

Overzicht van de roodwier-exoten in de mariene wateren van Zuidwest-Nederland

Herre Stegenga* & Mart Karremans**

* Naturalis Biodiversity Center, Postbus 9517, 2300 RA Leiden;
e-mail: herre.stegenga@naturalis.nl

** Middensluis 20, 4424 BL Wemeldinge; e-mail: Mart.Karremans@gmail.com

Overzicht van de roodwier-exoten in de mariene wateren van Zuidwest-Nederland

Zeventien soorten behorend tot de Rhodophyta worden momenteel beschouwd als exoten in Zuidwest-Nederland. Alle zijn geïntroduceerd vanaf 1950, hoewel sommige al veel langer aan de West-Europese kust zijn waargenomen. De meerderheid van de soorten heeft zijn origine in het verre oosten, met als type-locatie veelal Japan. Dit kan verklaard worden door vergelijkbare zeewater-temperaturen door het jaar heen – deze verschillen drastisch van de meer westelijke (oceanische) gebieden in Europa zoals Bretagne, Zuidwest-Engeland en Ierland. Een aantal van de in Nederland gevestigde soorten is dan ook niet bekend van voornoemde gebieden.

Review of the red algal exotics in the marine waters of the Southwest Netherlands

Seventeen species belonging to the Rhodophyta are at this moment recognized as alien introductions in the Southwest Netherlands. They all appear to have been introduced here since 1950, although some have been on the western European coast much longer. The majority of the species originates in the Far East, the type locality usually being Japan. This is explained by the temperature characteristics of the sea water being rather similar locally – and different from the oceanic areas like Brittany, Southwest England, and Ireland. Some of the species settled in the Netherlands are not known from these areas.

Inleiding

Het aantal exoten in Nederland neemt toe en de mariene algen vormen daarbij geen uitzondering. Hoewel enkele soorten algen in West-Europa die aantoonbaar van ver komen er al sinds de 19^e eeuw voorkomen, is de grote invasie pas sinds de Tweede Wereldoorlog op gang gekomen. Mineur et al.¹ geven een duidelijk verband aan met de import van oesters. Er is trouwens een opvatting dat het aantal invasieve soorten potentieel veel groter zou kunnen zijn dan algemeen wordt aangenomen. Haydar² noemt 15 roodwiersoorten (alle groeiend op Pacifische oesterschelpen) die ‘cryptogeen’ zijn qua origine, dat wil zeggen: de soorten komen al vele jaren op verschillende plaatsen ter wereld voor zonder dat direct duidelijk is wat de originele groeiplaats is. Wij laten deze soorten buiten beschouwing, maar moeten wel noemen dat ook nu nog soorten binnenkomen die weliswaar lijken op bestaande Europese entiteiten, maar toch wel erg plotseling zeer succesvol zijn (bijv. *Griffithsia corallinoides* (L.) Trevisan, *Nitophyllum punctatum* (Stackhouse) Greville). Veel soorten die ons land bereiken vanuit West-Europa nemen slechts aarzelend

bezit van het beschikbare substraat, met name langs de monding van Oosterschelde en Westerschelde. Een plotselinge zeer succesvolle vestiging wordt daarom met argwaan bekeken. Wat roodwieren betreft zijn sedert de verschijning van de Nederlandse Algenflora³ zo'n 25 à 30 soorten aan onze flora toegevoegd; iets minder dan de helft daarvan zijn aantoonbaar exoten. Het gaat daarbij in (bijna) alle gevallen om soorten die vastzittend gevonden zijn.

Deze publicatie geeft een overzicht van de exotische roodwieren die sinds 1950 aangevoerd zijn en (met een enkele uitzondering) gebleven, vaak een prominente plaats innemend. Voor een kort overzicht van vestiging en bestendigheid, zie Tabel 1. Als exoten worden soorten opgevat die hier niet via een natuurlijke verspreiding zouden kunnen komen; in de praktijk betekent dat een oorsprong die verder ligt dan de West-Europese kusten. In principe kunnen hier met de Golfstroom weliswaar zelfs soorten worden aangevoerd uit de Sargassozee (het bruinwier *Sargassum natans* (L.) Gaillon is wel eens – aangespoeld – in Nederland gevonden), maar het klimaat is te verschillend om vestiging aannemelijk te maken (nog afgezien van het feit dat *S. natans* een soort is die niet vastzittend wordt gevonden).

Opvallend is dat vooral de Zeeuwse wateren een toename van het aantal exoten laten zien, meer dan bijvoorbeeld de Waddenzee. Dit hoewel ook in de Nederlandse en de Duitse Waddenzee recent soorten voor het eerst zijn aangetroffen⁴, vergeleken met

Tabel 1. Overzicht van de vestiging en bestendigheid van exotische roodwiersoorten in Zuidwest-Nederland sinds 1950.

Soort	1950–59	1960–69	1970–79	1980–89	1990–99	2000–09	2010–15
<i>Dasya pedicellata</i>	+	+	+	+	+	+	+
<i>Colaconema dasyae</i>	+	+	+	+	+	+	+
<i>Anotrichium furcellatum</i>	+	+	+				(+)
<i>Antithamnionella ternifolia</i>	+						
<i>Acrochaetium densum</i>		+	+	+	+	+	+
<i>Polysiphonia harveyi</i>		+	+	+	+	+	+
<i>Antithamnionella spirographidis</i>			+		+	+	+
<i>Gracilaria vermiculophylla</i>				+	+	+	+
<i>Agardhiella subulata</i>					+	+	+
<i>Dasysiphonia japonica</i>					+	+	+
<i>Grateloupia turuturu</i>					+	+	+
<i>Polysiphonia senticulosa</i>					+	+	+
<i>Caulacanthus okamurae</i>						+	+
<i>Dasya sessilis</i>						+	+
<i>Lomentaria hakodatensis</i>						+	+
<i>Gelidium vagum</i>							+
<i>Bonnemaisonia hamifera</i>							+

de recente lijst van ‘nog niet voorkomende dieren en planten’.⁵ Voor de wel eerder in het gebied van (onder andere) de Duitse Wadden gevonden soorten zie: Schories et al.⁶

De Nederlandse kust lijkt ongewoon rijk aan exoten: Ierland telt volgens Guiry⁷ slechts 4 (mogelijk 5) van de 17 soorten roodwieren, de Britse Eilanden slechts enkele soorten meer, terwijl de marine flora ongeveer drie keer zo rijk is als de Nederlandse. In een overzicht van de in de Noordzee geïntroduceerde soorten worden voor Nederland 13 roodwieren genoemd⁸, daarvan erkennen wij echter *Asparagopsis armata* niet als een lokaal gevonden soort (wel aangespoeld). Daarmee lijkt de Nederlandse kust rijker aan exoten dan de overige Noordzee-kusten.

Aan de andere kant zijn er diverse exoten die wel op de Britse Eilanden (zuid en westkust) voorkomen, maar niet in Nederland. Dit zal alles te maken hebben met de meer gematigde zeewatertemperaturen met minder extreme waarden zowel in de zomer als in de winter. De temperaturen in regio's als West-Ierland, Zuidwest-Engeland en Bretagne (de rijkste gebieden) lopen door het jaar heen ongeveer van 8 tot 16 graden Celsius. De veel verder uiteenlopende zeewatertemperaturen in ons land (minima tot ongeveer het vriespunt in koude winters, maxima tot ruim boven de 20 graden 's zomers in de Oosterschelde – in kleinere zoute wateren nog hoger) verklaren ook waarom de belangrijkste bronnen van succesvolle exoten juist (gematigd) Japan en Oost-Azië zijn - Deze regio heeft vergelijkbare temperatuurextremen door het jaar heen. De vergelijkbare regio aan de Noord-Amerikaanse oostkust heeft relatief weinig soorten die niet aan de Europese kust voorkomen.

Acrochaetium densum (K.M.Drew) Papenfuss

Eerste waarneming: 1967 (W.J. Borsje).

Gametofyt

Planten minuscuul. Thallus met een ééncellige basis en meestal niet meer dan een enkele hoofdas. Basale cel vrijwel bolvormig, 5 à 6 µm in diameter, in de regel iets smaller dan de erboven gelegen cellen van de hoofdas. Hoogte van het thallus zelden meer dan 100 µm, de hoofdas soms met één lange zijtak uit een proximaal gelegen cel, voor het overige met een eenzijdige rij van korte zijtakjes. De hoofdas vaak sterk gebogen, de zijtakjes aan de ‘bolle’ kant; soms wordt een tweede rij zijtakjes, tegenoverstaand aan de eerste rij, gevormd. Cellen van de hoofdas tot ca. 7,5 µm in diameter, tonvormig en even lang als breed of iets korter. Haren zeldzaam. Monosporangia in korte rijtjes van twee à drie achter elkaar, vaak als zijtakjes van de hoofdas, de intercalaire sporangia ca. 6 µm in diameter en even lang, de eidelingse sporangia iets langwerpiger. Geslachtelijke structuren in het veld niet gezien.

Tetrasporofyt

Planten minuscuul, meestal niet met het blote oog waar te nemen. Thallus bestaande uit een meercellige filamenteuze basis en talrijke opgaande assen. Kiemingsfiguur van de spore typisch tweecellig. Opgaande assen tot ca. 0,5 mm lang, vaak gebogen, filamenten 6–8 µm in diameter; de cellen cilindrisch tot licht bolvormig, 1 à 2(–3) keer zolang als breed. Zijtakken van onbeperkte groei schaars, maar de hoofdasen in de regel bezet met een eenzijdige rij van korte zijtakjes, soms twee tegenoverstaande rijen. Haren in het veld schaars. Monosporangia in rijtjes van twee à drie, zittend op hoofdasen en korte zijtakjes. Intercalair sporangia ca. 7,5 µm in diameter, tonvormig, terminale sporangia iets langgerechter. Andere vormen van voortplanting in het veld niet waargenomen.

Acrochaetium densum is een epifyt van diverse algen en komt voor van sublittoraal tot vrij hoog in de getijdenzone van Oosterschelde en Westerschelde; ook in Grevelingen en Veerse Meer. Als voortplanting worden in verreweg de meeste gevallen monosporangia gevonden. De tetrasporangia zijn in verzameld materiaal zeldzaam, in cultuur worden ze evenwel gemakkelijk gevormd en leveren de gametofyt. Deze generatie is zeldzaam in het veld en word in meer beschutte situaties gevonden.

Periodiciteit — Het hele jaar voorkomend, vrijwel altijd met monosporangia (in feite is het speciale arrangement van de sporangia het beste kenmerk voor de identiteit).

West-Europese verspreiding — waarschijnlijk vrij ruim, de soort wordt vanwege de geringe afmeting echter makkelijk over het hoofd gezien. Positief vastgesteld in Bretagne, Zuid-Engeland, Zweden (J. Kuiper, pers. meded., Stegenga⁹).

Herkomst — Beschreven van Californië (als *Rhodochorton densum*¹⁰). Er zijn echter verschillende soorten in het Pacifische gebied die gelijkenis vertonen. De soort *Acrochaetium densum* is in feite de tetrasporofyt in de levenscyclus. Als gametofyt is *A. catenulatum* Howe aangewezen, een soort die eveneens uit de (Zuid-Amerikaanse) Pacific komt. In het veld (in Nederland) is de gametofyt veel zeldzamer dan de tetrasporofyt¹¹. In cultuur evenwel gemakkelijk te handhaven en dan ook met seksuele voortplantingsorganen. Als de synonymie van de soorten officieel zou worden, dan heeft de naam *A. catenulatum* als eerder beschrevene de voorrang.

Agardhiella subulata (C.Agardh) Kraft & M.J.Wynne

Eerste vondst: 1998 (Stegenga¹²).

Planten helder rood, tot ca. 50 cm hoog, bestaande uit een kleine hechtschijf en herhaald vertakte cilindrische (soms iets afgeplatte) assen van maximaal 5 mm diameter, zowel naar de top als naar de basis toelopend, textuur vlezig. Groei multiaxiaal, met meerdere gelijkwaardige topcellen. In doorsnede een duidelijke differentiatie in een medulla bestaande uit dunne filamenten met grote tussenruimten, daaromheen een parenchymatische cortex van veelhoekige of afgeronde cellen. Cellen van de binnenste cortexlaag tot 300 µm in diameter, naar de periferie geleidelijk kleiner wordend, de epidermiscellen 5–10 µm diameter, hoger dan breed.

Tetrasporangia ingezonken in de buitenste cortexlaag, ca. 60 × 40 µm, regelmatig zonaat gedeeld. Spermatangia afgesplitst van epidermiscellen over een groot deel van het thallus. Cystocarpus ingezonken in het thallus, soms een lichte zwelling veroorzakend, ostiolaat; carposporofyt ingebed in een dichte filamenteuze wand, gelobd, tot meer dan 1 mm in diameter, bestaande uit een steriele parenchymatische kern met aan de periferie bundels terminale carposporangia; carposporen ellipsoid tot lacrimaat, ca. 50 × 30 µm.

Zowel in Oosterschelde (tot dusver alleen oostelijk van de lijn Zierikzee – Kats; ook Goese Meer en Havenkanaal Goes), als in de Grevelingen en Veerse Meer. De forse planten kunnen in de Oosterschelde plaatselijk abundant zijn. Alleen sublittoraal en rond de laagwaterlijn.

Periodiciteit — Een soort die het hele jaar door voorkomt, maar meestal schaars in het vroege voorjaar (februari – mei). Dikwijls ook met voortplantingsorganen (carposporofyten, spermatangia, tetrasporangia).

West-Europese verspreiding — Voorlopig alleen Nederland, Denemarken/Zweden, Duitse Wadden⁴ en Ierland. Wel bekend van de Middellandse Zee¹³. Eerdere vermeldingen onder de naam *Agardhiella subulata* uit Engeland blijken ingetrokken te zijn (materiaal is nu kennelijk gede-termineerd als *Sarcodiotheca gaudichaudii* (Montagne) P.W.Gabrielson – zie ook Eno et al.¹⁴).

Herkomst — Oostelijk Noord-Amerika. De genoemde *Sarcodiotheca gaudichaudii* is oorspronkelijk beschreven van Peru, maar wordt ook van Pacifisch Noord-Amerika vermeld.

Anotrichium furcellatum (J. Agardh) Baldock

Eerste vondst: 1950 (Yerseke, C. den Hartog, in L.). Een aantal malen gevonden tussen 1972 en 1977 (Yerseke en Sas van Goes); voorlopig laatste vondst in 1979 (Herb. Justus Houthuesen, in L.).

Planten in Nederland voornamelijk losdrijvend gevonden, helderrode ‘pompons’ van tot 10 cm in diameter vormend. Thallus filamenteus, ongecorticeerd, vele malen subdichotoom vertakt met intervallen van één of twee segmenten. Topcellen ca. 20 µm in diameter, filamenten naar de basis toenemend tot enkele honderden µm. Cellen cilindrisch, tot 8 keer zo lang als breed.

Als voortplantingsorganen uit ons gebied alleen tetrasporangia bekend, ongeveer bolvormig, gesteeld, solitair, zijdelings aan het top-einde van de cellen en met een diameter tot 60 µm, deling tetrahedraal.

Mogelijk opnieuw gevonden in 2013 (F.A. Perk, Grevelingen). Hoewel de meeste vondsten losdrijvend materiaal betroffen, is er geen reden om het materiaal niet als van plaatselijke origine te beschouwen.

De oudere vondsten in L. zijn indertijd veelal als *Callithamnion corymbosum* (Smith) Lyngbye gedetermineerd. In Stegenga & Mol³ als *Griffithsia furcellata* J. Agardh.

Periodiciteit — Een soort van hoogzomer (juli – oktober), de historische vondsten met slechts (hooguit) tetrasporangia. Gametangia zijn wereldwijd zeer zeldzaam.

West-Europese verspreiding — Spanje (Galicia), Basin d’Arcachon, Zuidwest-Engeland, Ierland, Nederland.

Herkomst — Stille Oceaan¹⁵, hoewel het type van Italië beschreven is.

Antithamnionella spirographidis (Schiffner) E.M. Wollaston

Eerste vondst: 1974 (oesterputten Yerseke). Pas veel later (vanaf 1993) algemener wordend, zie bijvoorbeeld Maggs & Stegenga.¹⁶

Planten tot enkele cm hoog, niet scherp gedifferentieerd in kruipend en erect deel: basale cellen van de zijtakjes kunnen in vrijwel ieder deel van het thallus rhizoiden ontwikkelen die voor secundaire vasthechting zorgen. Thallus filamenteus, ongecorticeerd. Hoofdassen tot ca. 100 µm in diameter, de cellen cilindrisch of ietwat gezwollen net boven het proximale eind, tot ongeveer 6 keer zo lang als breed. Ieder segment van de hoofdassen met twee, een enkele maal drie, zijtakjes van beperkte groei. Zijtakken van onbeperkte groei ontstaan afwisselend links en rechts, met intervallen van ca. 4 segmenten. Alle takken in één vlak gelegen (tenzij bij kransen van drie zijtakken). Zijtakjes van beperkte groei meestal onvertakt, met een basale cel die in vorm of grootte nauwelijks afwijkt van de overige cellen. Zijtakjes zelden langer dan 15 cellen of 300 µm, vaak iets naar binnen gebogen. Kliercellen frequent, sessiel op enkele proximale (vaak de tweede en/of derde) cellen van de zijtakjes.

Tetrasporangia adaxiaal sessiel op één of enkele proximale (inclusief de basale) cellen van de zijtakjes van beperkte groei, ellipsoid, ca. 60 × 50 µm, tetrahedraal gedeeld. Spermatangia in kleine clusters op een aantal proximale cellen van zijtakjes, vaak twee clusters per cel. Spermatangiale clusters bestaande uit een 4 à 5-cellig asje waarvan de cellen direct spermatangia produceren, of soms eerst nog korte zijtakjes (spermatangium-moederzellen) vormen. Carpogoniaalfilamenten op de basale cel van een gereduceerd (tweecellig) zijtakje. Carposporofyten bestaande uit een aantal lobben van verschillende leeftijd, zonder echte involucraalfilamenten, hoewel sommige onderliggende zijtakken zich forser ontwikkelen.

In de gehele Oosterschelde, schaars in Grevelingen, Veerse Meer en omgeving Vlissingen/Breskens. Meer recent ook in de Waddenzee.¹⁷

Periodiciteit — Het gehele jaar voorkomend, zonder duidelijke optimumperiode. Tetrasporangia komen het jaar rond voor, gametangia van mei tot november. Materiaal kan in de winter van afwijkende vorm zijn: gezwollen cellen en in de ramuli met intercalaire 'tetrasporangia' (Fig. 1); de functionaliteit hiervan is niet bekend.

West-Europese verspreiding — Britse Eilanden, Nederland tot Spanje.

Herkomst — Noordelijke Stille Oceaan.

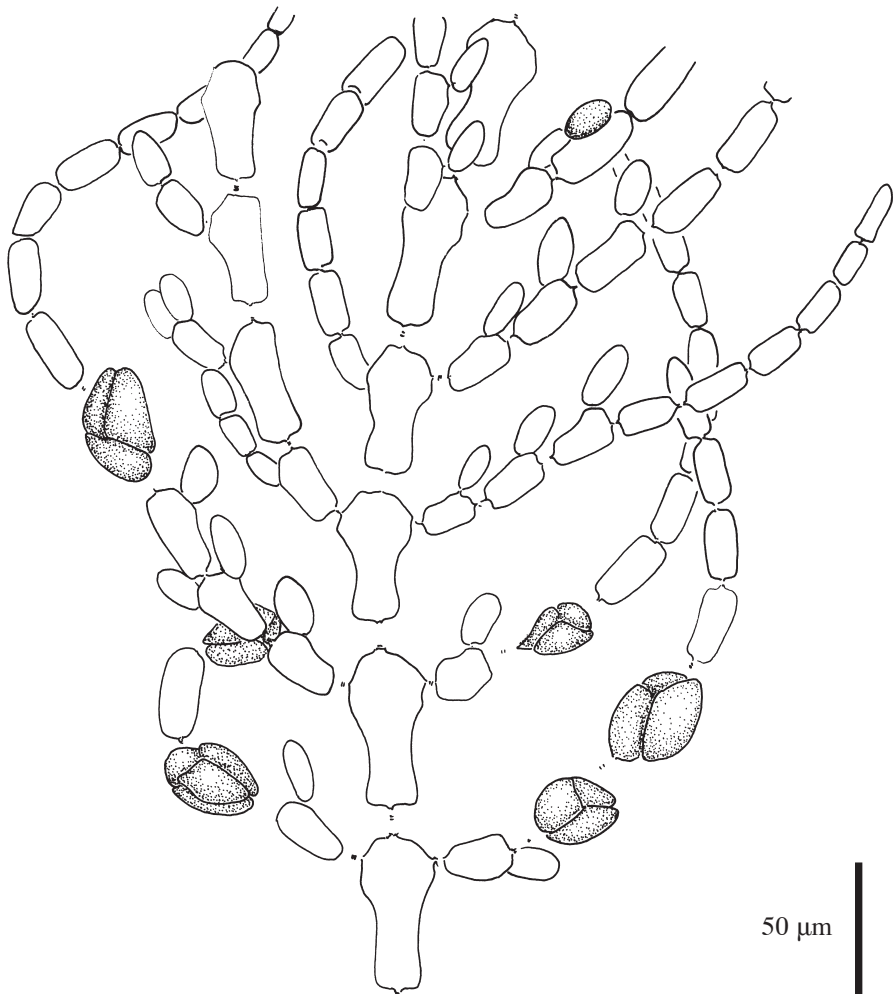


Fig. 1. *Antithamnionella spirographidis* (Schiffner) E.M.Wollaston. Afwijkende plant met intercalaire tetrasporangia. Tekening: Herre Stegenga, Naturalis Biodiversity Center.

Antithamnionella ternifolia (J.D.Hooker & Harvey) Lyle

Eerste (en enige) vondst: 1951 (C. den Hartog, in L.)

Morfologie gelijkend op die van *Antithamnionella spirographidis* (zie boven). Voornaamste verschillen zijn: het bezit van kransen van 3 à 4 zijtakjes per segment en de basale cel van de zijtakjes, die aanmerkelijk korter is dan de overige cellen. Het aanwezige historische materiaal is niet toereikend voor een volledige beschrijving.

Vanwege de enkele vondst is de periodiciteit in Nederland volledig onbekend. Merkwaardig is dat de soort in de Britse Eilanden en in Frankrijk (bijvoorbeeld Normandië) gewoner is dan *Antithamnionella spirographidis*. Aldaar worden tetrasporangia als enige voortplantingsorganen gemeld.¹⁸ Aangespoeld kan de soort wel tamelijk frequent op onze stranden gevonden worden.

West-Europese verspreiding — Britse Eilanden en Helgoland tot Portugal.

Herkomst — Zuidelijke Stille Oceaan

Bonnemaisonia hamifera Hariot

Eerste vondst: 2014, op een drijvende steiger aan de buitenkant van Neeltje Jans. De tetrasporofyt vanaf 2011 in de jachthaven van Vlissingen¹⁹, later ook op Neeltje Jans.

De gametofyt tot meerdere centimeters (tot 20 cm) groot. Thallus monoaxiaal, met centrale cellen tot 1 mm lang; daaromheen een cortex van ongeveer isodiametrische cellen, en een epidermis van cellen 5–20 µm groot; volgroeide assen ca 1 mm in diameter. In principe ontstaan vanuit iedere centrale cel twee zijtakken van ongelijke structuur, één onvertakt, de andere vertakt. Van het laatste type ontwikkelt de minderheid zich volgens het principe van de hoofdas (of tot voortplantingsstructuren – niet gezien), de meerderheid verdwijnt. Onvertakte zijtakken met een spitse eindcel en enkele terug-gekromde cellen daarbeneden. Enkele onvertakte zijtakken ontwikkelen zich tot opvallende haak-vormige (hamate) structuren.

Planten van de tetrasporofyt niet groter dan enkele centimeters. Filamenteus, eenrijig, onregelmatig vertakt. De filamenten ca. 25 µm in diameter, met weinig variatie. Cellen van 1 tot 3 keer zo lang als breed, met vele kleine chromatoforen. De plant kan zich vasthechten met haptera, een vertakt systeem van kleinere celletjes, wat zich op willekeurige plaatsen in het thallus kan ontwikkelen. Veel van de cellen dragen een kleine kleurloze kliercel zijdelings aan de top. Voortplanting in ons land nog niet waargenomen; de plant kan tetrasporangia vormen zijdelings aan vrij willekeurige cellen: dit zijn vrij forse sporangia, diep in de draagcel ingezonken.

Al sedert 1893 in Engeland gevonden (de tetrasporofyt – van een geheel ander uiterlijk en bekend als *Trailiella intricata* Batters – 3 jaar eerder). Beide generaties in Nederland tot nu toe zonder voortplantingsorganen. Er bestaan trouwens veel vragen over het functioneren van de levenscyclus in deze soort in Europa.²⁰

Periodiciteit — Niet vast te stellen wegens schaarse vondsten. Mogelijk is het voorkomen van de soort bij ons afhankelijk van zachte winters.

West-Europese verspreiding — Noorwegen tot Spanje

Herkomst — type-localiteit Japan (de *Trailiella*-fase oorspronkelijk beschreven van Engeland).

Caulacanthus okamurae Yamada

Eerste vondst: 2005 (als *C. ustulatus* (Mertens ex Turner) Kützing²¹).

Planten zodevormend of grote (epifytische) kluwens tot ca. 10 cm in diameter, met frequente secundaire vasthechting, donker roodachtig bruin. Thallus cilindrisch, frequent en onregelmatig vertakt, de assen zelden dikker dan 250 µm. Thallustoppen toegespitst, met een enkele topcel, intern een duidelijke centrale as van vrij dikke (tot 25 µm diameter) cilindrische cellen met opvallende stippelverbindingen. Iedere cel van de centrale as met twee zijtakken die op ongelijke hoogte en onder een hoek van ca. 90° ontspringen; de zijassen produceren door herhaalde deling een gesloten cortex van isodiametrische cellen die van binnen naar buiten in diameter afnemen. Epidermiscellen 5–10 µm in diameter, iets hoger dan breed.

Als voortplantingsorganen tot dusver slechts tetrasporangia aangetroffen, ingezonken in de cortex van licht gezwollen (sub)terminale thallusdelen, ellipsoïd, ca 50 × 30 µm, regelmatig zonaat gedeeld, veel sporangia echter slechts in tweeën gedeeld en ca. 35 × 20 µm.

Aanvankelijk hier als *Caulacanthus ustulatus* beschreven, aangezien *C. okamurae* als synoniem met *C. ustulatus* werd beschouwd wegens grote morfologische overeenkomst.²² In elk geval lijkt de plotselinge opkomst en spoedig bereikte grote abundantie te wijzen op een licht verschillende fysiologie van de klassieke *C. ustulatus*, die in West-Europa niet noordelijk van (Zuid)-Spanje voorkwam (zie ook Verlaque et al.¹⁵).

Tot dusver beperkt tot getijdewater: Oosterschelde (inclusief Kanaal door Zuid-Beveland), Westkapelle en Ritthem. Als een van de weinige exoten tot hoog in de getijdzone voorkomend.

Periodiciteit — Kan het hele jaar gevonden worden. Met tetrasporangia van augustus tot oktober, andere voortplantingsorganen niet gezien.

West-Europese verspreiding — Basin d'Arcachon¹⁵, Bretagne²³ (beide als *C. ustulatus*), Normandië en Noord-Frankrijk (massaal in Le Chaos en Ètretat – persoonlijke waarneming H.S., 2014).

Herkomst — type-localiteit Japan.

Colaconema dasyae (F.S.Collins) Stegenga, I.Mol, Prud'homme van Reine & Lokhorst

Eerste vondst: 1950 (A.F. Mulder & C. den Hartog, in L).

Planten vertakt filamenteus, tot enkele mm hoog. Oorspronkelijke spore persistent, met een basaal uitsteeksel ankerend in het substraat. Spore ca. 15 µm in diameter, naar beneden kruipende filamenten vormend (soms endofytisch) en naar boven een erect filament. Meer erecte filamenten kunnen uit de kruipende basis ontstaan. Erecte filamenten ca. 10–12,5 µm in diameter, de cellen cilindrisch en tot 5 keer zo lang als breed, met een parietale chloroplast en een enkele zijdelings gelegen pyrenoid. Vertakking alzijdig, tamelijk frequent.

Monosporangia vaak in lange eenzijdige rijen, aan de hoofdassen of aan de adaxiale zijde van zijtakken. Sporangia sessiel of gesteeld, ovaal, ca. 20–25 × 12,5–15 µm. Spermatangia in gesteelde clusters aan hoofd- en zijassen. Carpogonia meest solitair, sessiel of gesteeld, flesvormig, met lang trichogyn. Carposporofyten ontwikkelen direct uit het bevruchte carpogonium, carposporangia eidelings, zonder steriel omhulsel.

De tetrasporofyt (met een licht verschillende basale morfologie – de erecte filamenten ontstaan niet direct uit de spore, maar uit het kruipende filament dat door de spore wordt afgegeven) is wel beschouwd als *Colaconema savianum* (Meneghini) R.Nielsen – deze soort is echter Europees – van origine Mediterraan. De tetrasporofyt in Nederland heeft een iets ruimere verspreiding door het jaar: maart tot december, tetrasporangia september

tot december. De ruimtelijke verspreiding in Nederland is overigens ongeveer dezelfde als die van de gametofyt, hoewel de substraatkeus veel wijder is. Vanwege de onzekerheid is de naam van de gametofyt (van recentere datum dan *C. savianum*) aangehouden.

Een epifyt, specifiek van *Dasya pedicellata* (C. Agardh) C. Agardh. Momenteel lijkt de soort (met zijn substraat) vrijwel beperkt tot de Westkapelse Kreek en Het Goese Meer, voorheen ook in het Gat van Ouwerkerk, Veerse Meer en het Kanaal door Zuid-Beveland. Dit wijst op een voorkeur voor ietwat brakke omstandigheden, ook voor het substraat – het zoutgehalte is in de laatste twee wateren gestegen na de vervaardiging van het doorlaatmiddel Katse Heul en het aan de noordkant openstellen van het Kanaal door Zuid-Beveland.

Periodiciteit — Een zomersoort (juli tot oktober), exemplaren met gametangia worden (naast vrijwel altijd monosporangia) regelmatig gesignaleerd.

West-Europese verspreiding — Waarschijnlijk gelijk aan die van *Dasya pedicellata*, in de huidige opvatting dus Nederland, Noord Duitsland, Denemarken en Zweden (Noorwegen?).

Herkomst — Noord-Amerikaanse oostkust.

Dasya pedicellata (C. Agardh) C. Agardh

Eerste vondst: 1950 (A.F. Mulder & C. den Hartog, in L.)

Thallus met kleine basale hechtschijf en lange en onregelmatig vertakte polysiphone gecorticeerde assen, dicht bezet met talloze monosiphone ramuli. Hoogte van de planten in de regel tot 40 cm, zelden tot 1 m of zelfs meer, kleur bleek tot helder rood. Groei van de hoofdassen door middel van een enkele topcel; de topcel ontwikkelt zich tot een pseudolateraal door af te buigen, terwijl de ondergelegen cel zich tot nieuwe topcel ontwikkelt die hetzelfde proces weer doormaakt (pseudomonopodiale groei); vertakking alzijdig. Subapicale cellen produceren vijf pericentrale cellen – deze laatste produceren daarop een meerlagige cortex; uit de cortex groeien zeer veel monosiphone adventieve takjes die niet verschillen van de primaire pseudolateralen en aldus een harige bekleding van de hoofdassen vormen. Hoofdas tot ca. 2 mm dik, in doorsnede de pericentrale cellen aanvankelijk in een regelmatige ring gerangschikt, later verstoord door ontwikkeling van rhizoiden in de intercellulaire ruimtes. Monosiphone takjes van beperkte groei, tot 3 à 4 mm lang, recht, vanaf de basis enkele malen pseudodichotoom vertakt onder een geringe hoek en met intervals van 1-4 cellen; diameter van ca. 25 µm basaal tot 10 µm apicaal, de cellen cilindrisch en vele malen langer dan breed.

Tetrasporangia verenigd in stichidia die één van de basale vertakkingen van de zijtakjes vormen. Stichidia slank kegelvormig, tot ca. 1 mm lang en 110 µm dik. Ieder fertiel segment van het stichidium met vier pericentrale cellen die elk adaxiaal een tetrasporangium dragen en naar de periferie drie dekcellen (of dekcelgroepen); Tetrasporangia bolvormig, ca. 50 µm in diameter, tetrahedraal gedeeld. Stichidia met steriele spits. Spermatangia in structuren die lijken op de tetrasporangiële stichidia, de pericentrale cellen met spermatangium-moedercellen die ieder een aantal spermatangia produceren. Mannelijke stichidia tot ca. 75 µm breed, het fertiele deel tot ca. 600 µm lang, stichidia met een steriele top. Carpogoniaal filament op een pericentrale cel van een segment van een (spoedig polysiphon wordend) zijtakje. Cystocarp vrijwel bolvormig of ovaal, tot 1 mm in diameter, met een relatief weinig opvallende ostiolus ca. 100 µm in diameter. Carposporen ca. 50 × 30 µm.

Veelal wordt deze soort beschouwd als *Dasya baillouviana* (S.G.Gmelin) Montagne. Dit is oorspronkelijk een Middellandse Zee-soort. Het type daarvan is echter verloren gegaan en de oorspronkelijke beschrijving is onduidelijk, zelfs een bruinwier komt in aanmerking. *Dasya pedicellata* in de huidige opvatting heeft een beperkte Europese verspreiding: Nederland, Duitsland,

Denemarken, Zuid Zweden (vestiging ongeveer gelijktijdig met die in Nederland) en Noorwegen, in de regel in gebied met iets gereduceerd zoutgehalte. De soort draagt de specifieke epifyt (deels endofyt) *Colaconema dasyae*, welke evenals *D. pedicellata* van gematigd Atlantisch Noord Amerika beschreven is (Collins²⁴, als *Acrochaetium dasyae*). Een korte verhandeling hierover is recent gepubliceerd²⁵.

De verspreiding van *Dasya pedicellata* is in ons land de laatste jaren teruggelopen en nu vrijwel beperkt tot de Westkapelse Kreek en Het Goese Meer met toevoerkanaal. Voorheen zat de soort ook in het Veerse Meer, Kanaal door Walcheren, Kanaal door Zuid-Beveland en het Gat van Ouwerkerk. Oorzaak is klaarblijkelijk het verhoogde zoutgehalte in de meeste betreffende wateren (openstelling aan getij of versnelde verversing), mogelijk een verlaging in het Gat van Ouwerkerk – dit laatste water is tegenwoordig zeer arm aan marine algensoorten.

Periodiciteit — Een zomersoort, meest frequent van juli tot oktober. Carposporofyten, spermatangia en tetrasporangia komen voor.

West-Europese verspreiding — Nederland, Duitsland, Denemarken, Zuid-Zweden en Noorwegen.

Herkomst — Oostelijk gematigd Noord-Amerika.

Dasya sessilis Yamada

Eerste vondst: 2003 (Stegenga & Karremans²⁵).

Planten tot 20(–30) cm groot, tamelijk sterk maar onregelmatig vertakt, donkerrood. De planten lijken veel op *Dasya pedicellata*, maar blijven gedrongener. Hoofdasen polysiphon, zeer spoedig bedekt met een corticatie. Het hele thallus is bedekt met primaire en secundaire monosiphone ramuli tot ca. 3,5 mm lang, aan de basis tot ca. 45(–50) µm breed, aan de toppen ca. 17 µm, basaal met enkele vertakkingen ieder segment, daarna enkele vertakkingen per twee of meer segmenten.

Tetrasporangia in stichidia, meestal 6 per krans. Volwassen sporangia tot ca. 45 µm in diameter, tetrahedraal gedeeld. Stichidia kunnen zeer lang worden en komen voor op één van de lagere cellen van de (monosiphone) takjes van beperkte groei, meestal één per takje. Mannelijke stichidia in identieke positie als tetrasporangiële, één of twee stichidia per takje. Stichidia tot ca. 100 µm breed, fertiele deel tot ca. 700 µm lang, met een steriele top. De hoofdas van het stichidium is dikker dan in *D. pedicellata* en blijft rood. Carposporofyten ontwikkelen zich op enige afstand van de hoofdas, op een polysiphon wordend zijtakje. Volwassen carposporofyten ca. 700 µm breed en tot 900 µm lang, met een duidelijke kraag tot ca. 100 µm binnendiameter. Carposporen langwerpig, ca. 60 × 20 µm.

Een soort die zich sinds zijn vestiging nog gestadig uitbreidt en nu over de oostelijke helft van de Oosterschelde voorkomt. Opvallend verschil met *Dasya pedicellata* is, dat *D. sessilis* juist bij volledig zoutgehalte optimaal groeit. Op het oog is de soort wat meer gedrongen dan *D. pedicellata*, vaak met iets langere zijtakjes van beperkte groei. Microscopisch zitten de verschillen in de grotere maxima van de diameter van de determinate lateralen, de tetrasporangia die in de regel in kranzen van zes in de stichidia voorkomen (veelal vier in *D. pedicellata*), de forsere centrale as van mannelijke stichidia, en de cystocarpen met een duidelijke kraag.

Periodiciteit — Het hoogtepunt van beide soorten *Dasya* valt in de tweede helft van het jaar, maar *D. pedicellata* is vrij strikt tot die tijd beperkt, *D. sessilis* kan van mei tot januari gevonden worden.

West-Europese verspreiding — Galicia / Noordwest-Spanje²⁶, Bassin d' Arcachon.¹⁵

Herkomst — Verre Oosten, type van Japan.

Dasysiphonia japonica (Yendo) H.-S. Kim

Eerste vondst: 1994 (Stegenga²⁷).

Planten pluimvormig, in principe tweezijdig regelmatig vertakt, maar door torsie van de hoofdasen ook wel meer ruimtelijk wordend, tot ca 20(–30) cm hoog, helder rood. Thallus filamenteus met polysiphone hoofdasen en monosiphone zijtakjes van beperkte groei. Groei pseudomonopodiaal, elk segment met een pseudolateraal of zijtak van onbeperkte groei. Segmenten van de hoofdas vormen ieder 4 pericentrale cellen; de laatste vormen een zich geleidelijk sluitende corticale laag van kleinere cellen. Hoofdasen tot ca. 1 mm dik, de segmenten strekkend tot enige malen de diameter. Pseudolateralen onvertakt of een paar keer pseudodichotoom vertakt in enkele proximale segmenten; basale cel van de pseudolateralen kort, ingezonken in de hoofdas, de overige cellen cilindrisch, tot ca. 50 (een enkele maal tot 125) μm in diameter in proximale segmenten, naar de top toelopend; 1,5–4 keer zo lang als breed. Zijtakjes soms met eindelingse vorming van rhizoiden – dit duidt er waarschijnlijk op dat losse takjes als propagula kunnen dienen.

Tetrasporangia verenigd in kegelvormige tot cilindrische stichidia bestaande uit vele segmenten, met steriele top. Stichidia gesteeld, ingeplant op het tweede of derde segment van een pseudolateraal. Segmenten van de stichidia bestaande uit centrale cel en in de regel (6–)7 pericentrale cellen; de laatste dragen aan de adaxiale zijde ieder één tetrasporangium en naar de periferie drie dekcellen in een horizontale rij. Tetrasporangia bolvormig, ca. 50 μm in diameter, tetrahedraal gedeeld. Mannelijke stichidia ontstaan door omvorming van ultieme ramuli van de pseudolateralen: de centrale cellen (in formaat nauwelijks onderdoende voor vegetatieve cellen van de pseudolateralen) vormen kranzen van 5 à 6 periaxiale cellen, die ieder naar de periferie een aantal spermatangium-moedercellen – en daarop de spermatangia – produceren. Volwassen stichidia tot $1000 \times 150 \mu\text{m}$. Cystocarpen vrijwel bolvormig, ca. 900 μm in diameter, met nauwe ostiolus omgeven door een tuitvormig toegespitste hals.

Na de vestiging in 1994 explosief uitgebreid, zowel in getijdenwater (gehele Oosterschelde, Westerschelde - omgeving Vlissingen) als in de Grevelingen en (sinds 2005) het Veerse Meer. In onder andere Maggs & Stegenga¹⁶ als *Dasysiphonia* sp. In feite was de eerdere toewijzing aan het geslacht *Heterosiphonia* aantoonbaar fout, maar tot vrij recent²⁸ was een officiële correctie nog niet gemaakt. De algemene morfologie (dikwijls ‘afgeplat’ dat wil zeggen de zijtakjes liggen in één vlak) wijst inderdaad op *Dasysiphonia*, maar dat kan in dit geval ook komen van het feit dat de segmenten slechts 4 pericentrale cellen hebben en de zijtakken per segment twee pericentrale cellen verspringen – andere soorten van *Dasysiphonia* hebben vijf pericentrale cellen.

Periodiciteit — De plant is het gehele jaar aanwezig, tetrasporangia zijn in Nederland ongeveer gedurende de warmere helft van het jaar te vinden. Gametangia daarentegen zijn uiterst zeldzaam²⁹, zodat een ongeslachtelijke voortplanting voor de hand ligt – in feite kan de plant zich uit minieme delen (enkele – monosiphone - zijtakjes van beperkte groei) opnieuw vormen.

West-Europese verspreiding — Wijd verbreid, van Noorwegen tot Spanje. Vooral in het noorden zeer abundant, alwaar de soort veel aandacht heeft getrokken³⁰

Herkomst — Verre Oosten, type van Japan.

Gelidium vagum Okamura

Eerste vondst: 2010, aanvankelijk voor Nederland gepubliceerd als *Pterocliadiella tenuis* Okamura.³¹ Na moleculair onderzoek naar *Gelidium* verhuisd.³² Correctie in Stegenga & Karremans³³ na de vondst van cystocarpen die duidelijk tot *Gelidium* behoren. Yoon et al.³⁴ bevestigden de relatie tot Koreaanse *G. vagum*.

Planten vanaf de basis spreidend, ca. 6(–10) cm lang, onregelmatig maar grotendeels in een vlak vertakt en in het veld ongeveer aanliggend tegen het substraat, het thallus afgeplat, tot 2 à 3 mm breed

en ca. 300 µm dik. Helder tot donker rood. Groei door middel van een kleine (ca. 12,5 µm) maar duidelijke topcel. Het weefsel van de plant differentieert zich in een kleincellige epidermis (cellen 5–7,5 µm diameter) en cortex die naar binnen toe geleidelijk grootcelliger wordt; de medullaire cellen zijn ca. 30 µm in diameter en worden omgeven door grote aantallen rhizinen, filamenten van dikwandige cellen, de laatste ca. 5 µm dik en met een nauwelijks zichtbaar cellumen.

Tetrasporangia worden gevormd in korte zijtakjes, die daarbij een duidelijke verbreding ondergaan. Volwassen sporangia zijn ca. 30 µm in diameter en delen cruciaat. Mannelijk materiaal niet gezien. Cystocarp (sub)terminaal in relatief smalle takjes, vrijwel rond, ca. 700–800 µm in diameter. Carposporen ingeplant aan beide zijden van een centraal in de lengterichting lopend diafragma, langwerpige druppelvormig tot ca 50 µm lang en ca. 17 µm breed. Cystocarp met aan beide zijden één (soms twee) ostioli.

Aanvankelijk alleen in en rond de Buitenputten bij Yerseke, vanaf eind 2012 ook vastgesteld aan de vaste wal bij Strijenham en Kattendijke. Vooralsnog alleen vrouwelijke planten en tetrasporofyten gevonden.

Periodiciteit — De soort is het hele jaar aanwezig en fertiel en ongetwijfeld nog in het proces van uitbreiding van zijn areaal.

West-Europese verspreiding — Tot nu toe alleen Zuidwest-Nederland.

Herkomst — Verre Oosten, type van Japan.

Gracilaria vermiculophylla (Ohmi) Papenfuss

Eerste vondst: Waarschijnlijk al in de jaren '80 van de vorige eeuw in het Oostvoornse Meer en met zekerheid daar vastgesteld in 1994, toen op verzoek van het Waterschap (de Brielse Dijkkring) een onderzoek gedaan werd: de soort was toen buitengewoon talrijk in het brakke water. Later wijder verspreid in Zuidwest-Nederland, hoewel nergens zo abundant. Ook in de Waddenzee bekend, kennelijk komende vanaf Duitsland. Definitieve identificatie van Nederlands materiaal door Rueness³⁵. Voor Nederland ook beschreven van de oesterputten bij Yerseke.³⁶

Planten met een kleine basale hechtschijf en opgaande, tot vrijwel bovenaan vertakte cilindrische assen tot ca. 20 à 30 cm hoog, kleur roodbruin tot grijsbruin tot vrijwel zwart. Thallustoppen in principe monoaxiaal, maar zonder opvallende topcel of centraal filament. Cilindrische assen tot ca. 2 mm dik, op doorsnede parenchymatisch, met medullacellen veelhoekig en tot enkele honderden micrometer in diameter, cellen naar de periferie geleidelijk afnemend in diameter, epidermiscellen ca. 5–10 µm in diameter, iets hoger dan breed.

Tetrasporangia ingezonken in de buitenste cortexlagen, voorkomend over grote delen van het thallus. Sporangia ellipsoïd, ca. 50 × 40 µm, cruciaat, maar vaak schijnbaar tetrahedraal gedeeld. Spermatangia in conceptacula die afmetingen van 100 tot 250 µm diepte kunnen bereiken. Cystocarp halfbolvormig, uitstekend buiten het thallusoppervlak, aan de basis licht ingesnoerd, met duidelijke ostiolus. Verbindingscellen tussen carposporofyt en cystocarpwand beperken zich tot de bodem van de cystocarp en de carposporangia zijn ordelijk in radiaire rijen gerangschikt.

Habitus, vegetatieve anatomie en waarschijnlijk ook tetrasporangia vrijwel gelijk aan die van (inheemse) *Gracilaria gracilis* (Stackhouse) M. Steentoft, L.M. Irvine & W.F. Farnham. *Gracilaria vermiculophylla* is een soort die echter, in tegenstelling tot *G. gracilis*, goed een verlaagd zoutgehalte verdraagt; in het Oostvoornse Meer was destijds het zoutgehalte slechts 1/3 van dat van gewoon zeewater. Daarnaast is het een van de weinige zeewiersoorten die in volwassen toestand geen of weinig vast substraat nodig lijkt te hebben. Dit is kennelijk de reden dat hij goed groeit op de Waddenzee, ook op de (droogvallende) slikken.

Gracilaria vermiculophylla is (in fertiele gametofyten) te onderscheiden van *G. gracilis* door de diepte van de spermatangiële conceptacula: meer dan 100 µm tegen ca. 50 µm bij *G. gracilis*. De carposporofyten zijn in *G. gracilis* door trabeculae verbonden met het dak van de cystocarp, bij *G. vermiculophylla* zijn er hooguit basaal enkele dergelijke verbindingen. Overigens lijkt *G. vermiculophylla* niet uitsluitend in brak water voor te komen, maar de laatste jaren ook in de volledig zoute Oosterschelde. Dit draagt ertoe bij dat de twee soorten in het veld niet uit elkaar te houden zijn (en in het lab slechts als er geslachtelijke voortplantingsstructuren aanwezig zijn).

Periodiciteit — Het gehele jaar voorkomend, zonder duidelijk optimum.

West-Europese verspreiding — Veel en grote planten in de Duitse Waddenzee, aansluitend ook in de Nederlandse Waddenzee¹⁷, Basin d' Arcachon¹⁵ en Bretagne.³⁵

Herkomst — Verre Oosten, type van Japan.

Grateloupia turuturu Yamada

Eerste vondst: 1993. Beschreven van Nederland³⁷ als *Grateloupia doryphora* (Montagne) M. Howe. Tevens als zodanig in Maggs & Stegenga¹⁶.

Planten met een basale hechtschijf en één tot verscheidene opgaande bladvormige thalli, meestal enkele tientallen cm, maar soms tot meer dan 1 m hoog, helder rood, in hoogzomer soms verblekend tot geelachtig. Bladen tot ca. 10(–30) cm breed, onvertakt of met onregelmatige marginale proliferaties. Thallus ca. 250–500 µm dik, met een zeer open filamenteuze medulla en een cortex van anticlinale celrijtjes. Cellen van de medulla langgerekt, ca. 3 µm in diameter, epidermiscellen 3–5 µm in diameter, iets hoger dan breed.

Tetrasporangia ingezonken in de cortex, ellipsoïd, ca. 30-40 × 20–25 µm, cruciaat gedeeld. Spermatangia afgesnoerd van epidermiscellen over grote delen van het thallusoppervlak. Carposporofyten geïnitieerd vanuit subcorticaal gelegen carpogoniaalfilamenten, bij groei geleidelijk meer ingebed in de medulla, lokaal iets verdikking van het thallus veroorzakend. Volwassen carposporofyten ca. 200 µm in diameter, cystocarpen met ostiolus.

Een opvallende verschijning: de bladvormige planten kunnen wel tot 1,8 m lang en 30 cm breed worden. De soort is bijzonder abundant bij de buitenputten van Yerseke. Voornamelijk verspreid in de Oosterschelde (tot aan de buitenkant van Neeltje Jans); enkele waarnemingen van Bruinisse (Grevelingen) en recent (in de zomer massaal) in het Veerse Meer.

Periodiciteit — Hoewel de soort eenjarig is, kunnen individuen elke maand verzameld worden; in de winter echter oude ruwe exemplaren met veel endofytische bruinwieren (*Myrionema* sp.). Voortplanting vooral in zomer en herfst.

West-Europese verspreiding — Van Groot-Brittanië en Zuidwest-Nederland tot Spanje.

Herkomst — Verre Oosten, type van Japan.

Lomentaria hakodatensis Yendo

Eerste vondst: 2004.³⁸

Planten aanvankelijk bolvormige struikjes vormend, later meer uitgebreide zoden tot enkele decimeters in doorsnee, tamelijk stug, bruinrood van kleur. Assen cilindrisch, met vrij regelmatig tegenoverstaande vertakkingen die met elkaar vervlochten raken en ook onderling secundaire verbindingen (anastomosen)

aangaan, tevens veel secundaire vasthechtingen op het substraat of naburige algen. De assen zijn hol, met dwarsschotten ter hoogte van (tamelijk onopvallende) insnoeringen en aan de basis van zijtakken. Individuele thallussegmenten tot ca. 1 mm in diameter. Op doorsnede van binnen naar buiten een medulla van in de lengterichting verlopende dunne filamenten, een parenchymatische cortex van 3 à 4 cellagen en een epidermis die in structuur en celformaat niet veel van de cortex afwijkt. De filamenten van de medulla kunnen kleine bolvormige kliercellen dragen.

Tetrasporangia ontwikkelen binnenwaarts op de bekleding van ronde of meer onregelmatige instulpingen in de thalluswand; sporangia eivormig, ca. $100 \times 75 \mu\text{m}$, tetrahedraal gedeeld. Spermatangia ontwikkelen zich op de epidermiscellen van subapicale thallussecties: aanvankelijk langs de raakvlakken tussen de epidermiscellen, later een vrijwel gesloten laag vormend. Cystocarpen vrijwel bolvormig, zonder hals, tot ca. 1 mm in diameter.

Tot 2011 uitsluitend op Neeltje Jans gevonden, zowel op laagwaterniveau als op pontons en in poelen. Vanaf 2012 ook bij Kattendijke en Wemeldinge, kennelijk nog in een uitbreidingsfase, maar zich langzaam verspreidend. Hetzelfde lijkt zich op grotere schaal langs de Europese kust voor te doen – het totaal aantal waarnemingen is gering, lokaal kan de soort echter abundant zijn.

Periodiciteit — Het gehele jaar voorkomend, planten met gametangia in de tweede helft van het jaar, tetrasporangia waarschijnlijk het hele jaar door.

West-Europese verspreiding — Bretagne³⁹, Basin d' Arcachon¹⁵, Galicia⁴⁰, Asturias.⁴¹

Herkomst — Verre Oosten, type van Japan.

Polysiphonia harveyi J.W.Bailey

Eerste vondst: 1960 (J.G. Roeleveld, in L), hier te lande lange tijd als *Polysiphonia violacea* (Roth) Sprengel bestempeld, de naam (voor Nederlands materiaal) gecorrigeerd in Stegenga.⁴² Tegenwoordig vaak beschouwd als *Neosiphonia harveyi* (Bailey) M.-S.Kim, H.-G.Choi, Guiry & G.W.Saunders.

Planten struikvormig, met basale vasthechting (zelden ook kruipende assen aanwezig) en een enkele hoofdas die echter direct vanaf de basis vele gelijkwaardige zijtakken vormt, tot ca. 10 cm hoog, bruinrood tot zeer donkerrood, in felle zon verblekend tot strokleurig. Segmenten met vier grote pericentrale cellen en soms in oudere delen een onvolledige corticatie. Hoofdas tot ca. 0,5 mm dik, segmenten in alle delen van het thallus ongeveer even lang als breed of korter. Opvallend in de pericentrale cellen is de ligging van de chloroplasten: alleen tegen de radiaire wanden, de perifere wanden blijven daardoor transparant. Primaire vertakking exogeen, alzijdig, met intervallen van (1–)4–7 segmenten. Adventieve zijtakjes ontwikkelen zich frequent vanuit de opvallend grote littekencellen. Trichoblasten meestal op ieder segment (behalve waar – in een vroeg stadium – een zijtak ontwikkelt), maar sterk variabel in grootte en vertakking.

Tetrasporangia in spiraliserende rijtjes in apicale delen van het thallus, bolvormig, tot ca. $85 \mu\text{m}$ in diameter, tetrahedraal gedeeld, met alleen twee lange dekcellen. Mannelijke stichidia ontwikkelend als één arm van de basale vertakking van een trichoblast, langwerpige kegelvormig, tot ca. $200 \times 60 \mu\text{m}$, met ca. 6 fertiele segmenten en een steriele topcel. Cystocarpen aanvankelijk eivormig, later bolvormig tot urnvormig, vrijwel zittend, tot ca. $400 \times 400 \mu\text{m}$; pericarp met tamelijk regelmatige verticale celrijen en een wijde ostiolus omringd door een rand van grote cellen.

Veelal epifytisch op andere soorten algen (*Sargassum*, *Agardhiella*, *Chondrus*, *Grateloupia* en andere). Een zeer algemene soort in getijdewater (Oosterschelde, Westerschelde – Vlissingen tot Ritthem) alsook in stagnant water (Grevelingen, Veerse Meer sinds 2005), maar verdraagt kennelijk slecht een verlaagd zoutgehalte. Wel in de Waddenzee.

Periodiciteit — Kan het hele jaar gevonden worden met voortplantingsorganen (carposporofyten, spermatangia en tetrasporangia), maar heeft een optimum tijdens de zomer.

West-Europese verspreiding — Van Noorwegen tot Spanje.

Herkomst — *Polysiphonia harveyi* is beschreven van oostelijk Noord-Amerika, maar meer recent onderzoek legt de verwantschap van Europees materiaal eerder met een Japanse soort⁴³, zodat mogelijk ook de naam nog moet veranderen. De soort *P. harveyi* is al lang bekend van de Europese kust (sinds laat 19^e eeuw), de late introductie in Nederland kan daarom wellicht een ander genetisch type betreffen.

Polysiphonia senticulosa Harvey

Eerste vondst: 1993 (Stegenga⁴²)

Planten met een uitgebreid kruipend gedeelte en talrijke opgaande assen tot ca. 20(–40) cm hoog, donkerrood. Kruipende filamenten vastgehecht door rhizoiden met digitate hapteren, die in open verbinding staan met pericentrale cellen. Segmenten met vier pericentrale cellen, zonder corticatie. Hoofdassen tot 200 µm in diameter, segmenten van korter dan breed in de thallustoppen tot veel langer dan breed in basale delen. Primaire vertakking exogeen, alzijdig en frequent, vaak om de twee à drie segmenten. Er is een duidelijk onderscheid tussen zijtakken van onbeperkte groei – die het vertakkingspatroon van de hoofdassen herhalen – en zijtakjes van beperkte groei, die (aanvankelijk) onvertakt blijven. Korte zijtakjes met een stekelpunt. Secundaire vertakking endogeen en veel voorkomend, op vrijwel alle delen van het thallus, ook vanuit de zijtakjes van beperkte groei. Vegetatieve trichoblasten schaars, vaak zelfs geheel afwezig.

Tetrasporangia in rechte series in de zijtakjes van beperkte groei. Sporangia afgerond hoekig, vaak iets samengedrukt, ca. 80 µm in grootste diameter, tetrahedraal gedeeld, met alleen twee lange dekcellen. Mannelijke stichidia, één per segment aan de thallustoppen, langwerpige kegelvormig, met een steelcel, ca. 12 fertiele segmenten en een meercellige steriele top, maar zonder andere steriele trichoblastakken. Fertiel deel van het stichidium ca. 325 × 55 µm. Cystocarpen aan de assen van onbeperkte groei, kort gesteeld, urnvormig, ca. 450 µm breed en 550 µm hoog, met zeer uitgesproken hals; pericarp met regelmatige verticale celrijen en een wijde ostiolus omgeven door een ring van grote cellen.

Een soort van laag eulittoraal en sublittoraal en in getijdepoelen. Zeer algemeen in de Oosterschelde en bij Vlissingen, minder algemeen in de Grevelingen en het Veerse Meer. Fertiele tetrasporofyt en (tweehuizige) gametofyten komen voor.

Periodiciteit — Een zeer algemene soort die het hele jaar weliswaar aanwezig is, maar met de sterkste ontwikkeling in de wintermaanden (planten tot 40 cm hoog) en een ‘dip’ in de zomer – de planten zijn dan kleiner, gedrongen en niet fertiel.

West-Europese verspreiding — Tot nu toe in België en Nederland. Recent⁴⁴ is de verwante *Polysiphonia morrowii* Harvey vermeld van Bretagne. Er is wel gesuggereerd dat het in feite om één soort gaat¹, maar de verticale verspreiding van *P. morrowii* loopt (in Frankrijk) tot het hoog eulittoraal, terwijl *P. senticulosa* (in Nederland) slechts weinig boven laagwater-niveau komt.

Herkomst — Westelijk Noord-Amerika; *Polysiphonia morrowii* van Japan. Trouwens ook *P. senticulosa* is naderhand wel van Japan vermeld.

1. F. Mineur, A. le Roux, C.A. Maggs & M. Verlaque. 2014. Positive feedback loop between introductions of non-native marine species and cultivation of oysters in Europe. Conservation

- Biology (DOI: 101111/cobi.12363).
2. D. Haydar. 2010. What is natural? The scale and consequences of marine bioinvasions in the North Atlantic Ocean. Proefschrift, Groningen, 184 pp.
 3. H. Stegenga & I. Mol. 1983. Flora van de Nederlandse Zeewieren. KNNV, Hoogwoud. Nr. 33, 263 pp.
 4. A. Gittenberger, M. Rensing, N. Schrieken & H. Stegenga. 2013. Native and non-native species of hard substrata in the Schleswig-Holstein Wadden Sea. Erzeugenorganisation schleswig-holsteinischer Muschelzüchter e.v. Gimaris report 2013-05, 81 pp.
 5. W. Rabitsch, S. Gollasch, M. Isermann, U. Starfinger & S. Nehring. 2013. Erstellung einer Warnliste in Deutschland noch nicht vorkommender invasiver Tiere und Pflanzen. BfN-Skripten 331: 1–154.
 6. D. Schories, U. Selis & H. Schubert. 2009. Species and synonym list of the German marine macroalgae based on historical and recent records. Rostock Meeresbiol. Beitr. 21: 7–135.
 7. M.D. Guiry. 2012. A catalogue of Irish Seaweeds. A.R.G. Gartner Verlag K.G., 250 pp.
 8. S. Gollasch, D. Haydar, D. Minchin, W.J. Wolff & K. Reise. 2009. Introduced aquatic species of the North Sea coast and adjacent brackish waters. In: G. Rilov & J.A. Crooks (red.) Biological Invasions in Marine Ecosystems. Ecological Studies 204: 507–528.
 9. H. Stegenga. 2002. De Nederlandse zeewierflora: van kunstmatig naar exotisch. Het Zeepaard 62: 13–24.
 10. K.M. Drew. 1928. A revision of the genera *Chantransia*, *Rhodochorton* and *Acrochaetium* with descriptions of the marine species of *Rhodochorton* (Näg.) gen. emend. on the Pacific coast of North America. Univ. Calif. Publ. Bot. 14: 139–224, Pl. 37–48.
 11. H. Stegenga & M. Vroman. 1976. The morphology and life history of *Acrochaetium densum* (Drew) Papenfuss (Rhodophyta, Nemaliales). Acta botanica Neerl. 25: 257–280.
 12. H. Stegenga. 1999. Het roodwier *Agardhiella subulata* in Nederland. Het Zeepaard 59: 54–57.
 13. A. Manghisi, M. Morabito, C. Bertuccio, L. le Gall, A. Couloux, C. Cruaud & G. Genovese. 2010. Is routine DNA barcoding an efficient tool to reveal introductions of alien macroalgae? A case study of *Agardhiella subulata* (Solieriaceae, Rhodophyta) in Cape Peloro lagoon (Sicily, Italy). Cryptogamie, Algologie 31: 423–433.
 14. N.C. Eno, R.A. Clark & W.G. Sanderson. 1997. Non-native marine species in British waters: a review and directory. Joint Nature Conservation Committee, Peterborough. 135 pp.
 15. M. Verlaque, I. Auby, M. Plus, & T. Belsher. 2008. Etude de la flore introduite dans le bassin d'Arcachon. In: PNEC <Lagunes Méditerranéennes> Atelier 2.3 Espèces introduites – Traçabilité des espèces algales introduites en milieu ostréicole. Rapp. CNRS UMR 6540 & Ifremer. 35 pp.
 16. C.A. Maggs & H. Stegenga. 1999. Red algal exotics on North Sea coasts. Helgol. Meeresunters. 52: 243–258.
 17. A. Gittenberger, M. Rensing, H. Stegenga & B. Hoeksema. 2010. Native and non-native species of hard substrata in the Dutch Wadden Sea. Nederlandse Faunistische Mededelingen 33: 21–75.
 18. C.A. Maggs & M.H. Hommersand. 1993. Seaweeds of the British Isles Vol. 3, Part 3A Ceramiales. The Natural History Museum, Londen: HMSO, 444 pp.
 19. H. Stegenga & M. Karremans. 2012. *Trailiella intricata* (eindelijk) in Nederland aangetroffen. Het Zeepaard 72: 47–49.
 20. P.S. Dixon & L.M. Irvine. 1977. Seaweeds of the British Isles. Vol. 1 Rhodophyta. Part 1. Introduction, Nemaliales, Gigartinales. British Museum (Natural History), Londen, 252 pp.
 21. H. Stegenga, S.G.A. Draisma & M. Karremans. 2006. *Caulacanthus ustulatus*, een nieuwe invasiesoort op Neeltje Jans. Het Zeepaard 66: 79–82.
 22. G.C. Zuccarello, J. West & J. Rueness. 2002. Phylogeography of the cosmopolitan red alga *Caulacanthus ustulatus* (Caulacanthaceae, Gigartinales). Phycological Research 50: 163–172.
 23. A. Rio & J. Cabioch. 1988. Apparition du *Caulacanthus ustulatus* (Rhodophyta, Gigartinales) dans la Manche occidentale. Cryptogamie, Algologie 9: 231–234.
 24. F.S. Collins. 1906. *Acrochaetium* and *Chantransia* in North America. Rhodora 8: 189–196.

25. H. Stegenga & M. Karremans. 2013. Het Veerse Meer, op weg naar een ‘normaal’ zout stagnerend water? (met een opmerking over twee soorten *Dasya* in Nederland). *Het Zeepaard* 73: 51–57.
26. V. Peña & I. Barbara. 2006. Revision of the genus *Dasya* (Ceramiales, Rhodophyta) in Galicia (NW Spain) and the addition of a new alien species *Dasya sessilis* Yamada for the European Atlantic coasts. *Anales Jard. Bot. Madrid* 63: 13–26.
27. H. Stegenga. 1997. Een nieuwe Japanse invasie – vooral een systematisch probleem. *Het Zeepaard* 57: 109–113.
28. H.-S. Kim. 2012. Algal Flora of Korea. Vol. 4, Nr. 6. Rhodophyta: Florideophyceae: Ceramiales: Ceramiaceae II (corticated species), Dasyaceae. pp 1–191, fig 1-132. Incheon, National Institute of Biological Researches.
29. I. Barbara, V. Peña & H. Stegenga. 2009. Estructuras sexuales en poblaciones naturales Europeas de la especie aloctona *Heterosiphonia japonica* (Ceramiales, Rhodophyta). *Bol. de la soc. española de ficología* 42: 25–29.
30. K. Sjøtun, V. Husa & V. Peña. 2008. Present distribution and possible vectors of introduction of the alga *Heterosiphonia japonica* (Ceramiales, Rhodophyta) in Europe. *Aquatic Invasions* 3: 377–394.
31. H. Stegenga & M. Karremans. 2011. *Pterocliadiella tenuis*, een nieuwe introductie vanuit het verre oosten. *Het Zeepaard* 71: 31–34.
32. F. Mineur, A. le Roux, H. Stegenga, M. Verlaque & C.A. Maggs. 2012. Four new exotic red seaweeds on European shores. *Biological Invasions* 14: 1635–1641.
33. H. Stegenga & M. Karremans. 2012. *Gelidium vagum*, niet *Pterocliadiella tenuis*: aanvullende mededeling. *Het Zeepaard* 72: 133–135.
34. K.J. Yoon, K.M. Kim, G.H. Boo, K.A. Millar, & S.M. Boo (2014): Mitochondrial *cox1* and *cob* sequence diversities in *Gelidium vagum* (Gelidiales, Rhodophyta) in Korea. *Algae. An international journal of algal research* 29, 1: 15–25.
35. J. Rueness. 2005. Life history and molecular sequences of *Gracilaria vermiculophylla* (Gracilariales, Rhodophyta), a new introduction to European waters. *Phycologia* 44: 120–128.
36. H. Stegenga, M. Karremans & J. Simons. 2006. Zeewieren van de voormalige oesterputten bij Yerseke. *Gorteria* 32: 125–143.
37. H. Stegenga & B.G. Otten. 1997. Recente veranderingen in de Nederlandse Zeewierflora III. Nieuwe vestigingen van soorten in de roodwiergenera *Choreocolax* (Choreocolacaceae), *Grateloupia* (Cryptonemiaceae), *Ceramium* en *Seirospora* (Ceramiaceae). *Gorteria* 23: 69–76.
38. H. Stegenga. 2004. *Lomentaria hakodatensis*, een nieuwe “invasiesoort” in Zeeland. *Het Zeepaard* 64: 145–148.
39. J. Cabioch & F. Magne. 1987. Première observation du *Lomentaria hakodatensis* (Lomentariaceae, Rhodophyta) sur les côtes Françaises de la Manche (Bretagne Occidentale). *Cryptogamie, Algologie* 8: 41–48.
40. I. Barbara & J. Cremades. 1996. Seaweeds of the Ria de A Coruña (NW Iberian Peninsula, Spain). *Botanica Marina* 39: 371–388.
41. C. Lamela, C. Fernandez & J.M. Rico. 2012. Presencia de *Lomentaria hakodatensis* Yendo 1920 (Lomentariaceae, Rhodophyta) en la costa de Asturias (Norte de España). *Acta Botanica Malacitana* 37: 166–167.
42. H. Stegenga. 1998. Nieuw gevestigde soorten van het geslacht *Polysiphonia* (Rhodophyta, Rhodomelaceae) in Zuid-West Nederland. *Gorteria* 24: 149–156.
43. L. McIvor, C.A. Maggs, J. Provan & M.J. Stanhope. 2001. RbcL sequences reveal multiple cryptic introductions of the Japanese red alga *Polysiphonia harveyi*. *Molecular Ecology* 10: 911–919.
44. A. Geoffroy, L. le Gall & C. Destombe. 2012. Cryptic introduction of the red alga *Polysiphonia morrowii* Harvey (Rhodomelaceae, Rhodophyta) in the North Atlantic Ocean highlighted by a DNA barcoding approach. *Aquat. Bot.* 100: 67–71.