

Zeewieren van de voormalige oesterputten bij Yerseke¹

*Herre Stegenga*¹, *Mart Karremans*² & *Jan Simons*³

1 Nationaal Herbarium Nederland/Universiteit Leiden Branch, Postbus 9514, 2300 RA Leiden; e-mail: stegenga@nhn.leidenuniv.nl

2 Middensluis 20, 4424 BL Wemeldinge; e-mail: m.karremans@planet.nl

3 Laan van Bloemenhove 8, 1181 AP Amstelveen; e-mail: jan.simons@falw.vu.nl

Zeewieren van de voormalige oesterputten bij Yerseke

De voormalige oesterputten van de Yerseksche Oesterbank vormen een geschikt habitat voor veel benthische algen in dit voor het overige door zacht substraat gekenmerkte deel van de Oosterschelde. Reeds vele jaren wordt hier een flora gevonden die qua samenstelling uniek is in Nederland. Gedurende de laatste decennia is de floristische karakteristiek van het gebied echter veranderd, waarbij geïntroduceerde organismen een hoofdrol zijn gaan spelen. *Ulva pertusa*, *Sargassum muticum*, *Undaria pinnatifida*, *Agardhiella subulata*, *Dasya baillouviana*, *Dasysiphonia spec.* en *Polysiphonia senticulosa*, vaak met als ondergrond de eveneens geïmporteerde Japanse oester *Crassostrea gigas*, domineren nu dikwijls het aspect, hoewel de meeste soorten grote seizoensvariatie vertonen.

Een speciale algenvegetatie wordt 's zomers gevonden op de zandplaat, waar hard substraat zeldzaam is. Deze vegetatie blijkt te bestaan uit *Vaucheria longicaulis*, klaarblijkelijk een vrij recente introductie met een invasief karakter. De soort is elders in Europa slechts herkend in Zuid-Engeland.

Ook werden hier voor de eerste maal in Nederland fertiele sporofyten van het siphonale groenwier *Derbesia marina* gevonden.

Seaweeds of the former oyster pond near Yerseke, SW Netherlands

Former oyster ponds situated on a tidal flat in the sheltered eastern part of the Oosterschelde Basin offer a suitable substrate for many benthic marine algae. Through the years a rather special algal vegetation has persisted here, containing some species that are absent or rare elsewhere in the Netherlands. However, over the last two decades the aspect of the algal vegetation has changed dramatically, exotic organisms becoming dominant at the expense of autochthonous species: *Ulva pertusa*, *Sargassum muticum*, *Undaria pinnatifida*, *Agardhiella subulata*, *Dasya baillouviana*, *Dasysiphonia spec.* and *Polysiphonia senticulosa*, often attached to the likewise introduced oyster *Crassostrea gigas*, are now among the most commonly found species, although most are only seasonal.

A special, almost monospecific vegetation of *Vaucheria longicaulis* is sometimes found during summer, covering many hectares of the sandy flats. This appears to be a recent introduction into the Netherlands, with some characteristics of an invasive species. Its known occurrence in Europe has so far been restricted to southern England.

Also, fertile sporophytes of *Derbesia marina* are reported from the Netherlands for the first time.

Inleiding

Op de zandplaten van de Yerseksche Oesterbank, ruim een kilometer uit de kust tussen Yerseke en Krabbendijke, ligt een meerdere kilometers lang complex van oude oesterputten (de 'Buitenputten'), herinnering aan de bloeiende oesterteelt die grotendeels werd weggevaagd door de strenge winter van 1963. Hoewel de schelpdierteelt in de Oosterschelde geenszins verleden tijd is, zijn de Buitenputten voor dat doel niet meer in gebruik. Biologisch is dit gebied interessant omdat het voorziet in een ruime hoeveelheid hard substraat rond het laagwaterniveau, elders in de Oosterschelde meestal beperkt tot een smalle zone aan de dijkvoet. Enigszins ironisch is dat het gebied in recente tijden toch weer een grote populatie oesters herbergt, echter nu de geïntroduceerde Japanse soort *Crassostrea gigas* (Thunberg, 1793) die hier zeer voorspoedig blijkt; de schelpen van deze oester dragen behoorlijk bij aan de hoeveelheid beschikbaar substraat voor epilithische algen, niet alleen binnen, maar ook rondom de putten en in stroomgeulen.

Een eerdere publicatie over de bijzondere algenflora van buitendijkse oesterputten verscheen in 1971² en repte van zeker 100 soorten in dit specifieke milieu. In de periode 1993-2000 en recent weer sinds december 2005 zijn veel waarnemingen gedaan: in totaal 34 bemonsteringen in de eerstgenoemde periode, 4 gedurende het laatste jaar.³ Daardoor is het mogelijk om zowel seizoensvariatie van een flink aantal soorten te bestuderen, als een idee te krijgen van de ontwikkelingen die de flora in de afgelopen 14 jaar heeft doorgemaakt.

De gezamenlijke bemonsteringen leverden een totaal van 93 soorten meercellige algen op. Daarvan werden er 23 slechts eenmaal gevonden – deze worden verder buiten beschouwing gelaten waar het vestigingsgeschiedenis of seizoensvariatie betreft.

Historische ontwikkeling

Publicaties die specifiek en exclusief de Buitenputten betreffen, zijn naar ons weten niet verschenen². Ook bij de oudere herbariumexemplaren in de collectie van het Nationaal Herbarium Nederland te Leiden is de vermelding 'oesterputten' niet voldoende om te bepalen of dit de Buitenputten betreft, waarschijnlijk is dit in de regel niet zo. Onze eigen collecties uit de 1970'er en 1980'er jaren waren te weinig systematisch van opzet en kunnen hooguit in individuele gevallen extra informatie over verschijnen en verdwijnen leveren. Niettemin geven de collecties van de afgelopen 14 jaar wel een ontwikkeling te zien. Het voorkomen en een indicatie van de abundantie van 70 soorten is weergegeven in Tabel 1. Hierin staat per jaar de aanwezigheid en de maximale abundantie. De abundanties zijn grove schattingen, als volgt genoteerd: 1 = aanwezig (weinig, of hoeveelheid niet bepaald), V = veel (is in ruime mate te vinden, maar heeft een aandeel in de bedekking van minder dan 5%), CD = co-dominant (is samen met andere soorten aspectbepalend, met aandeel in de bedekking variërend van 5-50%), D = dominant (met aandeel in de bedekking van meer dan 50%). Abundantieschattingen gelden voor deelgebieden, er bestaat

variatie in vegetatietypen, zowel van de dijkvoet naar de laagwaterlijn als van west naar oost. Totale bedekking is in de regel geen 100%, behalve daar waar genoeg hard substraat aanwezig is (bedekking met schelpen).

Uiteraard is de ‘historische’ ontwikkeling het duidelijkst bij de soorten die pas vanaf 1993 in Nederland gevestigd zijn. Van de (mede-)aspectbepalende zijn dat, in chronologische volgorde: *Grateloupia turuturu* (pas in 2006 in grote hoeveelheden waargenomen), *Polysiphonia senticulosa*, *Dasyisiphonia* sp., *Ulva pertusa*, *Agardhiella subulata*, *Undaria pinnatifida* – allemaal zijn dit exotische soorten. Van *Dasya baillouiana* werd een tweede vorm aangetroffen: deze sedert 1952 in ons land gevestigde soort beperkte zich tot 2003 vrijwel tot stagnant (en brak) water; de nieuwe vorm, die morfologisch ook licht verschilt, komt voor in het onderste deel van de getijdenzone en is in de zomer bepaald abundant in de hele Kom van de Oosterschelde en breidt zich momenteel uit naar het westen. *Gracilaria vermiculophylla* is een aantal malen waargenomen, echter niet systematisch van *G. gracilis* onderscheiden – mogelijk verklaart de vestiging van de exotische *G. vermiculophylla* de duidelijke toename van planten uit dit complex. *Ulva pertusa* lijkt geheel de inheemse *U. rigida* te hebben vervangen. Bij de nieuwkomers behoren ook de hier vooralsnog zeldzame *Chondria coerulescens*, *Griffithsia corallinoides* en *Desmarestia ligulata*. Ook *Vaucheria longicaulis* werd in 1993 voor het eerst in Nederland waargenomen.

Het is duidelijk dat de ontwikkeling van vele exoten nog in volle gang is. Van de meeste andere soorten is het patroon te grillig om van een duidelijke ontwikkeling te spreken. Er bestaan tussen de opeenvolgende jaren vaak grote verschillen in abundanties. De soorten die het meest consistent door de jaren heen in grote hoeveelheden voorkomen zijn: *Bryopsis plumosa*, *Ulva pertusa*, *Pylaiella littoralis* en *Sargassum muticum*; andere soorten lijken slechts af en toe een ‘bloei’ te vertonen. Opvallend is dat het aantal (mede-) aspectbepalende soorten in 2006 (12) scherp is toegenomen ten opzichte van de jaren 1993–2000 (2–7). Het valt af te wachten of deze ontwikkeling naar een grotere ruimtelijke diversiteit permanent is. Het is ook te vroeg om te oordelen over eventuele verdwijning van soorten. Niettemin kunnen we speculeren dat autochtone soorten bij de huidige ontwikkeling wel terrein moeten verliezen aan de exoten. Soorten die in 2006 niet gevonden werden, hoewel ze in de periode 1993–2000 veelvuldig waargenomen werden, zijn er vooral onder de roodwieren: *Ceramium cimbricum*, *Griffithsia devoniensis*, *Hypoglossum hypoglossoides*, *Lomentaria clavellosa*, *Polysiphonia elongata*, *Polysiphonia nigra*, *Pterothamnion plumula* en *Stylonema alsidii*; ook het bruinwier *Taonia atomaria* kan tot deze groep gerekend worden. Hierbij moet opgemerkt worden dat elk van deze soorten in 2006 wel elders in Zuidwest-Nederland is gevonden.

Seizoensvariatie

De seizoensvariatie is bepaald aan de hand van de maandelijkse maximale abundantie die iedere soort gedurende de hele periode 1993–2006 heeft bereikt. Hierbij moet worden aangetekend dat van de maanden februari en oktober slechts één monster

Tabel 1. Voorkomen en (maximale) abundantie van soorten zeewierren in de Buitenputten in de jaren 1993 tot 2006. Alleen soorten die in de hele periode meer dan één keer zijn gevonden. Nomenclatuur als in de checklist¹⁷, voor verdere toelichting: zie tekst.

	1993	1994	1995	1996	1997	1998	1999	2000	2006
Roodwieren									
<i>Acrochaetium densum</i>	1	1	1	1		1	1		1
<i>Agardhiella subulata</i>						1	1	1	V
<i>Aglaothamnion pseudobyssoides</i>	1	1	1	1		V	1		V
<i>Antithamnion villosum</i>			1		1				
<i>Antithamnionella spirographidis</i>	1	1	V	1	1	1	1		1
<i>Callithamnion corymbosum</i>	1	1	1	1			1		V
<i>Ceramium cimbricum</i>	1	1	1	V	1		1	1	
<i>Ceramium virgatum</i>	V	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Chondria coerulescens</i>									1
<i>Chondria dasyphylla</i>		1		1					
<i>Chondrus crispus</i>	1	V	V	1	1	1	V	V	CD
<i>Dasya baillouviana</i>	1			?					
<i>Dasya baillouviana</i> 2 (getij)									V
<i>Dasyosiphonia spec.</i>		1	V	V	1	V	1	V	V
<i>Dumontia contorta</i>	1	D	1	V	1	1	CD	V	1
<i>Erythrotrichia carnea</i>	V	V	V	1		1	1		1
<i>Gracilaria gracilis</i>		1	1	V	?	V	D	CD	V
<i>Gracilaria vermiculophylla</i>					1	?			1
<i>Gracilariopsis longissima</i>	V	1	V	1		V	V	1	1
<i>Grateloupia turuturu</i>	1			1					CD
<i>Griffithsia devoniensis</i>	1	1	1	1	1	1	1		
<i>Halurus flosculosus</i>	1	1	1	1		1	1	1	
<i>Hypoglossum hypoglossoides</i>	1	1	1	1	1		1	1	
<i>Lomentaria clavellosa</i>	1	1		1		1	V	1	
<i>Polysiphonia denudata</i>		1	1		1		1		1
<i>Polysiphonia devoniensis</i>					1		1		
<i>Polysiphonia elongata</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	
<i>Polysiphonia fucoides</i>	1	V	1	1	1	1	1		1
<i>Polysiphonia harveyi</i>	V	V	V	CD	V	1	CD	1	CD
<i>Polysiphonia nigra</i>		1	1	1	1		1	1	
<i>Polysiphonia senticulosa</i>		1	V	1	1	CD	1	V	CD
<i>Polysiphonia stricta</i>		1				1	1		
<i>Porphyra leucosticta</i>									V
<i>Porphyra purpurea</i>		V	1	V					
<i>Pterothamnion plumula</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	
<i>Stylonema alsidii</i>	1	1	1	1	1	1	1		

	1993	1994	1995	1996	1997	1998	1999	2000	2006
Bruinwieren									
<i>Chorda filum</i>		1					1	1	V
<i>Desmarestia viridis</i>									V
<i>Dictyota dichotoma</i>	CD	V	D	V	1	V	V	V	CD
<i>Ectocarpus siliculosus</i>		1			1	CD	V		
<i>Elachista fucicola</i>	1	1							
<i>Fucus vesiculosus</i>	1	1	1	1		1			
<i>Herponema solitarium</i>	1		1	1		1			
<i>Hinckesia fuscata</i>		1				1			1
<i>Hinckesia granulosa</i>	1	1	1				V	1	
<i>Hinckesia intermedia</i>		1	1	1					
<i>Hinckesia sandriana</i>			1			1			
<i>Kuetzingiella battersii</i>	1		1	1		1	1		
<i>Petalonia fascia</i>	1	V	1		V	CD	V	V	CD
<i>Pylaiella littoralis</i>	V	D	V	V	1	1	D	CD	CD
<i>Punctaria latifolia</i>			1	1	1	1	1		
<i>Sargassum muticum</i>	1	V	1	CD	1	D	D	D	CD
<i>Scytosiphon lomentaria</i>	1	1	1		1	1	V	1	CD
<i>Taonia atomaria</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	
<i>Undaria pinnatifida</i>							1	V	CD
Groenwieren									
<i>Bryopsis hypnoides</i>	D	D	1	1	1	V	1	1	V
<i>Bryopsis plumosa</i>		D		D	D	D	D	D	V
<i>Cladophora laetevirens</i>		1		1					1
<i>Cladophora sericea/flexuosa</i>		1		1					
<i>Codium fragile</i>				1	1				1
<i>Enteromorpha compressa</i>	1	V		1			1	V	1
<i>Enteromorpha flexuosa</i>	1	V	1	V			V		1
<i>Enteromorpha intestinalis</i>		V	V						1
<i>Enteromorpha linza</i>	1		1	1	1		1		1
<i>Enteromorpha prolifera</i>	1	1		1	1				1
<i>Ulva curvata</i>		1			1				
<i>Ulva lactuca</i>		1	1						1
<i>Ulva pertusa</i>			D	D	V	CD	V	CD	CD
<i>Ulva rigida</i>	V	CD	?		?				
Xanthophyta									
<i>Vaucheria longicaulis</i>	D			1					D

is verzameld, van de andere maanden aantallen variërend van twee tot zeven – de variatie van soortenaantallen per maand is tot op zekere hoogte gerelateerd aan het aantal bemonsteringen. In de grafieken (Fig. 1–3) is de abundantieschaal als volgt: 1 = aanwezig, 4 = veel, 6 = co-dominant, 8 = dominant.

Slechts 17 soorten zijn in de onderzoeksperiode ooit als (mede-)aspectbepalend gevonden, 6 daarvan zijn exoten. Vrijwel alle vertonen ze duidelijk seizoensvoorkeuren, al worden de meeste ook buiten het favoriete seizoen wel eens gevonden. De belangrijkste trends op soortsniveau zijn als volgt:

1. Echte wintersoorten zijn schaars, alleen de geïntroduceerde *Polysiphonia senticulosa* kan als zodanig gekarakteriseerd worden. Hierbij moet opgemerkt worden dat de totale bedekking in de winter erg laag kan uitvallen.
2. Het voorjaar wordt vooral gekenmerkt door de sterke ontwikkeling van een aantal bruinwieren: *Scytosiphon lomentaria*, *Petalonia fascia*, *Undaria pinnatifida*. De bemonstering van het afgelopen jaar geeft aan dat daar op termijn *Desmarestia viridis* bij kan komen. Ook *Sargassum muticum* lijkt de grootste abundantie in het voorjaar te hebben, maar deze (meerjarige) soort komt gedurende het hele jaar wel in ruime mate voor en is in de zomer fertiel. *Pylaiella littoralis* heeft een brede verspreiding in voorjaar en zomer; de planten zijn in de regel epifytisch, vooral op *Sargassum muticum* en kunnen afmetingen tot meer dan 1 meter bereiken (in dit tamelijk beschutte habitat met getijdenstromen zijn

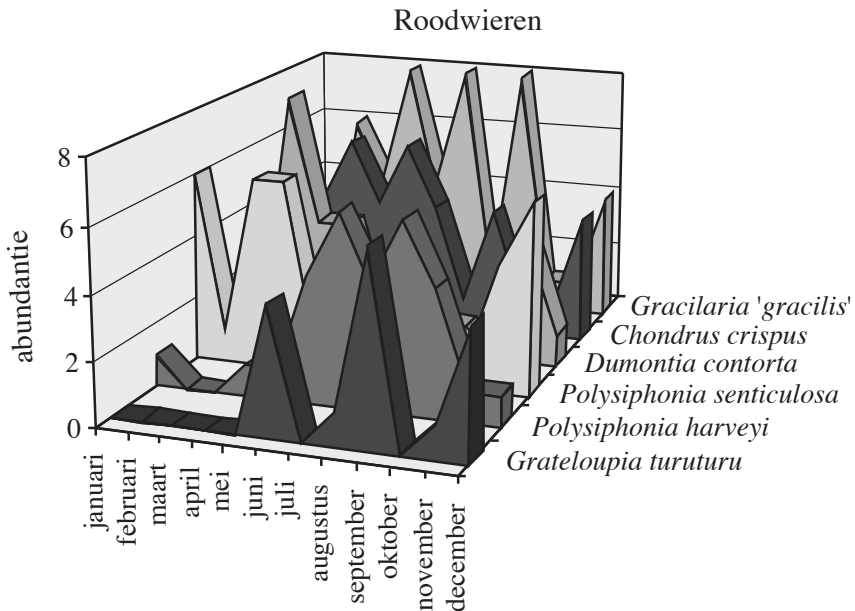


Fig. 1. Seizoensvoorkeuren van de meest abundante soorten in de Roodwieren. De waarden geven de maximale abundantie aan per maand gedurende de hele periode 1993–2006.

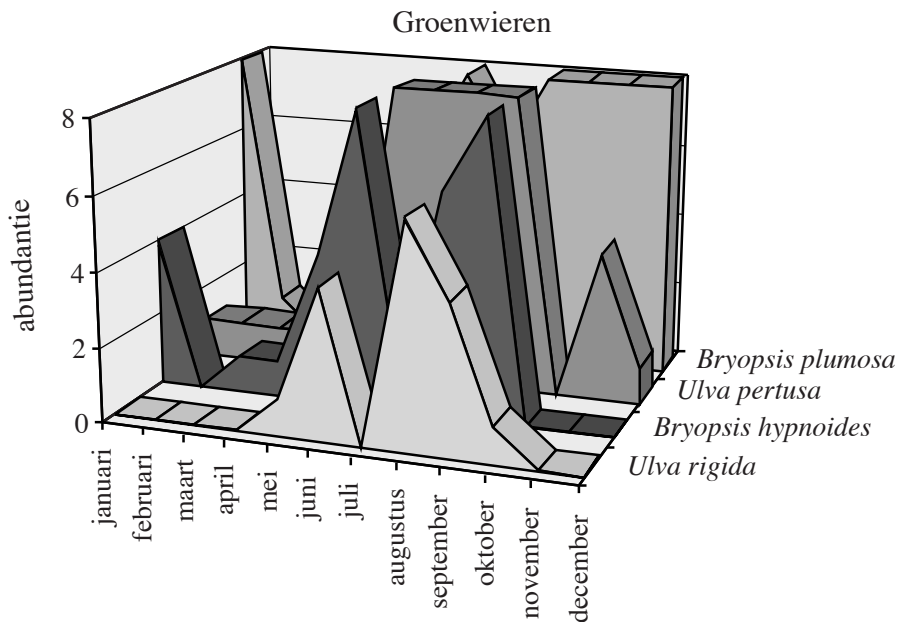
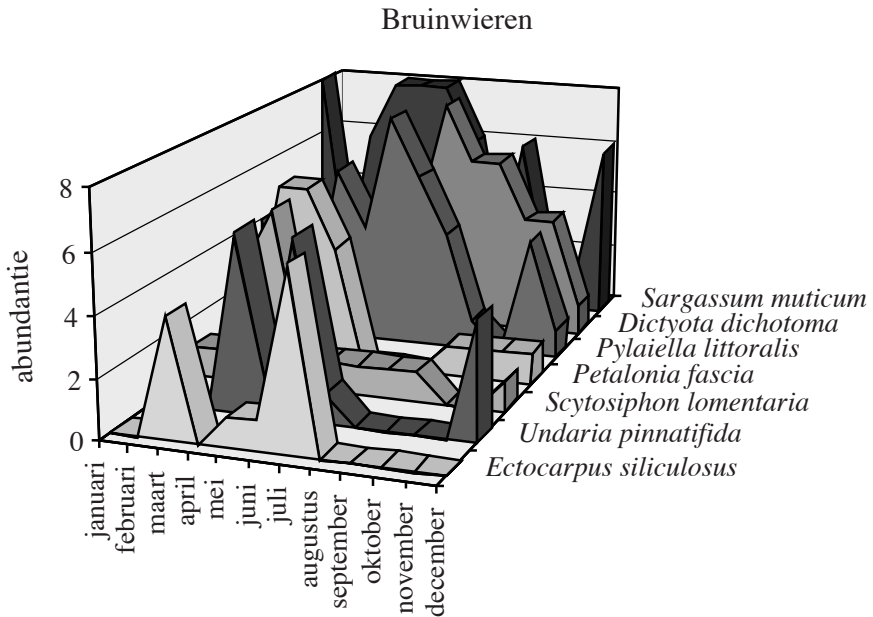


Fig. 2 (boven) en Fig. 3 (onder). Seizoensvoorkeuren van de meest abundante soorten in de Bruin- en Groenwieren. De waarden geven de maximale abundantie aan per maand gedurende de hele periode 1993–2006.

grote planten geen uitzondering: *Sargassum muticum* en *Chorda filum* kunnen binnen een enkel groeiseizoen lengtes tot meer dan 5 meter halen!). Ook het groenwier *Bryopsis hypnoides* is in voorjaar/zomer abundant en lijkt in de loop van de zomer meestal vervangen te worden door *B. plumosa*. Van de roodwieren is *Dumontia contorta* in het vroege voorjaar (soms) abundant – het groenwier *Monostroma grevillei*, eveneens een lid van de ‘voorjaarsgemeenschap’ Monostrometo-Dumontietum⁴) is vrijwel niet gevonden in de Buitenputten.

3. De zomervegetatie bestaat uit een mengsel van de hierboven genoemde *Bryopsis*-soorten (meestal echter niet gelijktijdig – behalve verschillen in seizoenspreferentie lijken ze ook niet elk jaar in dezelfde mate te ontwikkelen), de geïntroduceerde *Ulva pertusa*, *Dictyota dichotoma*, de epifytische *Polysiphonia harveyi* en recent *Grateloupia turuturu*.
4. Een specifiek herfstaspect is niet te herkennen, tenzij het geleidelijk afnemen van de meeste zomersoorten als zodanig beschouwd wordt. Veel planten worden door stormen en getijdenstromen afgevoerd met substraat en al. *Bryopsis plumosa* kan lang persisteren en *Polysiphonia senticulosa* begint zijn ontwikkeling in deze tijd.

Uiteraard zijn de (co-)dominante soorten niet de enige die seizoensvariatie vertonen. Bekend en wellicht het meest uniek voor de Buitenputten is de flora die zich pas in de zomer ontwikkelt en zich vrijwel alleen manifesteert in de tweede helft van het jaar, soms uitlopend tot in januari. Deze flora bevat soorten als *Taonia atomaria* – met de substraat-specifieke epifyten *Herponema solitarium* en *Kuetzingiella batterisii*, *Aglaothamnion pseudobyssoides*, *Chondria dasyphylla*, *Griffithsia devoniensis*, *Polysiphonia devoniensis*. Zoals hierboven al aangegeven, is het lot van sommige van deze soorten onzeker, ze zijn het afgelopen jaar althans in de Buitenputten niet teruggevonden.

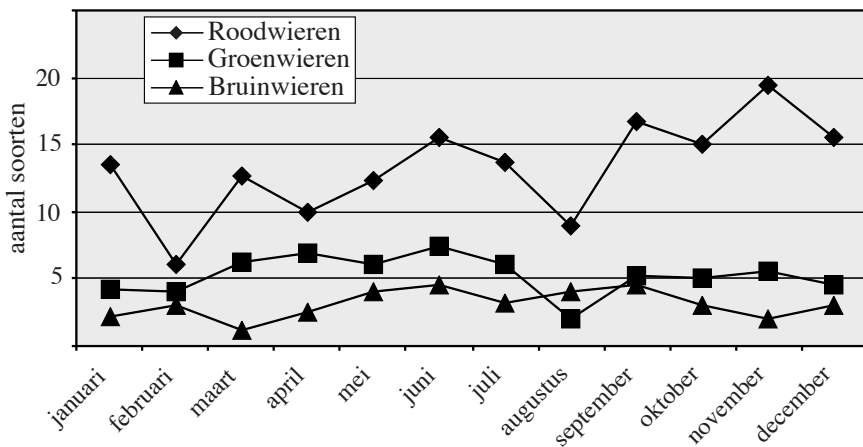


Fig. 4. Seizoensvariatie in soortentallen. De waarden zijn gemiddelden van alle collecties over de periode 1993–2006.

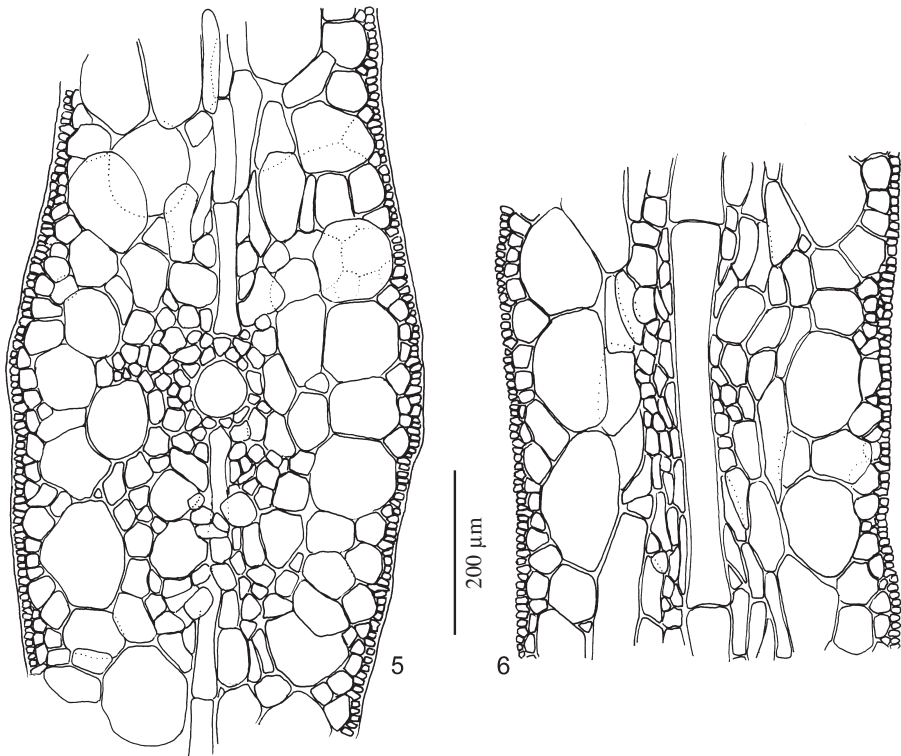


Fig. 5 (links) en 6 (rechts). *Desmarestia ligulata* (Stackhouse) J.V. Lamouroux. Fig. 5. Dwarsdoorsnede door thallus; let op de in lengterichting getroffen centrale as van zijtakjes. Fig. 6. lengtedoorsnede door segment met prominente centrale cel. Tekeningen: Herre Stegenga.

De soortentotalen fluctueren weliswaar gedurende het jaar (Fig. 4), maar een duidelijk verband met de seizoenen is er niet: alleen de ‘dip’ in augustus zou op werkelijkheid kunnen berusten: de eerste (subjectieve) indruk die gedurende de hoogzomer wordt verkregen is die van een ten opzichte van het voorjaar verarmde vegetatie (die indruk wordt mogelijk versterkt door het feit dat veel soorten roodwieren nogal verbleken door een overmaat aan zonlicht). In september, soms dured tot het eind van het jaar, volgt dan meestal een tweede bloei.

Enkele floristische en taxonomische opmerkingen

Desmarestia ligulata (Stackhouse) J.V. Lamouroux (Fig. 5 en 6)

Enkele jaren geleden⁵ werd melding gemaakt van de (her)vestiging en snelle opmars van het bruinwier *Desmarestia viridis* (O.F. Müller) J.V. Lamouroux. De soort is nu gedurende winter en voorjaar een gewone verschijning in de gehele Oosterschelde,

recent ook in de Buitenputten. Een verklaring voor de plotselinge verschijning en succesvolle uitbreiding werd gezocht in een mogelijk Pacifische oorsprong – het materiaal zou dan bijvoorbeeld een licht verschillende temperatuurpreferentie of -tolerantie kunnen hebben en beter zijn aangepast aan de specifieke Nederlandse omstandigheden dan de autochtone Noord-Atlantische planten, hoewel dit tot op heden niet bewezen is.

In juni 2006 werd bij de Buitenputten een andere soort *Desmarestia* gevonden, *D. ligulata* (Stackhouse) J.V. Lamouroux (Fig. 5 en 6). Evenals *D. viridis* is dit een soort die voorkomt op het noordelijk en zuidelijk halfrond, zij het minder ver doordringend in het koude gebied.

Het (enkele) gevonden exemplaar was ca. 30 cm hoog. De plant is onregelmatig geveerd, met twee (tot drie) ordes van zijtakken, deze vaak tegenoverstaand. De assen zijn afgeplat, met gezaagde rand (veroorzaakt door zijtakjes van beperkte ontwikkeling), ca. 2 à 3 mm breed; dikte in het midden (middenrib) tot 0,5 mm, naar de marges afnemend tot 200 µm. De anatomie is vergelijkbaar met die van *Desmarestia viridis*: groei door middel van een meristematische zone aan de basis van haren, beneden het meristeem vorming van een parenchymatisch thallus met een duidelijk centraal filament van grote cellen die ook in oudere secties van het thallus [anders dan bij *D. viridis*] duidelijk herkenbaar blijven (Fig. 5). In doorsnede rondom de centrale cel en centraal in de lamina een kleincellige medulla, omgeven door een grootcellige parenchymatische cortex (Fig. 6). Epidermiscellen onregelmatig gerangschikt, polygonaal, met een grootste diameter van 8–12 µm, met talrijke zeer kleine ronde chloroplasten. Ook de cortex (en medulla-)cellen bevatten chloroplasten maar in veel geringere dichtheid. Voortplanting niet waargenomen.

Opmerking: het exemplaar, hoewel goed ontwikkeld, was waarschijnlijk aan het einde van het groeiseizoen: het apicale meristeem en de daarmee geassocieerde haren werden amper aangetroffen.

Materiaal: Yerseksche Oesterbank (coörd. ca. 64,0-384,0), 10 juni 2006, leg. M. Karremans.

Desmarestia ligulata is een tamelijk gewone soort langs een groot deel van de Europese westkust, groeiend rond of beneden de laagwaterlijn. De dichtstbijzijnde groeiplaats is Cap Gris Nez. De soort is in de Britse Eilanden een voorjaars- en zomeralg, het winterseizoen wordt waarschijnlijk doorgebracht in de vorm van een zeer kleine gametofyt.

Aglaothamnion pseudobyssoides (P. Crouan & H. Crouan) L'Hardy Halos

Deze kleine soort van het roodwier-genus *Aglaothamnion* (afgesplitst van *Callithamnion* – *Aglaothamnion* heeft énkernige cellen, *Callithamnion* meerkernige) komt in de Buitenputten exclusief voor op *Gracilariopsis longissima* (zie hieronder). De soort is in zoverre speciaal dat zich een uitgebreid endofytisch systeem van filamenten ontwikkelt tussen de medullacellen van de gastheer, van waaruit talrijke opgaande filamenten door de epidermis naar buiten treden en een rood 'gazon' van ca. 1 cm hoogte vormen. Het onderscheid tussen deze soort en *Aglaothamnion byssoides* (Arnott ex Harvey) L'Hardy-Halos & Rueness is, zoals de namen al suggereren, niet groot⁶, zie Tabel 2.

Het Nederlandse materiaal voldoet aan de beschrijving van *Aglaothamnion pseudobyssoides* voor zover het de morfologie van de geslachtsorganen betreft,

Tabel 2. Het onderscheid tussen *Aglaothamnion byssoides* (Arnott ex Harvey) L'Hardy-Halos & Rueness en *A. pseudobyssoïdes* (P. Crouan & H. Crouan) L'Hardy Halos.⁶

Soort	hoofdasdiameter	spermatangiële clusters	carposporofyten
<i>Aglaothamnion byssoides</i>	tot 150 µm	1–3 per cel, apart staand	gelobd, lobben puntig
<i>Aglaothamnion pseudobyssoïdes</i>	tot 75 µm	(1)2–4 per cel, één kussen vormend	afgerond, niet diep ingesneden

maar de emergente assen kunnen tot 100(–125) µm in diameter zijn. *A. pseudobyssoïdes* is daarmee (deels) een heridentificatie van ‘*Callithamnion byssoides*’ zoals in de Zeewierflora.⁷ Of *A. byssoides* ook in Nederland voorkomt, valt nog te bezien.

Gracilaria/Gracilariopsis (Fig. 7–14)

Traditioneel werd in Nederland slechts één soort in dit complex van ‘cilindrische gracilarioiden’ (Roodwieren) onderscheiden, wisselend als *Gracilaria confervoides* (L.) Greville of *G. verrucosa* (Hudson) Papenfuss benoemd. Bij nader onderzoek bleek dat speciaal bij de Buitenputten, en dan vooral in sommige (getijde)stroomgeulen een plant groeit die tot *Gracilariopsis longissima* (S.G. Gmelin) M. Steentoft, L.M. Irvine et W.F. Farnham behoort, de andere planten worden tegenwoordig als *Gracilaria gracilis* (Stackhouse) M. Steentoft, L.M. Irvine et W.F. Farnham bestempeld. De verschillen zijn gelegen in de geslachtelijke voortplantingsstructuren: bij het genus *Gracilaria* zijn de spermatangia verenigd in conceptacula, holtes in het thallusoppervlak (Fig. 11–13), bij *Gracilariopsis* worden de spermatangia in oppervlakkig gelegen sori of over vrijwel de gehele epidermis gevormd (Fig. 14). In de cystocarpen van *Gracilaria* is de carposporofyt door speciale langwerpige cellen (‘*tubular nutritive cells*’) verbonden met het dak van de cystocarp (Fig. 7 en 9), bij *Gracilariopsis* ontbreken deze cellen (Fig. 8 en 10). Vegetatieve planten of tetrasporofyten zijn niet makkelijk te onderscheiden, hoewel *Gracilariopsis longissima* vaak lange onvertakte uiteinden heeft, *Gracilaria gracilis* daarentegen tot hoog in het thallus vertakt blijft. Een bijkomend veldkenmerk is dat *Gracilariopsis* in de buitenputten vaak drager is van een epi/endofyt: *Aglaothamnion pseudobyssoïdes*, *Gracilaria* is klaarblijkelijk geen substraat voor deze soort.

Recent is de zaak wat betreft *Gracilaria* nog gecompliceerder geworden: uit moleculair onderzoek⁸ is duidelijk geworden dat een Japanse soort, *Gracilaria vermiculophylla* (Ohmi) Papenfuss, bezig is aan een opmars langs de Europese kust. Nederland is daarbij al vroeg doelwit geworden, kennelijk is de soort sinds de 1980’er jaren algemeen in het Oostvoornse Meer – *G. vermiculophylla* is zeer

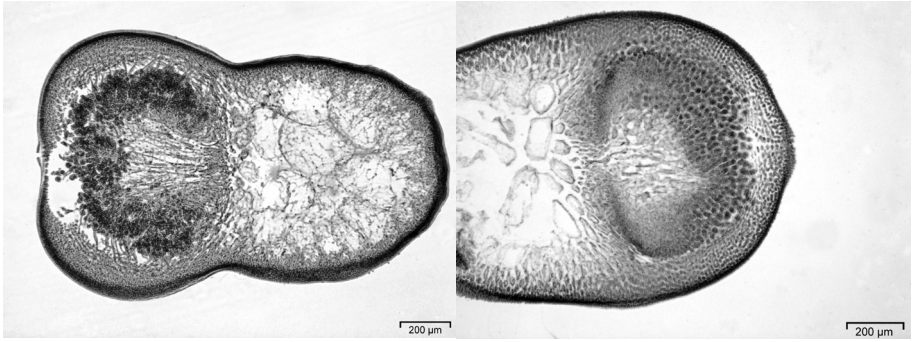


Fig. 7 (links; *Gracilaria*) en 8 (rechts; *Gracilariopsis*). Anatomische vergelijking tussen *Gracilaria* en *Gracilariopsis* – doorsnede door thallus met cystocarp. – Fig. 7. *Gracilaria gracilis* (Stackhouse) M. Steentoft, L.M. Irvine et W.F. Farnham. – Fig. 8. *Gracilariopsis longissima* (S.G. Gmelin) M. Steentoft, L.M. Irvine et W.F. Farnham. Foto's: Herre Stegenga.

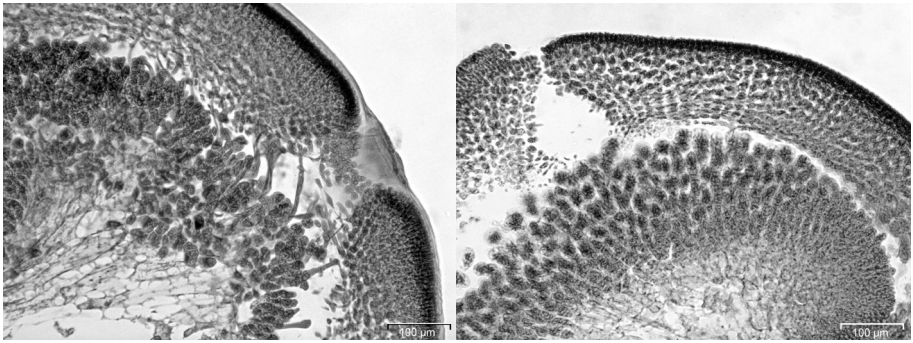


Fig. 9 (links; *Gracilaria*) en 10 (rechts; *Gracilariopsis*). Anatomische vergelijking tussen *Gracilaria* en *Gracilariopsis* – detail van cystocarp, in doorsnede door ostiolus. – Fig. 9. *Gracilaria gracilis* (Stackhouse) M. Steentoft, L.M. Irvine et W.F. Farnham. Let op carposporangia in trosjes en 'tubular nutritive cells'. – Fig. 10. *Gracilariopsis longissima* (S.G. Gmelin) M. Steentoft, L.M. Irvine et W.F. Farnham. Let op regelmatig radiërende rijtjes carposporangia. Foto's: Herre Stegenga.



←

Fig. 11. *Gracilaria vermiculophylla* (Ohmi) Papenfuss. Doorsnede door mannelijke conceptacula. Spermatangia worden over het hele binnoppervlak van de holtes gevormd. Foto: Herre Stegenga.

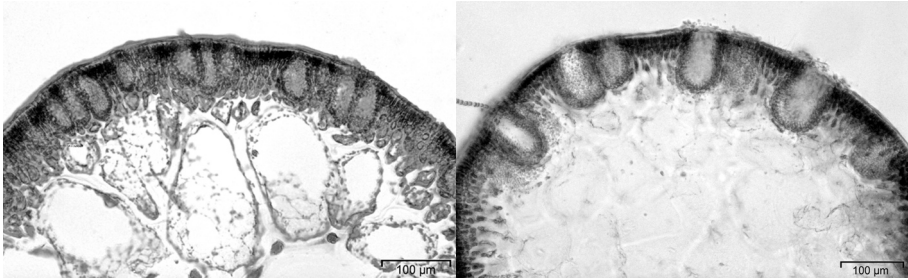


Fig. 12 (links) en 13 (rechts). Anatomische vergelijking tussen de twee *Gracilaria*-soorten – doorsnede van thallus met mannelijke conceptacula (beide foto's met dezelfde vergroting). – Fig. 12. *Gracilaria gracilis* (Stackhouse) M. Steentoft, L.M. Irvine et W.F. Farnham. – Fig. 13. *Gracilaria vermiculophylla* (Ohmi) Papenfuss; zie ook Fig. 11. Foto's: Herre Stegenga.

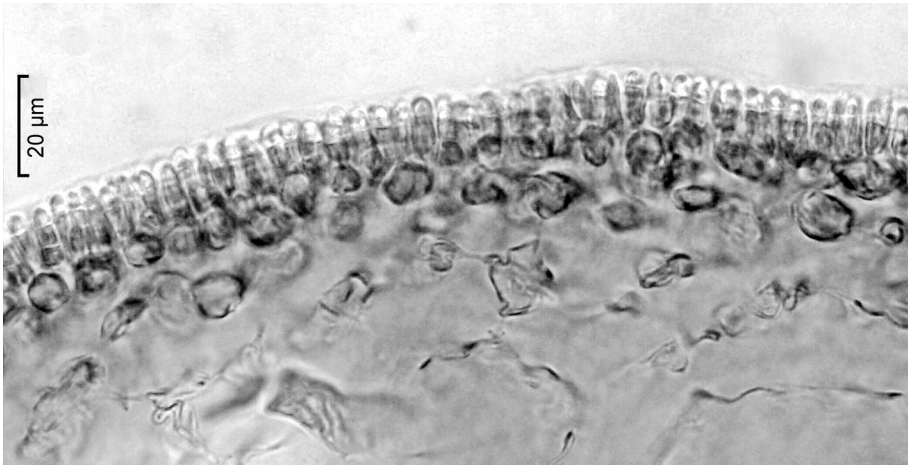


Fig. 14. *Gracilariopsis longissima* (S.G. Gmelin) M. Steentoft, L.M. Irvine et W.F. Farnham – doorsnede door cortex, met oppervlakkig gelegen spermatangia. Foto: Herre Stegenga.

tolerant voor verlaagde zoutgehaltenes, *G. gracilis* nauwelijks. Uiterlijk verschillen de twee soorten weinig, voornaamste morfologisch verschil met *G. gracilis* is de grootte van de mannelijke conceptacula: ca. 50 µm diep bij *G. gracilis* (Fig. 12), en meer dan 100 µm (tot 250 µm) bij *G. vermiculophylla* (Fig. 11 en 13). Inspectie van fertiel materiaal, ook van de Buitenputten, levert tegenwoordig vaker dan voorheen de soort *G. vermiculophylla* op, hoewel vanwege een meerderheid aan steriele of tetrasporofytische planten de precieze omvang van de uitbreiding niet bekend is. De vrouwelijke structuur van *G. vermiculophylla* zorgt voor verdere verwarring: hoewel 'tubular nutritive cells' bij *G. vermiculophylla* aanwezig zijn, verbinden ze de

carposporofyt alleen met de bodem van de cystocarp, niet met het dak: de structuur verschilt daardoor nauwelijks van *Gracilariopsis longissima*. Kortom, de vondsten van ‘*G. gracilis*’ en wellicht ook een deel van *G. longissima* van de laatste jaren zijn verdacht en het kan zijn dat onder de waargenomen toename van die soorten een fors aandeel van *G. vermiculophylla* schuil gaat.

Een mysterieuze vegetatie

Op weg vanaf de Hardenhoek naar de Buitenputten steekt men een zandplaat over waar macroalgen in de regel spaarzaam voorkomen door het gebrek aan hard substraat (weinig schelpen). Toch kan de zandplaat in de zomer vrijwel geheel bedekt zijn met een donkergroen vilt van enkele centimeters hoog. Dit verschijnsel werd waargenomen in september 1993, juni/juli 1996 en september 2006. Bij de laatste bemonstering werd vastgesteld dat het gaat om één of een mengsel van twee oppervlakkig vrijwel identieke soorten: *Derbesia marina* en *Vaucheria longicaulis*. De eerste is een groenwier, de tweede een lid van de Xanthophyta (Geel-groene algen). Beide soorten waren toen fertiel, de belangrijkste voorwaarde om ze goed te kunnen determineren. Een korte beschrijving volgt:

Derbesia marina (Lyngbye) Kjellman (Fig. 15 en 16)

Planten siphonaal van opbouw. Thallus buisvormig, onregelmatig vertakt, de oudere zijtakken aan de basis vaak met een dubbele dwarswand, andere tussenwanden afwezig. Draden ca. 25–35 µm in diameter. Chloroplasten talrijk, wandstandig, schijfvormig rond of ellipsoïd met een diameter van ca. 3 µm, zonder pyrenoid. Voortplantingsorganen in de vorm van turbinate zoösporangia die zijdelings aan de draden staan (Fig. 15 en 16); sporangia ca. 150–175 µm lang en vlak onder de top 75 µm breed, naar de basis toelopend tot ca. 15 µm, van het vegetatieve thallus gescheiden door een kort kleurloos celletje (zoals ook voorkomt aan de basis van – oudere – zijtakken). De sporangia bevatten vele sporen van ongeveer 25 µm in diameter. [Vrijgekomen zoösporen hebben een subapicale krans van flagellen – niet gezien].

Dit is de eerste keer dat *Derbesia* ondubbelzinnig herkend is in Nederlandse collecties. Enkele voorheen ongedetermineerd gebleven (want steriele) collecties kunnen nu echter wel met vertrouwen tot deze soort gerekend worden. De verspreiding van *Derbesia marina* wordt dan als volgt:

Bergse Diepsluis (coörd. 69,8-392,5), 21 okt. 2005, leg. S.G.A. Draisma & H. Stegenga; Neeltje Jans, getijdpoelen Bouwput Schaar (coörd. 39,2-406,5), 8 dec. 2005, leg. M. Karremans & H. Stegenga; idem, 21 okt. 2006, leg. M. Karremans & H. Stegenga; Sas van Goes (coörd. 53,9-395,7), 27 april 2006, leg. S.G.A. Draisma & H. Stegenga; Wemeldinge, pontons (coörd. 59,1-393,1), 28 aug. 2006, leg. M. Karremans; Yerseke, buitenputten (coörd. ca. 63,5-386,5), 22 sept. 2006, leg. M. Karremans & H. Stegenga.

Derbesia marina is een soort met een extreem heteromorfe generatiewisseling. De gevonden draadvormige plant is de ongeslachtelijke generatie (sporofyt). Uit de zoösporen groeit de geslachtelijke plant (gametofyt). De gametofyt is bolvormig, tot ca. 1 cm in diameter, veelkernig maar zonder opdeling in cellen. Gametangia worden gevormd in duidelijk (donkerder) afgetekende gebieden in het tegen de

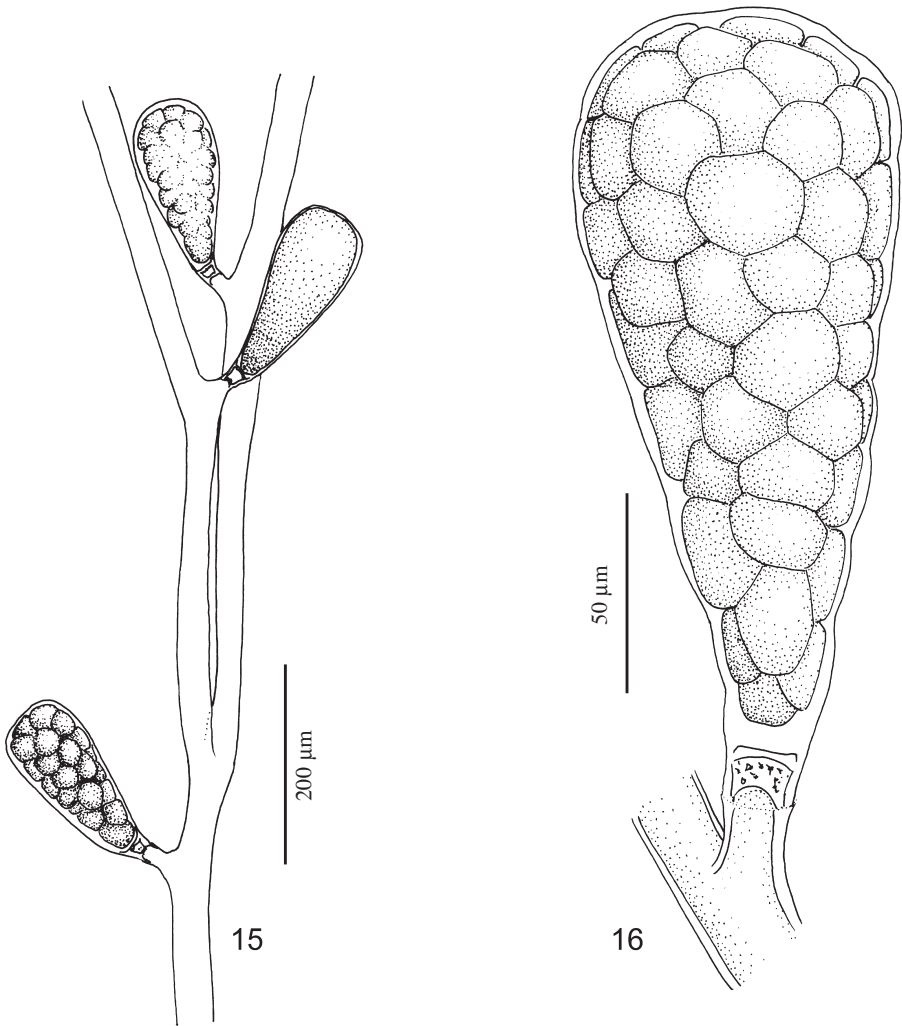


Fig. 15 (links) en 16 (rechts). *Derbesia marina* (Lyngbye) Kjellman. Fig. 15. Detail van thallus met zoösporangia. Fig. 16. Zoösporangium. Tekeningen: Herre Stegenga.

wand gelegen celplasma met de chloroplasten. Vanwege het geheel verschillende uiterlijk is de gametofyt oorspronkelijk beschreven als aparte soort (en genus): *Halicystis ovalis* (Lyngbye) Areschoug. Uit de literatuur⁹ is bekend dat de gametofyt in het veld een voorkeur heeft voor korstvormige kalkkroodwieren als substraat. De gametofyt is tot op heden niet in Nederland gevonden.

Vaucheria longicaulis Hoppaugh (Fig. 17–26)

Planten vormen een donkergroene viltige overtrek op zachte substraten, enkele centimeters hoog. Thallus siphonaal, draadvormig, schaars vertakt, met een diameter van ca. 45–60 µm. Vegetatief thallus vrijwel zonder dwarswanden. Talrijke wandstandige chloroplasten, spoelvormig, ca. 12 µm lang en 5 µm breed, met pyrenoid, georiënteerd in de lengterichting van de draden.

Voortplanting: Planten tweehuizig. Antheridia (Fig. 17, 20–22) eidelings gevormd, door verder groeien van het thallus in een laterale positie gemanoeuvreed, van het vegetatieve thallus afgescheiden door een kort celletje (twee dwarswanden). Antheridia cilindrisch tot slank kegelvormig, met een eidelingsse en één of meerdere zijdelingsse papillen die openen om de mannelijke voortplantingscellen te laten vrijkomen. Antheridia tot ca. 700 µm lang en 60 µm breed, papillen vaak prominent. Oögonia (Fig. 23–26) eidelings geproduceerd op de draden en rechtopstaand: knotsvormig gezwollen tot een diameter van 125–175 µm, met een lengte tot 400 µm, van het vegetatieve thallus afgescheiden door een enkele wand; halverwege het oögonium kan een vage ring langs de binnenkant van de wand worden aangetroffen (Fig. 25), er is echter geen septum. Zygote uiteindelijk regelmatig bolvormig tot ellipsoïd, ca. 150 µm in diameter.

Asexuele voortplanting door middel van aplanosporen (Fig. 17–19), gevormd aan het uiteinde van de draden: de licht gezwollen toppen krijgen een grote concentratie van chloroplasten voordat de langwerpige spore wordt afgescheiden door een enkele dwarswand. Volwassen aplanosporen knotsvormig, tot ca. 300 µm lang, aan de top ca. 85 µm in diameter, aan de basis ca. 65 µm. De aplanosporangia verschillen van de oögonia door een geringere uiteindelijke diameter en een meer geleidelijk toenemen van de diameter van basis naar top; de oögonia vormen een duidelijke bolvormige zwelling van de thallustoppen, zelfs voordat ze door een dwarswand worden afgescheiden. Observaties aan ons eigen materiaal suggereren dat aplanosporevorming het vaakst voorkomt bij mannelijke planten.

Materiaal: Yerseksche Oesterbank (coörd.: ca. 63,5-386,5), leg. H. Stegenga, 22 september 1993; idem, leg. H. Stegenga, 12 juni 1996; idem, leg. H. Stegenga, 31 augustus 1996; idem, leg. M. Karremans & H. Stegenga, 22 september 2006.

De vrij monotone vegetatie strekt zich bij maximale ontwikkeling uit over het grootste deel van de afstand tussen de dijkvoet bij Hardenhoek en de Buitenputten, ruim een kilometer uit de kust; de laterale uitbreiding is vooralsnog niet geïnventariseerd, maar een schatting van vele hectares lijkt realistisch. Andere macroalgen lijken hier nauwelijks voor te komen wegens schaarste van hard substraat, wel is de vegetatie gemengd met grote aantallen diatomeeën, waaronder *Melosira* spec. prominent is. Blijkens onze collectiegegevens komt het verschijnsel, althans de massaliteit van de ontwikkeling, niet ieder jaar voor, en een verdere studie is nodig om nauwkeuriger data te verkrijgen over periodiciteit en horizontale verspreiding.

Vaucheria longicaulis is nieuw voor Nederland, en staat voor West-Europa verder alleen vermeld als twee (nagekomen) vondsten van T. Christensen aan de zuidkust van Engeland – de soort komt hier in een eenzelfde milieu voor als in Nederland.¹⁰ Eerdere waarnemingen zijn van Californië (type-localiteit)¹¹, Japan, India, Zuid-Australië, Atlantisch Noord- en Zuid-Amerika.^{12 13} Het lijkt er dus op dat *V. longicaulis* in West-Europa moet worden bijgeschreven in de lijst van invasieve exoten.

Een verwante soort is de inheemse *V. litorea* C. Agardh, die verschilt door gekromde oögonia met een basaal kort celletje. Verder heeft *V. litorea* gemiddeld dikkere filamenten. *V. litorea* is in Nederland bekend van brakke (binnendijkse) gebieden.¹⁴

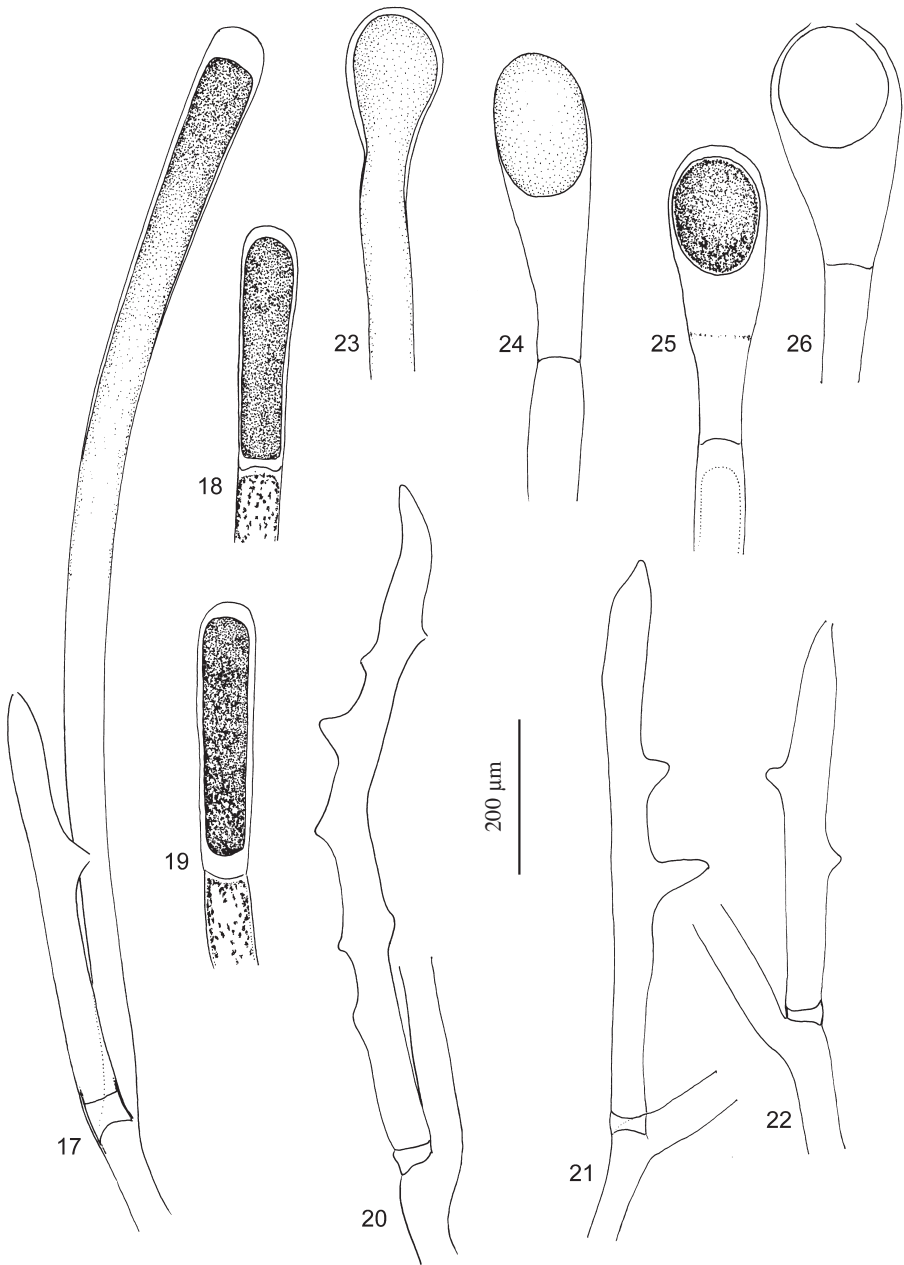


Fig. 17–26. *Vaucheria longicaulis* Hoppaugh. Fig. 17. Thallus-top met antheridium (links onder); de top zelf verbreedt zich licht in de ontwikkeling naar een aplanosporangium. Fig. 18 en 19. Aplanosporangia. Fig. 20–22. Antheridia. Fig. 23–26. Oögonia met zygoten in diverse stadia van ontwikkeling. Tekeningen: Herre Stegenga.

Vaucheria is een geslacht dat met talrijke soorten voorkomt in brak tot zoet milieu, echter niet frequent in volledig marien milieu, hoewel veel soorten een zeer wijde zouttolerantie vertonen.^{14–16} Met deze vondst is *V. longicaulis* in het Nederlandse kustgebied de meest mariene soort.

Omdat *Derbesia* in het veld niet onderscheiden werd van *Vaucheria* staat niet geheel vast welke soort de aspectbepalende was in de viltige overtrek van de zandplaat. Het feit dat *Vaucheria* wel eerder van deze locatie werd verzameld duidt erop dat dit de meest frequent voorkomende soort is. Ook werd waargenomen dat *Derbesia* bij uitspoelen van de ‘zode’ vastgehecht blijkt te zitten op grotere ‘harde’ delen zoals stukken spons en wormbuizen. Ook de andere waarnemingen van *Derbesia* komen van vaste substraten, vaak andere algen. *Vaucheria* lijkt geen behoefte te hebben aan hard substraat en ‘wortelt’ in het zand.

Er moet in het veld overigens nog rekening worden gehouden met een derde draadvormige vertakte alg van het siphonale bouwtype: *Codium fragile* (Suringar) Hariot. *Codium*, het viltwier, bestaat normaliter uit vertakte assen van meerdere mm in doorsnede, met een vervlochten draadvormige kern en een mantel van blaasjes, de utriculi; daarnaast kan er vaak een ‘ijle fase’ gevonden worden: een los-viltige massa van draden, zonder utriculi. Deze fase kan op een aantal plaatsen in de draden interne wandverdichtingen vormen – gelijk aan die aan de basis van de utriculi in de macrofase – die slechts bij nauwkeurige observatie verschillen vertonen met de korte cellletjes in *Derbesia*. De filamenten van deze fase van *Codium* zijn dikker dan die van *Derbesia*: ca. 50–75 μm ; deze fase is nooit fertiel en groeit op vast substraat, epilithisch of epifytisch.

Tot slot

De Oosterschelde heeft sedert enkele jaren de status van Nationaal Park. De Buitenputten maken hiervan een uniek onderdeel uit, ons insziens een gelukkige combinatie van natuur en cultureel erfgoed. Duidelijk is wel dat de waardering van een dergelijk gebied niet in alle kringen dezelfde is: recent hebben we geconstateerd dat forse oppervlakken op rigoureuze wijze ontdaan zijn van (ongewenste) bedekkingen van Japanse oesters – en daarmee (tijdelijk) van veel andere macro-organismen. Het is de vraag wat hiervan de bedoeling is: permanente verwijdering van *Crassostrea gigas*, of andere mariene exoten, wordt algemeen als onhaalbaar beschouwd. Dit betekent dat de procedure frequent herhaald zal moeten worden, met als gevolg een vorm van permanente kaalslag. Ook als men niet gecharmeerd is van exotische zeewiervegetaties, zijn de laatste te prefereren boven helemaal geen vegetatie. Het beteugelen van vreemde invasies hoort te gebeuren in een eerdere fase, namelijk door de introductie te vermijden. Als dat niet lukt, is een zekere terughoudendheid bij het ingrijpen in een natuurlijke (of ‘gemodificeerd natuurlijke’) ontwikkeling aan te bevelen.

1. Studie mogelijk gemaakt door een subsidie uit het Pieter Langerhuizen Lambertuszoomfonds van de Koninklijke Hollandse Maatschappij der Wetenschappen.
2. P.H. Nienhuis. 1971. De buitendijkse oesterputten bij Yerseke als vindplaats van zeldzame wieren. *De Levende Natuur* 74: 56–62. Omdat deze publicatie (ook) dicht tegen de kust gelegen (nu grotendeels verdwenen) putten betrof, zijn de resultaten niet geheel vergelijkbaar met de onze: er werden bijvoorbeeld ook soorten van het (hogere) eulittoraal in besproken.
3. Een vergunning tot betreding van het gebied werd aan de eerste auteur verleend door het ministerie van LNV.
4. C. den Hartog. 1959. The epilithic algal communities occurring along the coast of the Netherlands. *Wentia* 1: 1–241.
5. H. Stegenga. 2000. *Desmarestia viridis*, terug van weggeweest? *Het Zeepaard* 60: 173–177.
6. C.A. Maggs & M.H. Hommersand. 1996. Seaweeds of the British Isles 1. Rhodophyta. 3A. Ceramiales. HMSO, Londen.
7. H. Stegenga & I. Mol. 1983. Flora van de Nederlandse Zeewieren. KNNV, Hoogwoud.
8. J. Rueness. 2005. Life history and molecular sequences of *Gracilaria vermiculophylla* (Gracilariales, Rhodophyta), a new introduction to European waters. *Phycologia* 44: 120–128.
9. Bijvoorbeeld: P. Kornmann & P.-H. Sahling. 1977. Meeresalgen von Helgoland. Biologische Anstalt Helgoland.
10. G. Hardy & M.D. Guiry. 2003. A check-list and Atlas of the seaweeds of Britain and Ireland. British Phycological Society, Londen.
11. K.W. Hoppaugh. 1930. A taxonomic study of the species of the genus *Vaucheria* collected in California. *Am. J. Bot.* 17: 329–347.
12. D.W. Ott & M.H. Hommersand. 1974. *Vaucheria* of North Carolina. 1. Marine and brackish water species. *J. Phycol.* 10: 373–385.
13. A.B. Joly & I.P. Sazima. 1970. On the occurrence of *Vaucheria longicaulis* Hoppaugh (Vaucheriaceae, Chrysophyta) in the American South Atlantic. *Nova Hedwigia* 19: 293–297.
14. J. Simons. 1975. Periodicity and distribution of brackish *Vaucheria* species in non-tidal coastal areas in the S.W. Netherlands. *Acta bot. Neerl.* 24: 89–110.
15. J. Simons. 1979. *Vaucheria* species from estuarine areas in the Netherlands. *Neth. J. Sea Res.* 9: 1–23.
16. T. Christensen. 1987. Seaweeds of the British Isles. 4. Tribophyceae (Xanthophyceae). British Museum (Natural History), Londen.
17. H. Stegenga, I. Mol, W.F. Prud'homme van Reine & G.M. Lokhorst. 1997. Checklist of the marine algae of the Netherlands. *Gorteria Supplement* 4: 1–57.