverd en daarmee samengaan een stijging van algendiversiteit. Dit proces sluit daarmee wonderwel aan bij de ontwikkelingen in ZW-Nederland gedurende de laatste eeuwen.

Als we de diverse 'compartimenten' apart bekijken, wordt duidelijk dat de sectoren die relatief weinig veranderingen hebben ondergaan, bijvoorbeeld de secties van de Westerschelde, ook floristisch vrijwel gelijk gebleven zijn. Van de vier sectoren in de Oosterschelde zijn 'Noord' en 'Mond' relatief het sterkst veranderd, de eerste waarschijnlijk door sterke toename van de gemiddelde saliniteit en helderheid, de tweede door toegenomen hoeveelheid beschikbaar substraat en habitat-diversiteit, met name beschutte niches. Mogelijk zijn deze gebieden in het verleden ook minder intensief bemonsterd dan de 'Kom' en 'Midden' sectoren. Dezelfde factoren (toename van habitatdiversiteit en schaarste aan oude collecties) kunnen ook grotendeels de sterke stijging van het aantal soorten in de sector 'Noordzee' verklaren.

Wat betreft de nu stagnante wateren, lijdt alleen het Veerse Meer een netto verlies aan algendiversiteit, ongetwijfeld een gevolg van het lagere zoutgehalte. De Grevelingen heeft een rijke flora, gekenmerkt door ongeveer gelijke aantallen soorten bruin- en roodwieren [en, tussen haakjes, ook een even groot aantal soorten groenwieren – het totaal aantal recent geregistreerde soorten meercellige algen in de Grevelingen bedraagt 100]. De kleinere brakke stilstaande wateren zijn qua soortenrijkdom nauwelijks veranderd, maar de floristische samenstelling is verschoven naar een hoger aandeel van bruinwieren en een netto verlies aan roodwieren.

In deze studie is alleen maar gekeken naar aspecten van soortenrijkdom en floristische samenstelling, zonder te letten op abundantie van soorten. Er is al eerder opgemerkt¹⁷ dat het aspect van sommige locale algenflora's volledig is gewijzigd, meer dan uit een soortenlijst kan worden afgeleid, voornamelijk door de introductie van exotische algen. Het sterkst 'getroffen' gebied is de Grevelingen. Hier is *Sargassum muticum* de dominante alg, die vrijwel overal voorkomt waar hard substraat aanwezig is. Andere exoten die hier een belangrijke rol spelen zijn *Codium fragile*, *Colpomenia peregrina* en *Polysiphonia harveyi*. Dit lijkt het idee te bevestigen dat vooral veranderde of verstoorde habitats gevoelig zijn voor vreemde invasies¹⁸, maar ook het relatief veel minder veranderde beschutte deel van de Oosterschelde heeft grote aantallen en abundanties van exoten: *Sargassum muticum*, *Dasyisiphonia spec.*, *Polysiphonia harveyi* en *P. senticulosa* kunnen plaatselijk alle (co-)dominant worden in de sublittorale grenszone. Sedert 1999 is *Undaria pinnatifida* hier gevestigd en de waarnemingen tot nu toe (2002) doen vermoeden, dat deze soort de komende jaren een zeer prominente plek in het laag eulittoraal en sublittoraal zal gaan innemen. Het blijft speculeren of het Deltagebied minder onder deze invasies te 'lijden' zou hebben gehad bij het ongewijzigd voortbestaan van de estuariene toestand. Opvallend is ondertussen wel dat minder sterk veranderde sectoren zoals de Westerschelde en de geëxponeerde Noordzeekust de kleinste aantallen en hoeveelheden exoten herbergen.

Een mogelijk gevolg van de compartimentering zou de verkleining van het verspreidingsgebied van individuele soorten hebben kunnen zijn, maar dit blijkt niet uit de gegevens. Het aantal soorten dat slechts in één enkele sector gevonden is steeg van 21 naar 26, een geringe toename in vergelijking met de stijging in het totaal aantal soorten. Veel van de soorten die nu slechts in één sector voorkomen zijn recent gearriveerd en kunnen zich in de komende jaren uitbreiden. Gemeten over alle soorten is het gemiddeld aantal sectoren waarin een alg voorkomt 3,7 bij de bruinwieren en daarmee onveranderd ten opzichte van de historische situatie. Bij de roodwieren steeg dit gemiddelde van 4,5 tot 5,9; gemiddeld hebben roodwier-soorten nu zelfs een bredere verspreiding dan vroeger. De belangrijkste oorzaak hiervoor is waarschijnlijk het hoge zoutgehalte in alle vier sectoren van de Oosterschelde en in de Grevelingen.

Zoutgehalte is samen met helderheid van het water de belangrijkste factor die de soortenrijkdom bepaalt van onze locale mariene flora's. Op grotere schaal bekeken zijn de kusten van de zuidelijke Noordzee aanzienlijk armer dan de meer oceanische kusten van West-Europa. Dit is zeer waarschijnlijk het gevolg van de hier te lande veel grotere seizoensvariatie in zeevatertemperatuur. Als daarom in deze studie gesproken wordt over een 'rijke' flora, kan dit alleen maar in een lokale

context begrepen worden: de Nederlandse zeewierflora met ca. 200 soorten steekt bijzonder povertjes af tegen die van bijvoorbeeld Bretagne met 600–700 soorten.

Tenslotte, om terug te keren naar de vraag wat de gevolgen van de compartimentering zijn, het is niet aannemelijk dat het opdelen van een gebied op zichzelf zou leiden tot vergroting van het bestand aan soorten, hoewel de schaal waarop dit in het Deltagebied is gebeurd moeilijk als 'versnippering' is aan te duiden. Wel is de oorzaak van het toegenomen soortental te zoeken in de vergroting van habitatdiversiteit; daarnaast is de toegenomen soortenrijkdom in de meeste van de tien onderscheiden sectoren toe te schrijven aan het voor algen verbeterde mariene milieu, vooral wat betreft zoutgehalte en helderheid van het water. Voorstellen tot het terugbrengen van een meer estuariene situatie dienen daarom rekening te houden met een verminderende zeewierdiversiteit.

1. Deze studie is mogelijk gemaakt door een subsidie uit het Beijerinck-Poppingfonds van de KNAW. Met dank aan G.M. Lokhorst (NHN/Leiden) voor het kritisch doornemen van het manuscript.
2. C. den Hartog. 1959. The epilithic algal communities occurring along the coast of The Netherlands. *Wentia* 1: i–xi, 1–241.
3. Anonymus. 1998 Vierde Nota Waterhuishouding. Regeringsbeslissing.
4. R.B. van den Bosch. 1853. *Prodromus Florae Bataviae* 2, 2: 169–281.
5. P.H. Nienhuis. 1975. Biosystematics and ecology of *Rhizoclonium riparium* (Roth) Harv. (Chlorophyceae: Cladophorales) in the estuarine area of the rivers Rhine, Meuse and Scheldt. Groningen.
6. P.H. Nienhuis. 1980. The epilithic algal vegetation of the SW Netherlands. *Nova Hedwigia* 23: 1–94.
7. H. Stegenga & I. Mol. 1983. Flora van de Nederlandse Zeewieren. Hoogwoud.
8. H. Stegenga, I. Mol, W.F. Prud'homme van Reine & G.M. Lokhorst. 1997. Checklist of the marine algae of the Netherlands. *Gorteria*, suppl. 4: 1–57.
9. H. Stegenga & W.F. Prud'homme van Reine. 1998. Changes in the Seaweed Flora of The Netherlands. In: G.W. Scott & I. Tittley (eds.), *Changes in the marine flora of the North Sea*. Scarborough.
10. P.H. Nienhuis. 1970. The benthic algal communities of flats and salt marshes in the Grevelingen, a sea-arm in the southwestern Netherlands. *Neth. J. Sea Res.* 5: 20–49.
11. I. Bartsch & R. Kühlenkamp. 2000. The marine algae of Helgoland (North Sea): an annotated list of records between 1845 and 1999. *Helgol. Mar. Res.* 54: 160–189.
12. J.M. Gorostiaga & I. Diez. 1996. Changes in the sublittoral benthic marine macroalgae in the polluted area of Abra de Bilbao and proximal coast (Northern Spain). *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 130: 157–167.
13. A.C. Mathieson, C.J. Dawes & E.J. Hehre. 1998. Floristic and zonation studies of seaweeds from Mount Desert Island, Maine: an historical comparison. *Rhodora* 100: 333–379.
14. D. Schories, A. Albrecht & H. Lotze. 1997. Historical changes and inventory of macroalgae from Königshafen Bay in the northern Wadden Sea. *Helgoländer Meeresuntersuchungen* 51: 321–341.

15. A.L. Middelboe & K. Sand-Jensen. 2000. Long-term changes in macroalgal communities in a Danish estuary. *Phycologia* 39: 245–257.
16. W.J. Wolff. 1999. The conservation value of artificial habitats in the marine environment: a case study of the artificial rocky shores of the Netherlands. *Aquatic conservation: Mar. Freshw. Ecosyst.* 9: 541–544.
17. H. Stegenga. 2002. De Nederlandse Zeewierflora: van kunstmatig naar exotisch? *Het Zeepaard* 62: 13–24.
18. E. Leppaköski. 1994. Non-indigenous species in the Baltic Sea. In: C.F. Boudouresque, F. Briand & C. Nolan (eds.), *Introduced species in European coastal waters*. *Ecosystems Research Report* 8: 66–75.

Bijlage

Table 1. Waarnemingen van meercellige benthische bruin- en roodwieren in tien onderscheiden sectoren in de ZW-Nederlandse wateren. H = historische waarnemingen (zie de tekst voor de per gebied uiteenlopende periodes), R = recente waarnemingen (1993–2000). Soorten waarvan de namen zijn voorzien van een asterisk (*) zijn (vermoedelijk) exotische introducties aan de West-Europese kusten.

SECTOR Sluitingsjaar historische waarneming	I 1975		II 1987		III 1987		IV 1987		V 1987		VI 1975		VII 1975		VIII 1971		IX 1961		X 1975	
	H	R	H	R	H	R	H	R	H	R	H	R	H	R	H	R	H	R	H	R
	BRUINWIJEREN																			
<i>Acinetospora crinita</i>		+		+		+		+												+
<i>Ascophyllum nodosum</i>		+	+	+		+	+	+	+	+	+	+	+	+				+		
<i>Asperococcus fistulosus</i>								+												
<i>Asperococcus scaber</i>																				+
<i>Botrytella reinboldii</i>																				+
<i>Botrytella spec.*</i>																				+
<i>Chilionema foecundum</i>		+																		
<i>Chorda filum</i>				+		+		+												
<i>Cladostephus spongiosus</i>		+	+				+	+	+	+	+									
<i>Colpomenia peregrina*</i>		+				+														+
<i>Desmarestia viridis</i>				+			+													
<i>Dictyota dichotoma</i>		+	+	+		+	+	+	+		+									+
<i>Ectocarpus fasciculatus</i>		+	+				+		+		+									+
<i>Ectocarpus siliculosus</i>		+	+	+		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+				+
<i>Elachista fucicola</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+					+
<i>Elachista spec.*</i>		+																		+
<i>Feldmannia globifera</i>							+													+
<i>Feldmannia irregularis</i>							+													+
<i>Fucus ceranoides</i>				+																
<i>Fucus serratus</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	
<i>Fucus spiralis</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Fucus vesiculosus</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	
<i>Halidrys siliquosa</i>				+																
<i>Hecatonema maculans</i>						+														+
<i>Herponema solitarium</i>						+														
<i>Hincksia fuscata</i>							+		+											+
<i>Hincksia granulosa</i>		+	+	+		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+				+
<i>Hincksia hincksiae</i>							+													
<i>Hincksia intermedia</i>						+														
<i>Hincksia mitchelliae</i>						+	+		+											+
<i>Hincksia sandriana</i>						+	+		+											+
<i>Isthmoplea sphaerophora</i>		+																		+

SECTOR Sluitingsjaar historische waarneming	I 1975		II 1987		III 1987		IV 1987		V 1987		VI 1975		VII 1975		VIII 1971		IX 1961		X 1975		
	H	R	H	R	H	R	H	R	H	R	H	R	H	R	H	R	H	R	H	R	
<i>Kuetzingiella battersii</i>				+																	
<i>Laminaria saccharina</i>		+	+					+	+	+	+										
<i>Leathesia difformis</i>		+						+	+											+	+
<i>Leathesia verruculiformis*</i>		+						+													
<i>Leptonema fasciculata</i>								+													+
<i>Microspongium globosum</i>																					+
<i>Mikrosyphar polysiphoniae</i>				+																	
<i>Mikrosyphar porphyrae</i>				+				+	+												
<i>Myriacutula spec.*</i>																				+	+
<i>Myrionema corunnae</i>		+	+					+		+											
<i>Myrionema magnusii</i>																				+	+
<i>Myrionema strangulans</i>				+				+												+	+
<i>Myriotrichia clavaeformis</i>																				+	+
<i>Pelvetia canaliculata</i>				+	+	+	+	+	+	+	+									+	+
<i>Petalonia fascia</i>		+	+	+		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Petroderma maculiforme</i>																					+
<i>Pilayella littoralis</i>		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Pogotrichum filiforme</i>		+	+							+											
<i>Protectocarpus speciosus</i>								+	+											+	+
<i>Punctaria latifolia</i>		+	+	+		+	+			+										+	+
<i>Ralfsia verrucosa</i>	+	+	+	+		+	+	+		+										+	+
<i>Sargassum muticum*</i>		+	+			+		+	+	+										+	+
<i>Scytosiphon lomentaria</i>	+	+	+	+		+	+	+	+	+										+	+
<i>Sphacelaria nana</i>		+	+					+	+		+	+	+	+						+	+
<i>Sphacelaria plumigera</i>				+				+		+										+	+
<i>Sphacelaria radicans</i>								+			+									+	+
<i>Sphacelaria rigidula</i>	+	+	+	+	+		+	+	+	+	+									+	+
<i>Spongonema tomentosum</i>		+						+	+											+	+
<i>Stictyosiphon soriferus</i>																				+	+
<i>Striaria attenuata</i>								+												+	+
<i>Taonia atomaria</i>				+	+																
<i>Ulonema rhizophorum</i>																					+
<i>Undaria pinnatifida*</i>					+		+														
<i>Waerniella lucifuga</i>								+													
ROODWIJEREN																					
<i>Acrochaetium balticum</i>																				+	+
<i>Acrochaetium catenulatum*</i>					+																+
<i>Acrochaetium densum*</i>	+	+	+			+	+	+		+										+	+
<i>Acrochaetium hallandicum</i>		+	+				+		+												
<i>Acrochaetium humile</i>						+														+	+
<i>Acrochaetium moniliforme</i>																				+	+
<i>Acrochaetium parvulum</i>	+																				
<i>Acrochaetium polyblastum</i>					+		+		+												
<i>Acrochaetium secundatum</i>	+	+	+			+	+	+	+	+		+		+							

SECTOR Sluitingsjaar historische waarneming	I 1975		II 1987		III 1987		IV 1987		V 1987		VI 1975		VII 1975		VIII 1971		IX 1961		X 1975	
	H	R	H	R	H	R	H	R	H	R	H	R	H	R	H	R	H	R	H	R
	<i>Agardhiella subulata*</i>				+															
<i>Aglaothamnion hookeri</i>	+	+	+	+	+		+	+	+	+	+	+						+		
<i>Aglaothamnion pseudobyssoides</i>																				+
<i>Aglaothamnion roseum</i>																		+	+	+
<i>Anotrichium furcellatum*</i>																				
<i>Antithamnion villosum</i>																		+	+	
<i>Antithamnionella spirographidis*</i>																				+
<i>Antithamnionella ternifolia*</i>																				
<i>Bangia atropurpurea</i>	+	+																		+
<i>Bostrychia scorpioides</i>																				+
<i>Callithamnion corymbosum</i>																				+
<i>Catenella caespitosa</i>	+																			+
<i>Ceramium cimbricum</i>																				+
<i>Ceramium deslongchampii</i>																				+
<i>Ceramium diaphanum</i>																				+
<i>Ceramium gaditanum</i>																				+
<i>Ceramium rubrum</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Ceramium shuttleworthianum</i>																				+
<i>Chondria capillaris</i>																				+
<i>Chondria dasyphylla</i>																				+
<i>Chondrus crispus</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Choreocolax polysiphoniae</i>																				+
<i>Chroodactylon ornatum</i>																				+
<i>Colaconema dasyae*</i>																				+
<i>Colaconema daviesii</i>																				+
<i>Colaconema nemalionis</i>																				+
<i>Colaconema savianum</i>																				+
<i>Cystoclonium purpureum</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Dasya baillouviana*</i>																				+
<i>Dasysiphonia spec.*</i>																				+
<i>Dumontia contorta</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Erythrocladia irregularis</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Erythrotrichia carnea</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Gelidium pusillum</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Gracilaria gracilis</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Gracilariopsis longissima</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Grateloupia doryphora*</i>																				+
<i>Griffithsia devoniensis</i>																				+
<i>Halurus flosculosus</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Hildenbrandia crouanii</i>																				+
<i>Hildenbrandia rubra</i>																				+
<i>Hypoglossum hypoglossoides</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Lomentaria clavellosa</i>																				+
<i>Mastocarpus stellatus</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+

SECTOR Sluitingsjaar historische waarneming	I 1975		II 1987		III 1987		IV 1987		V 1987		VI 1975		VII 1975		VIII 1971		IX 1961		X 1975		
	H	R	H	R	H	R	H	R	H	R	H	R	H	R	H	R	H	R	H	R	
<i>Phyllophora</i>																					
<i>pseudoceranoides</i>	+	+	+	+			+	+	+	+	+	+									
<i>Phymatolithon lenormandii</i>			+	+			+	+	+	+			+								
<i>Polysiphonia denudata</i>			+	+			+	+			+				+					+	
<i>Polysiphonia devoniensis</i>			+	+																+	+
<i>Polysiphonia elongata</i>			+	+	+	+	+	+		+					+						
<i>Polysiphonia fibrillosa</i>			+																	+	
<i>Polysiphonia fucoides</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+			+	+	+		+	+	+
<i>Polysiphonia harveyi*</i>		+	+	+		+	+	+		+	+	+			+	+				+	+
<i>Polysiphonia lanosa</i>			+				+	+	+	+	+								+		
<i>Polysiphonia nigra</i>			+	+	+	+	+	+	+	+	+								+		
<i>Polysiphonia senticulosa*</i>		+	+				+		+												
<i>Polysiphonia stricta</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Porphyra leucosticta</i>	+		+		+	+	+	+	+	+					+					+	
<i>Porphyra linearis</i>			+		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+							
<i>Porphyra purpurea</i>	+	+	+	+	+		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Porphyra umbilicalis</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Porphyrostromium boryanum</i>		+								+											
<i>Pterothamnion plumula</i>	+	+	+			+	+	+	+	+	+				+						
<i>Rhodochorton purpureum</i>	+	+	+	+		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+				+		
<i>Rhodothamniella floridula</i>	+	+					+	+											+		
<i>Sahlingia subintegra</i>								+													
<i>Seirospora interrupta</i>				+						+											
<i>Spermothamnion repens</i>								+		+											
<i>Stylonema alsidii</i>	+	+	+			+	+	+	+	+					+	+				+	

Tabel 2. Overzicht van de ontwikkelingen in aantallen bruin- en roodwieren in de diverse sectoren van het Deltagebied.

SECTOR Sluitingsjaar historische waarneming	I 1975		II 1987		III 1987		IV 1987		V 1987		VI 1975		VII 1975		VIII 1971		IX 1961		X 1975	
	H	R	H	R	H	R	H	R	H	R	H	R	H	R	H	R	H	R	H	R
BRUINWIJEREN																				
Historische waarnemingen	7	27	8	26	18	15	7	14	12	9										
Recente waarnemingen	29	32	21	37	23	13	9	34	1	20										
Uniek voor 1 sector - historisch	0	5	1	3	0	0	0	0	0	1										
Uniek voor 1 sector - recent	3	4	0	3	0	0	0	6	0	0										
Aantal verdwenen soorten	0	9	2	5	3	6	1	6	11	3										
Aantal nieuwe soorten	22	14	15	16	8	4	3	26	0	14										
Winst/Verlies	+22	+5	+13	+11	+5	-2	+2	+20	-11	+11										
ROODWIJEREN																				
Historische waarnemingen	10	46	18	45	26	26	8	15	19	26										
Recente waarnemingen	33	57	36	54	48	28	11	34	12	18										
Uniek voor 1 sector - historisch	0	5	0	3	0	0	0	0	0	3										
Uniek voor 1 sector - recent	3	1	0	4	0	0	0	0	1	1										
Aantal verdwenen soorten	1	7	8	4	6	4	2	5	15	13										
Aantal nieuwe soorten	24	18	26	13	27	6	5	24	8	5										
Winst/Verlies	+23	+11	+18	+9	+22	+2	+3	+19	-7	-8										