



Faculteit Wetenschappen

Vakgroep Biologie

Academiejaar 2003-2004

Taxonomie en biogeografie van wiergemeenschappen in het opwellingsgebied rond Dhofar, Oman.

Pieter Provoost

Promotor: Dr. T. Schils

Copromotor: Prof. Dr. E. Coppejans

Scriptie ingediend tot het behalen
van de graad van Licentiaat in de Biologie,
optie Dierkunde.

Dankwoord

Ik wil in de eerste plaats mijn copromotor Prof. Dr. Eric Coppejans bedanken omdat hij mij de mogelijkheid en de middelen heeft geboden om deze thesis te schrijven. Ik wil hem ook bedanken voor zijn oeverloos enthousiasme tijdens de lessen, waardoor ik geen moment getwijfeld heb om de oversteek te wagen van de opleiding dierkunde naar de Onderzoeksgroep Algologie.

Ook mijn promotor Dr. Tom Schils kan ik niet genoeg bedanken voor het in goede banen leiden van dit onderzoek en in het bijzonder de expeditie naar het onwaarschijnlijk mooie Oman! Bedankt ook voor je onmisbare hulp bij het identificeren van de vele ingezamelde specimens. Ik heb dit jaar onder jouw begeleiding veel bijgeleerd, niet alleen over wieren maar ook over mijzelf.

Heroen, Olivier en Frederik hebben zich het voorbije jaar regelmatig ontpopt tot uitstekende officieuze ad interim begeleiders, waarvoor een welgemeend dankjewel! In het bijzonder wil ik Heroen en Olivier bedanken voor hun hulp bij de moleculaire analyses.

Klaas, mijn studie-, thesis-, duik-, zeil-, boombal-, onderwaterhockey- en toekomstig huisgenoot. Heel erg bedankt voor je steun, enthousiasme en vrolijkheid de voorbije jaren! Bedankt ook om vol zelfopoffering mijn duiken over te nemen wanneer ik weer eens door gezondheidsproblemen gedwongen werd aan de kant te blijven.

I would like to thank Simon Wilson, Robert Baldwin and Chris Mosely for the wonderful welcome at the Whale and Dolphin House and the support during our stay there. My thanks also go out to our guides in Dhofar Mussallem Zeadan Jaboob and Abu Bakar Mahroos and to Rajesh from the Al Shara Hotel in Mirbat.

Thank you Enrico Tronchin, Wilson Freshwater, Olivier, Tom and Heroen for the samples you collected for the molecular analysis! Thank you Michael Wynne for your thoughts on *Codium decortatum* in the Indian Ocean, Mike Guiry for the swift response at the very rare occasion that AlgaeBase went offline and Satoshi Shimada for your ideas on the PCR reactions.

Dankjewel eilandgenoten Griet, Bart, Klaas, Katrijn, Inge, Caroline en Hermien voor de zalige sfeer, de schouderklopjes en jullie schijnbaar onuitputtelijke voorraad ontspanningsformules. Griet verdient een extra bedankje voor de bloempjes die nog altijd mijn bureau sieren. Dankjewel al mijn klasgenootjes voor de fijne jaren hier in Gent, dankjewel al mijn vrienden uit Brugge voor de vele avonturen!

Tine wil ik bedanken voor haar onophoudelijke steun en vriendschap tijdens dit thesisjaar en de jaren daarvoor.

Hanne, bedankt voor alle leuke momenten, de plagerijen en je bezoekjes in Gent. Dat er nog veel mogen volgen!

Bedankt mama en papa, oma en opa, om mij de voorbije 22 jaar te steunen bij (bijna) al mijn beslissingen. Bedankt voor alle kansen die jullie mij gegeven hebben!

Inhoudsopgave

I	Inleiding	1
1	Situering van het studiegebied	1
2	Klimaat en oceanografie van de Arabische Zee	2
3	Kustecosystemen van de Arabische Zee	7
4	Biogeografie van de Arabische Zee	8
5	Overzicht van het algologisch onderzoek in Oman	11
6	Doelstellingen	12
II	Materiaal en methoden	13
1	Inzameling	13
1.1	De staalnameplaatsen	13
1.2	Vegetatie-opnames	16
2	Identificatie	19
2.1	Microscopie	19
2.2	Literatuur en databanken	19
3	Moleculaire fylogenie	20
3.1	DNA extractie	20

3.2	PCR	22
3.3	Sequencing	23
3.4	Fylogenetische analyse	23
4	Biogeografische analyse	25
4.1	Ordinatie	25
4.2	Clusteranalyse	25
4.3	Indicatorsoortenanalyse	26
4.4	Affiniteiten met verafgelegen gebieden	26
III	Resultaten	27
1	Taxonomie	27
1.1	Phaeophyceae	33
1.1.1	Dictyotales	33
1.1.1.1	Dictyotaceae	33
1.1.2	Fucales	36
1.1.2.1	Cystoseiraceae	36
1.1.2.2	Sargassaceae	36
1.2	Rhodophyceae	37
1.2.1	Bonnemaisoniales	37
1.2.1.1	Bonnemaisoniaceae	37
1.2.2	Ceramiales	37
1.2.2.1	Ceramiaceae	37

1.2.2.2	Dasyaceae	39
1.2.2.3	Delesseriaceae	43
1.2.2.4	Rhodomelaceae	46
1.2.3	Corallinales	50
1.2.3.1	Corallinaceae	50
1.2.4	Gelidiales	51
1.2.4.1	Gelidiaceae	51
1.2.5	Gigartinales	57
1.2.5.1	Dumontiaceae	57
1.2.5.2	Gigartinaceae	57
1.2.5.3	Hypneaceae	57
1.2.5.4	Kallymeniaceae	57
1.2.5.5	Rhizophyllidaceae	58
1.2.5.6	Sarcodiaceae	59
1.2.5.7	Solieriaceae	59
1.2.5.8	Peyssoneliaceae	59
1.2.6	Gracilariales	60
1.2.6.1	Gracilariaceae	60
1.2.7	Halymeniales	62
1.2.7.1	Halymeniaceae	62
1.2.7.2	Sebdeniaceae	62
1.2.8	Nemaliales	62
1.2.8.1	Galaxauraceae	62

1.2.9	Plocamiales	63
1.2.9.1	Plocamiaceae	63
1.2.10	Rhodymeniales	64
1.2.10.1	Champiaceae	64
1.2.10.2	Faucheaceae	68
1.2.10.3	Lomentariaceae	68
1.2.10.4	Rhodymeniaceae	68
1.3	Chlorophyceae	69
1.3.1	Bryopsidales	69
1.3.1.1	Bryopsidaceae	69
1.3.1.2	Pseudocodiaceae	69
1.3.1.3	Caulerpaceae	71
1.3.1.4	Codiaceae	72
1.3.2	Cladophorales	76
1.3.2.1	Cladophoraceae	76
1.3.3	Siphonocladales	76
1.3.3.1	Valoniaceae	76
1.3.4	Ulvaes	76
1.3.4.1	Ulvaceae	76
2	Moleculaire fylogenie	77
2.1	Genus <i>Codium</i>	77
2.2	Genus <i>Portieria</i>	79

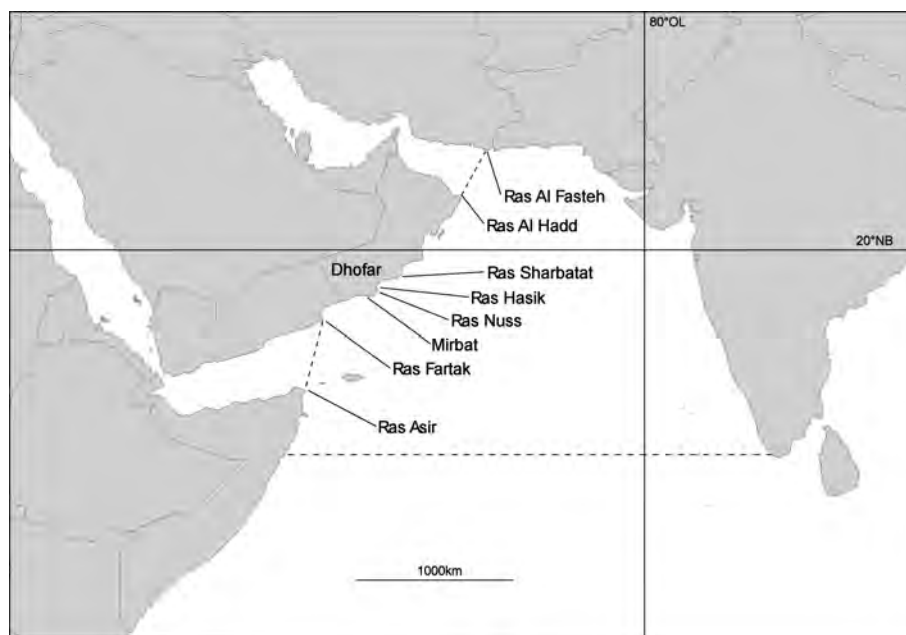
3 Biogeografie	81
3.1 Biomassagegevens	81
3.2 Ordinatie	87
3.3 Clusteranalyse	90
3.4 Indicatorsoortenanalyse	91
3.5 Affiniteiten met verafgelegen gebieden	94
IV Discussie	96
1 Korte bespreking van de biomassagegevens	96
2 Biogeografische karakterisatie van de wiergemeenschappen	97
3 Affiniteiten met verafgelegen gebieden	100
4 Perspectieven	102
4.1 Ecologisch onderzoek in de Arabische Zee	102
4.2 Biogeografisch onderzoek op grotere schaal	102
Samenvatting	103
Summary	105
Referenties	107

Deel I

Inleiding

1 Situering van het studiegebied

De Arabische Zee ligt in de noordelijke Indische Oceaan en bestaat uit de Golf van Aden, de Golf van Oman, de Perzische Golf en de Arabische Zee sensu stricto (LME, 2003). Als zuidelijke grens wordt de breedtelijn van 8°N genomen (Wilson, 2000). De Arabische Zee sensu stricto wordt in het westen begrensd door de Golf van Aden, tussen Ras Asir (11°50'NB, 51°16,9'OL) in Somalië en Ras Fartak (15°35'NB, 52°13,8'OL) in Jemen. In het noorden ligt de grens met de Golf van Oman tussen Ras Al Hadd (22°30'NB, 59°48'OL) in Oman en Ras Al Fasteh (25°04'NB, 61°23'OL) in Iran. De Golf van Oman wordt in het noorden gescheiden van de Perzische Golf door de Straat van Hormuz (Wilson, 2000). Volgens deze definitie grenzen 8 landen aan de Arabische Zee: Somalië, Jemen, Oman, de Verenigde Arabische Emiraten, Iran, Pakistan, India en de Malediven.



Figuur 1: Overzichtskartaal van het noordelijk deel van de Indische Oceaan. De grenzen van de Arabische Zee zijn aangeduid met stippellijn.

Deze studie spitst zich toe op de kust van de zuidelijke provincie Dhofar in Oman. Langs de kust van Dhofar (van Ras Fartak tot Ras Nuss) ligt een kalksteenmassief, met graslandplateaus

(tot 2100 m hoog) die ingesneden zijn door diepe beboste valleien. Verder in het binnenland, in de regenschaduw van het massief, gaan de bergen geleidelijk over in een steenwoestijn. Aan de kant van de kust is er een scherpe overgang tussen het massief en de droge kustvlakte. Door de zeer lage neerslaghoeveelheden in de Arabische regio zijn er geen permanente rivieren in Oman. Bij matige regenval komt het regenwater in de wadi's (droge rivierbeddingen) terecht waar het snel doorsijpelt naar het grondwater. Waar de wadi's de zee bereiken komt het grondwater vaak tot aan het oppervlak, waarbij er brakwaterpoelen (khawrs) gevormd worden. Deze khawrs zijn onder andere belangrijk als voedselgebieden voor trekvogels. Langs de 450 km lange kust van Dhofar zijn er 46 khawrs.

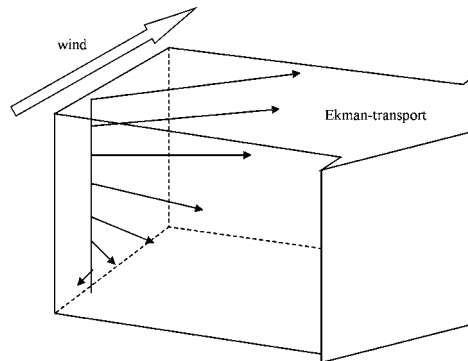
Het continentaal plat is het breedst in het noord-westelijke deel van de Golf van Oman en versmalt in de richting van Ras Al Hadd. Op die plaats bevindt de 2000 m dieptelijn zich 10 tot 20 km van de kust. In zuidelijke richting wordt het continentaal plat geleidelijk aan breder tot een maximum van 150 km ter hoogte van Ras Sharbatat, het meest oostelijke punt van Dhofar. Vanaf daar loopt de rand westwaarts tot Ras Hasik, waar ze opnieuw op minder dan 20 km van de kust ligt.

2 Klimaat en oceanografie van de Arabische Zee

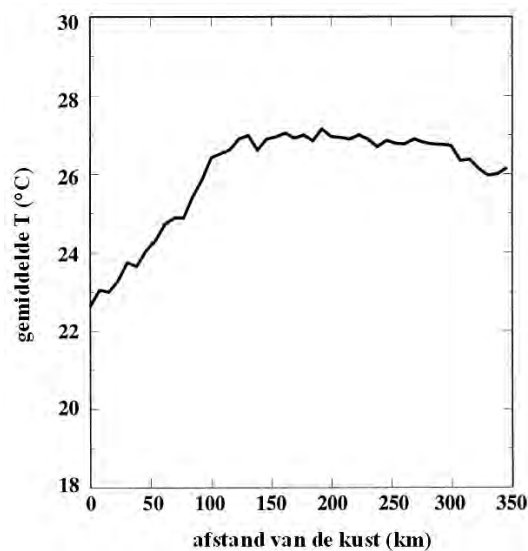
Het Indische moessonsysteem is ongetwijfeld de belangrijkste bepalende factor voor de klimatologie van de Arabische Zee-regio. Tijdens de zomermaanden mei-september resulteert differentiële opwarming boven land en zee in een hogere druk boven de zuidelijke Indische Oceaan en een lagere druk boven Tibet. Dit geeft aanleiding tot een sterke zuid-westenwind over de regio. Vanaf juni ontstaat de Findlater-jet, die met pieken tot 60 km h^{-1} langs de kusten van Somalië en Oman blaast. Deze wind veroorzaakt een sterke oppervlaktestroming (de Somalistroom), met snelheden van $3,7 \text{ m s}^{-1}$ (Düing *et al.*, 1980). Door het Coriolis-effect worden de watermassa's wijzerszin afgebogen, wat zorgt voor een netto transport (Ekman-transport) van de kust weg, tot 150 km ver. Dit water wordt vervangen door kouder en nutriëntenrijk water uit de diepte.

Hierdoor vervijfvoudigen de nitraat- en fosfaat-waarden tot gemiddeld $2 \mu\text{g-at PO}_4\text{-PI}^{-1}$ en $20 \mu\text{g-at NO}_3\text{-NI}^{-1}$ (Savidge *et al.*, 1990). De zeewatertemperatuur daalt een tiental graden tot minder dan 20°C . Tijdens de zuid-west moesson van 1989 werd in de Arabische Zee een watertemperatuur van $15,9^\circ\text{C}$ gemeten (Savidge *et al.*, 1990), terwijl in de Golf van Oman in 1990 een temperatuur van 39°C werd genoteerd, eveneens tijdens de zomermaanden (Salm, 1992).

De aanvoer van nutriënten zorgt voor een spectaculaire verhoging van de primaire productiviteit:

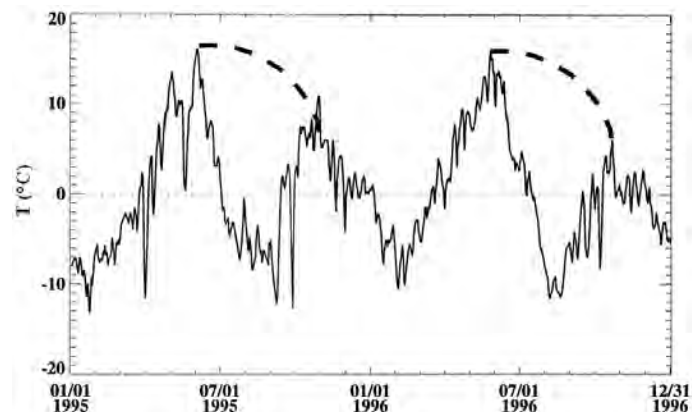


Figuur 2: Ekman-transport. In het noordelijk halfrond bewegen de oppervlakkige waterlagen door het Coriolis-effect onder een hoek van 45° ten opzichte van de windrichting. Ook de dieper gelegen lagen vertonen een afwijking naar rechts. Het netto-watertransport maakt een hoek van 90° met de wind. Naar Pinet (1992).

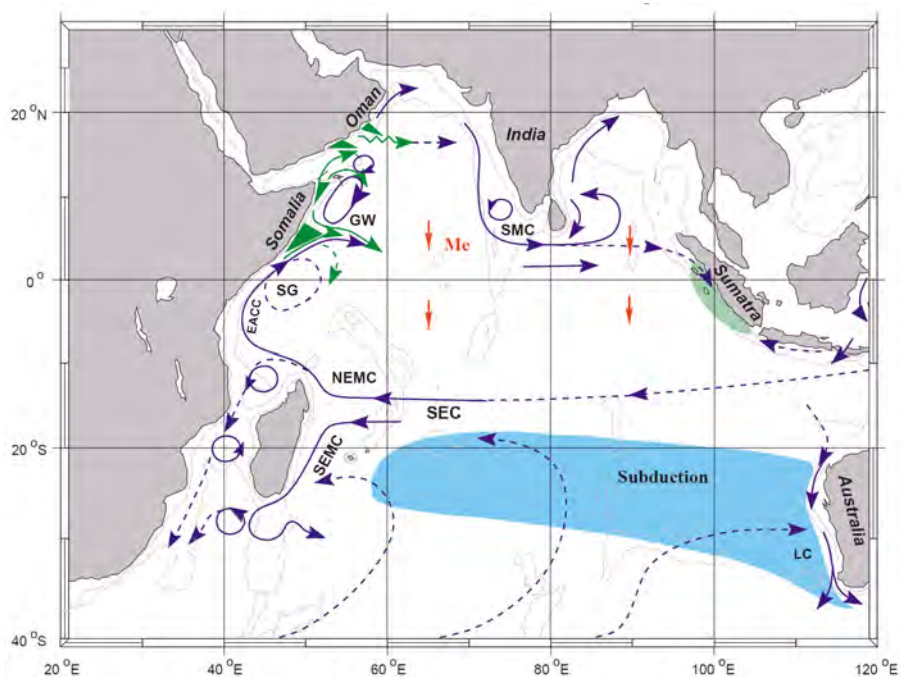


Figuur 3: Gemiddelde zeevatertemperaturen ter hoogte van Ras Madraka tijdens de zuid-west moesson van 1995. De invloed van de opwelling is duidelijk merkbaar tot op 150 km van de kust. Uit Shi (2000).

van $0,1 \text{ g C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ tussen de moessonperiodes naar $1,1 \text{ g C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ tijdens de zuid-west moesson (Brock & McClain, 1992). Madhupratap *et al.* (1996) maakt zelfs melding van $2,5 \text{ g C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ tijdens de zuid-west moesson. Het opwellingswater kan zeer zuurstofarm zijn, aangezien het deels afkomstig is uit de *oxygen minimum layer* (OML) die tussen 100 en 1000 m diepte gelegen is, met zuurstofconcentraties die lager zijn dan $0,1 \text{ mg l}^{-1}$. Indien dit water niet voldoende gemengd wordt met zuurstofrijk oppervlaktewater kunnen grote vissterftes plaatsvinden (Piechura & Sobajh, 1986). De Findlater-jet veroorzaakt ook een minder intense open-ocean-opwelling langs de kust van Oman, tot 400 km van de kust. Over het volledige opwellingsgebied is er een flux van $8 \cdot 10^6 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ op een diepte van 50 m, wat overeen komt met een verticale snelheid van 1 tot 2 m per dag (Longhurst, 1998).



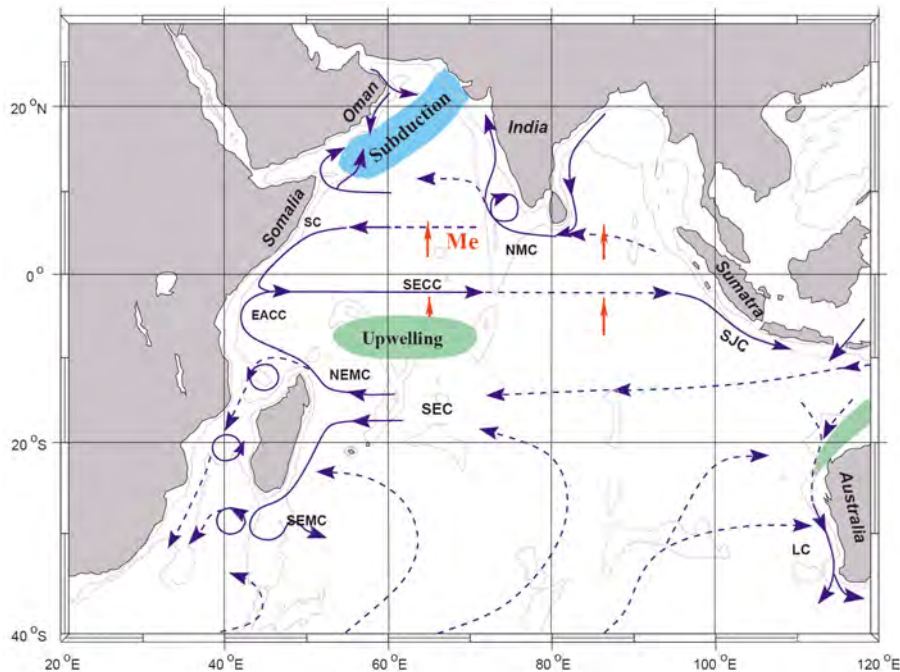
Figuur 4: Afwijking van de gemiddelde oppervlaktewatertemperatuur tussen januari 1995 en december 1996. Uit Shi (2000).



Figuur 5: Schematische voorstelling van de zeestromingen tijdens de zuid-west moesson. Opwelling is aangeduid met groene pijlen, Ekman-transport met rode pijlen. Voorgestelde stromingen: South Equatorial Current (SEC), Northeast and Southeast Madagascar Current (NEMC and SEMC), East African Coast Current (EACC), Somali Current (SC), Southern Gyre (SG) and Great Whirl (GW), Southwest Monsoon Current (SMC) en Leeuwin Current (LC). Uit Schott (2002).

Van december tot februari heerst de minder intense noord-oost moesson. In deze periode is het veel koeler boven het continent, waardoor er een drukgradiënt in de andere richting ontstaat. De noord-oostelijke winden zijn sterk genoeg om de circulatie langs de Arabische kusten om te keren (Shi, 2000). Dit fenomeen is uniek in de wereld (Longhurst, 1998). Ook tijdens de noord-oost moesson wordt een verhoogde primaire productiviteit waargenomen: van 0,1 g C

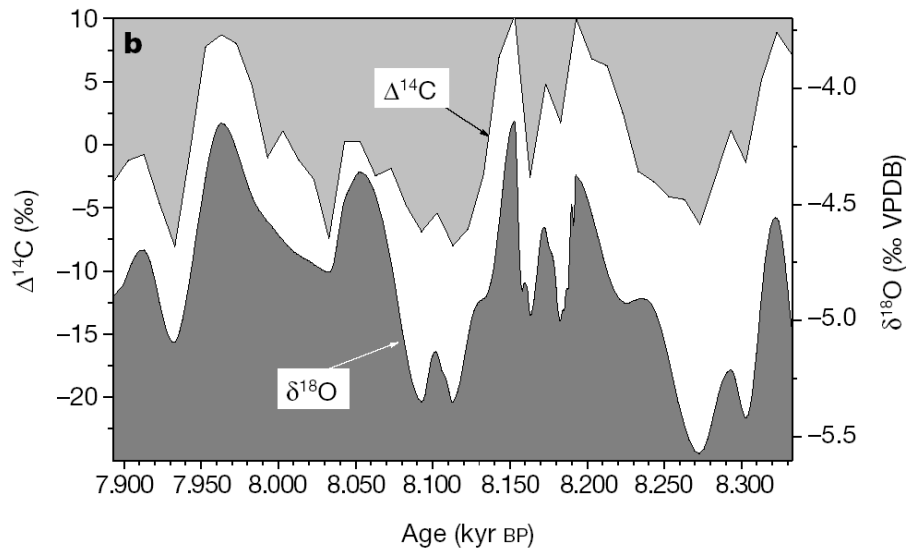
$\text{m}^{-2} \text{d}^{-1}$ tussen de moessonperiodes (Brock & McClain, 1992) naar $0,8 \text{ g C m}^{-2} \text{d}^{-1}$ tijdens de noord-oost moesson (Madhupratap *et al.*, 1996).



Figuur 6: Schematische voorstelling van de zee­stromingen tijdens de noord-oost moesson. Opwelling is aangeduid met groene pijlen, Ekman-transport met rode pijlen. Voorgestelde stromingen: South Equatorial Current (SEC), Northeast and Southeast Madagascar Current (NEMC and SEMC), East African Coast Current (EACC), Somali Current (SC), Southern Gyre (SG) and Great Whirl (GW), Southwest Monsoon Current (SMC) en Leeuw Current (LC). Uit Schott (2002).

De opwelling langs de Arabische kust is niet altijd even intens geweest. Periodes van intense opwelling en de bijhorende verhoogde primaire productiviteit tijdens de zuid-west moesson in de laatste 500.000 jaar vallen samen met interglacialen (Emeis *et al.*, 1995). Deze intense opwelling is een rechtstreeks gevolg van sterkere zuid-west moessons tussen de ijstijden (Emeis *et al.*, 1995; Rostek *et al.*, 1997; Naidu, 1998; Ivanova *et al.*, 2003). De noord-oost moesson daarentegen zou intenser zijn tijdens de ijstijden (Emeis *et al.*, 1995; Rostek *et al.*, 1997; Tamburini *et al.*, 2003). De oppervlaktewatertemperaturen (SSTs) voor de kust van Oman, die aan de hand van de *alkenone C₃₇ unsaturation index* werden gereconstrueerd, waren ondanks de sterkere opwelling $3 - 5^\circ\text{C}$ hoger tijdens de interglacialen (Emeis *et al.*, 1995). Waarschijnlijk wordt de afkoeling van de oppervlaktewateren door opwelling tijdens de interglacialen gemaskeerd door een temperatuursverhoging van het zeewater op grotere schaal. De totale primaire productiviteit was lager tijdens de ijstijden ($210\text{-}270 \text{ g C m}^{-2} \text{ j}^{-1}$) dan tijdens de interglacialen ($250\text{-}320 \text{ g C m}^{-2} \text{ j}^{-1}$) (Ivanova *et al.*, 2003). De productiviteit tijdens de noord-oost moesson was tijdens deze periodes waarschijnlijk relatief hoog door de eolische input van ijzer vanuit het droge continent, de intense wintermoesson en diffusie van fosfor vanuit de sedimentlagen naar de

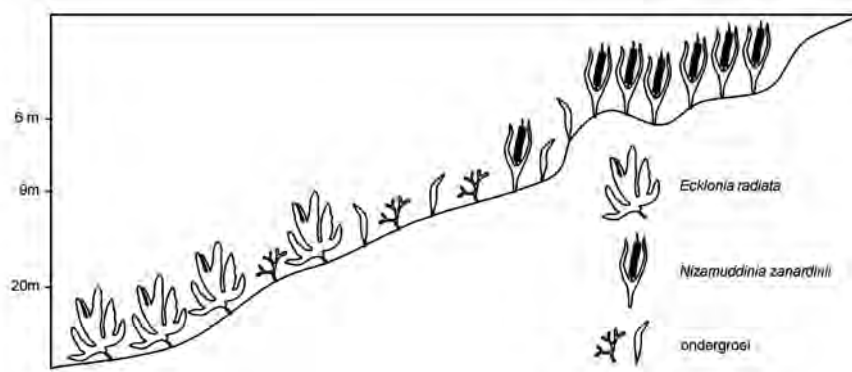
waterkolom (Tamburini *et al.*, 2003). Op een kleinere tijdschaal is er een correlatie gevonden tussen moesson-regenval en zonneactiviteit (Neff, 2001). Regenval en zonneactiviteit werden gereconstrueerd uit respectievelijk de $\delta^{18}\text{O}$ van een stalagmiet in een grot in Oman en de $\Delta^{14}\text{C}$ van de jaarringen van een boom. Er werden statistisch significante cycli gevonden van 220-180, 90, 41, 20 en 12 jaar, en ook verschillende cycli tussen 7 en 2 jaar die mogelijk gerelateerd zijn de met ENSO (El Niño - Southern Oscillation).



Figuur 7: Vergelijking van de $\delta^{18}\text{O}$ van een stalagmiet in een grot in Oman en de $\Delta^{14}\text{C}$ van de jaarringen van bomen. $\delta^{18}\text{O}$ is een maat voor de intensiteit van regenval en $\Delta^{14}\text{C}$ voor de zonneactiviteit. Uit Neff (2001).

3 Kustecosystemen van de Arabische Zee

Langs de Arabische kust zijn verschillende tropische en sub-tropische ecosystemen aanwezig zoals mangroves, koraalgemeenschappen en zeegrasvelden. Gedurende vier maanden per jaar heersen er echter gematigde klimatologische condities langs de kusten van zuidelijk Arabië. Deze bijzondere afwisseling van klimaten zorgt voor een grotere biodiversiteit dan anders mogelijk zou zijn (Wilson, 2000). Zeewatertemperaturen, intense branding en hoge nutriëntenconcentraties zijn waarschijnlijk de belangrijkste limiterende factoren voor de ontwikkeling van koraalgemeenschappen in de Arabische Zee. De bedekkingsgraad van koralen bedraagt meestal slechts 1 tot 5 % (Wilson, 2000). Echte riffen komen niet voor. Bij de aanvang van de zuid-west moesson ontwikkelen zich weelderige algengemeenschappen langs de zuidelijke kusten van Jemen en Oman. De gemeenschappen worden, vooral in de meer beschutte gebieden, gedomineerd door de bruinwieren *Nizamuddinia* en *Sargassum*, die een dik drijvend bladerdek vormen (Barratt & Wrathall, 1986; Schils & Coppejans, 2003). Op meer geëxposeerde plaatsen komt *Nizamuddinia* dominant voor op iets grotere diepte (Barratt & Wrathall, 1986). Ook *Ecklonia radiata* is aanwezig, maar de bijdrage van deze soort aan de ecologie van het systeem zou beperkt zijn (Wilson, 2000). Naast deze dominante soorten is er een diverse ondergroei van roodwieren, groenwieren en kleinere bruinwieren. Een typische zonatie is weergegeven in Figuur 8.



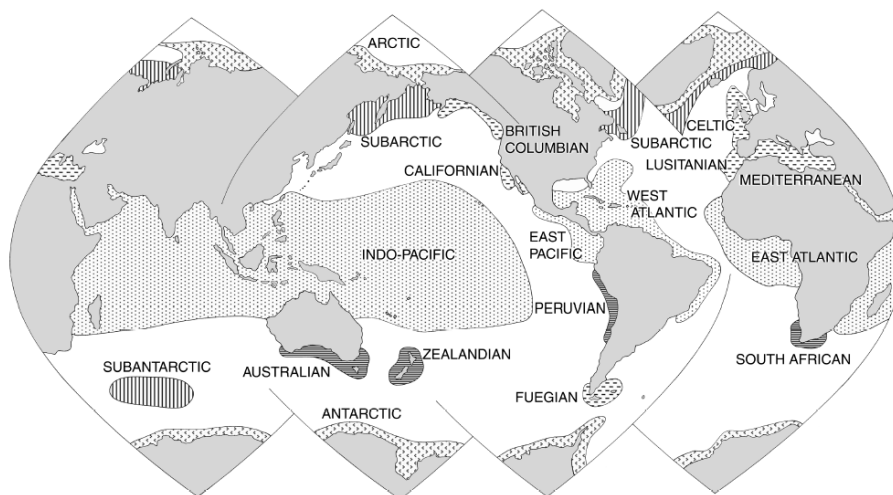
Figuur 8: Typische zonatie van macrowieren tijdens de zuid-west moesson. Naar Barratt & Wrathall (1986).

De productiviteit van dit systeem is zeer hoog tijdens de zomermaanden: ruim $60 \text{ g C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ voor *Nizamuddinia* (Barratt & Wrathall, 1986). In augustus kunnen planten van 0,5 m lang tot 2 cm per dag groeien en over het hele seizoen wordt door de volledige algengemeenschap 0,5 tot 1,4 kg drooggewicht per m^2 geproduceerd. Begin september werd door Barratt & Wrathall (1986) bloei van *Ulva* en *Cladophoropsis* vastgesteld, wat schade veroorzaakte bij *Nizamuddinia*. Halfweg september was reeds de helft van deze wieren losgekomen van het substraat en tegen het einde van oktober bleef slechts 20 % van de begroeiing over. Bij het begin van de moesson zouden de jonge sporofyten van *Nizamuddinia* als pioniers de vestiging van andere soorten verhinderen.

4 Biogeografie van de Arabische Zee

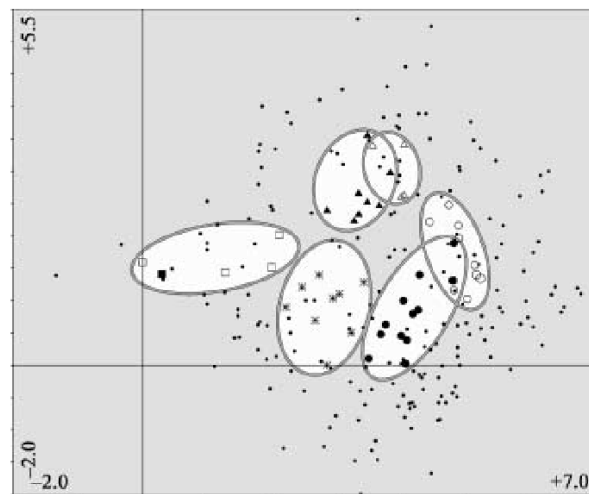
Sheppard (1992) beschouwt de Arabische regio (met de Rode Zee, de Golf van Aden, de Arabische Zee, de Golf van Oman en de Arabische Golf) als één grote biogeografische subregio van de Indische Oceaan. Een verdere indeling van de Arabische regio in verschillende biogeografische subregio's op basis van verschillen in soortenrijkdom is volgens deze auteurs niet verrechtvaardigd. Ook Adey & Steneck (2001) maken geen onderscheid tussen de verschillende zeeën van de Arabische regio en beschouwen het Indo-Pacifische gebied als één thermogeografische regio, wat waarschijnlijk het gevolg is van de lage resolutie van de gebruikte data.

Vermoedelijk is de opwelling in de Arabische Zee de belangrijkste barrière voor soorten afkomstig van de Indische Oceaan, al is er buiten de periode van intense opwelling een grote uitwisseling van warm water met een grote diversiteit aan plankton tussen de Rode Zee en de Indische Oceaan. Een andere mogelijke barrière is de aanwezigheid van zachte substraten in het zuidelijk deel van de Rode Zee, langs de kust van Oman en in de Golf van Oman (Sheppard, 1992).

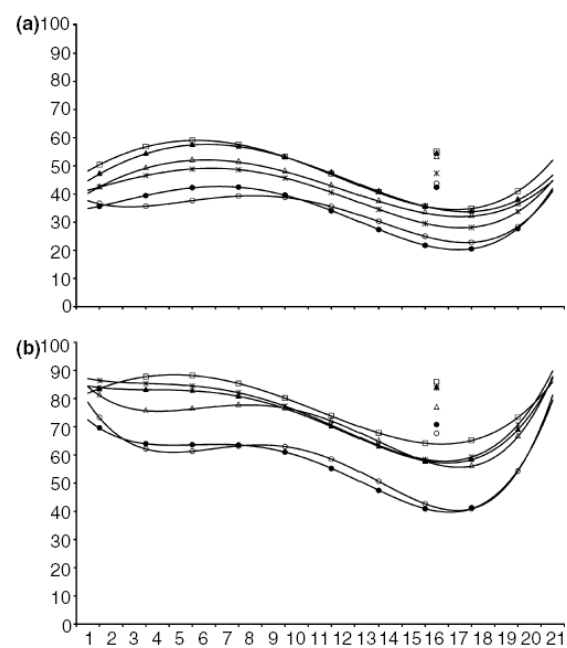


Figuur 9: Thermogeografische regio's. Uit Adey & Steneck (2001).

Schils & Coppejans (2003) hebben echter aangetoond dat er in de Arabische regio een aantal gemeenschappen van macrowieren kunnen onderscheiden worden (zie Figuur 10), waarbij de gemeenschappen die sterk beïnvloed worden door opwelling zeer typisch zijn voor de Arabische Zee. Op basis hiervan beschouwen ze de Arabische Zee *sensu stricto* als een subregio binnen de Indische Oceaan en de Arabische regio. Deze typische gemeenschappen vertonen een hoge affiniteit met verafgelegen gebieden zoals Australië en Zuid-Afrika (zie Figuur 11).

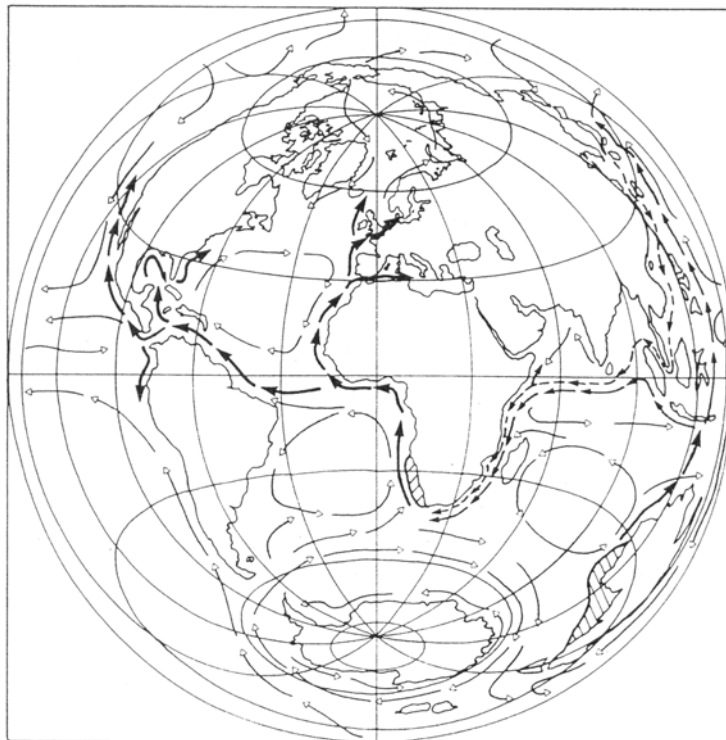


Figuur 10: Wiergemeenschappen van Socotra en Masirah. Opwelling-beschutte sites (▲ en △), opwelling-ge-exposeerde sites (○ en ●), noordelijke entiteit Socotra (*, best beschouwd als subentiteit van de eerste gemeenschap), zeegrassgemeenschappen (□ en ■). Uit Schils & Coppejans (2003).



Figuur 11: Biogeografische affiniteiten van de gemeenschappen van Socotra en Masirah met de flora's van landen gelegen aan de Indische Oceaan. Zuid-Afrika (1), Mozambique (2), Madagascar (3), Réunion (4), Mauritius (5), Tanzania (6), de Seychellen (7), Kenia (8), Somalië (9), Jemen (10), Oman (11), Iran (12), Pakistan (13), Laccadiven (14), Malediven (15), Sri Lanka (16), Bangladesh (17), Andaman (18), Maleisië (19), Indonesië (20) en Australië (21). Uit Schils & Coppejans (2003).

Een hypothese van Hommersand & Fredericq (2003) stelt dat een groot deel van de roodwierflora van de Benguela Marine Province (Zuid-Afrika) ontstaan is in Australasia (Australië en Nieuw-Zeeland) en zich gedurende periodes van minimale glaciatie tijdens het Oligoceen en het Mioceen verspreid heeft langs West-Antarctica, tot Antarctica ongeveer 6 miljoen jaar geleden volledig geïsoleerd werd door de West Wind Drift. Een andere component van die flora zou Zuid-Afrika bereikt hebben via de noordelijke Indische Oceaan tijdens periodes in het Mioceen met lagere temperaturen in de tropen (Hommersand, 1986; Hommersand & Fredericq, 2003). Deze noordelijke dispersieroute is een mogelijke verklaring voor de hoge similariteit tussen de gemeenschappen van de Arabische Zee, Australië en Zuid-Afrika. Via dezelfde route zou er ook een migratie van soorten plaatsgevonden hebben van Australasië naar Japan en van Japan naar Zuid-Afrika. Volgens een andere hypothese aangehaald door (Hommersand, 1986) zouden de verwante soorten van Zuid-Afrika en Australië vicariante relictten zijn van soorten die ooit een continue distributie hadden langsheen de kusten van Gondwanaland (Norris & Aken, 1985). Affiniteiten met de Oost-Aziatische kust zouden het gevolg zijn van het transport van soorten door de noordelijke beweging van het Indische subcontinent. Volgens dit model zouden de relaties tussen de flora's van Zuid-Afrika en Australië dateren van het Krijt (Hommersand, 1986).



Figuur 12: Mogelijke migratieroutes tijdens het Mioceen van wieren van Australië naar Zuid-Afrika en naar Japan (fijne volle pijlen) en van Japan naar Zuid-Afrika (onderbroken pijlen). Uit Hommersand (1986).

5 Overzicht van het algologisch onderzoek in Oman

Tot halweg de twintigste eeuw was weinig geweten over de algen van zuidelijk Arabië (Newton, 1953). Newton (1953) vermeldt een tiental soorten die langs de kust van Oman en rond de Kurai Murai eilanden ingezameld werden tijdens de John Murray Expedition (1933-1934). Dit werk bevat ook een lijst van dertig soorten die door W. Lunt verzameld werden tijdens de Theodore Bents Hadramout Expedition (1893-1894). Deze lijst is overgenomen uit Agardh (1894). Eind de jaren '80 verschijnen enkele taxonomische artikels over de algen van Jemen (Banaimoon, 1986, 1988; Wynne, 1990) en een studie van de ecologie van *Nizamuddinia* en *Ecklonia* langs de zuidkust van Oman (Barratt & Wrathall, 1986). Uit deze publicaties blijkt dat er zowel langs de kusten van Jemen als van Dhofar seizoenaal een dichte begroeiing van macrowieren ontstaat. Ormond & Banaimoon (1994) gaan dieper in op de ecologie van de intertidale gemeenschappen langs de zuidkust van Jemen. In dit artikel wordt melding gemaakt van een duidelijk seizoenaal patroon in de wiergroei, waarbij de meeste algemene soorten hun maximale groei bereiken bij het einde van de zomer terwijl andere soorten enkel in de lente aanwezig zijn. Op verschillende sites werd een gelijkaardige zonatie waargenomen in het intertidaal. Cordero (1993) stelt een eerste soortenlijst met vijftig taxa op voor de Golf van Oman. Vanaf halweg de jaren '90 verschijnen regelmatig publicaties met nieuwe soorten en nieuwe soortswaarnemingen van Oman (Nizamuddin & Campbell, 1995; Schils & Coppejans, 2002; Wynne, 1998; Wynne & Jupp, 1998; Wynne, 1999a,b, 2000, 2001a,b,c; Wynne & Leliaert, 2001; Wynne, 2002a,b; Wynne & de Jong, 2002; Wynne, 2003a,b,c).

6 Doelstellingen

Het doel van deze verkennende studie is een inventarisatie en biogeografische karakterisatie van de rijke intertidale en subtidale (tot 10m diepte) wiergemeenschappen van enkele baaien in de zuidelijke provincie Dhofar van het Sultanaat Oman. De inventarisatie gebeurt door middel van vegetatieopnames waarbij voor elke aangetroffen soort de bedekkingsgraad en de biomassa bepaald wordt. Aan de hand van multivariate analysetechnieken (ordinatie en clusteranalyse) worden de gemeenschappen van Dhofar vergeleken met die van de Socotra archipel, het eiland Masirah en de Golf van Oman. De biogeografische affiniteit van het onderzoeksgebied met andere kustgebieden van landen en eilanden in de Indische Oceaan wordt bepaald aan de hand van de Simpson-coëfficiënt.

Deel II

Materiaal en methoden

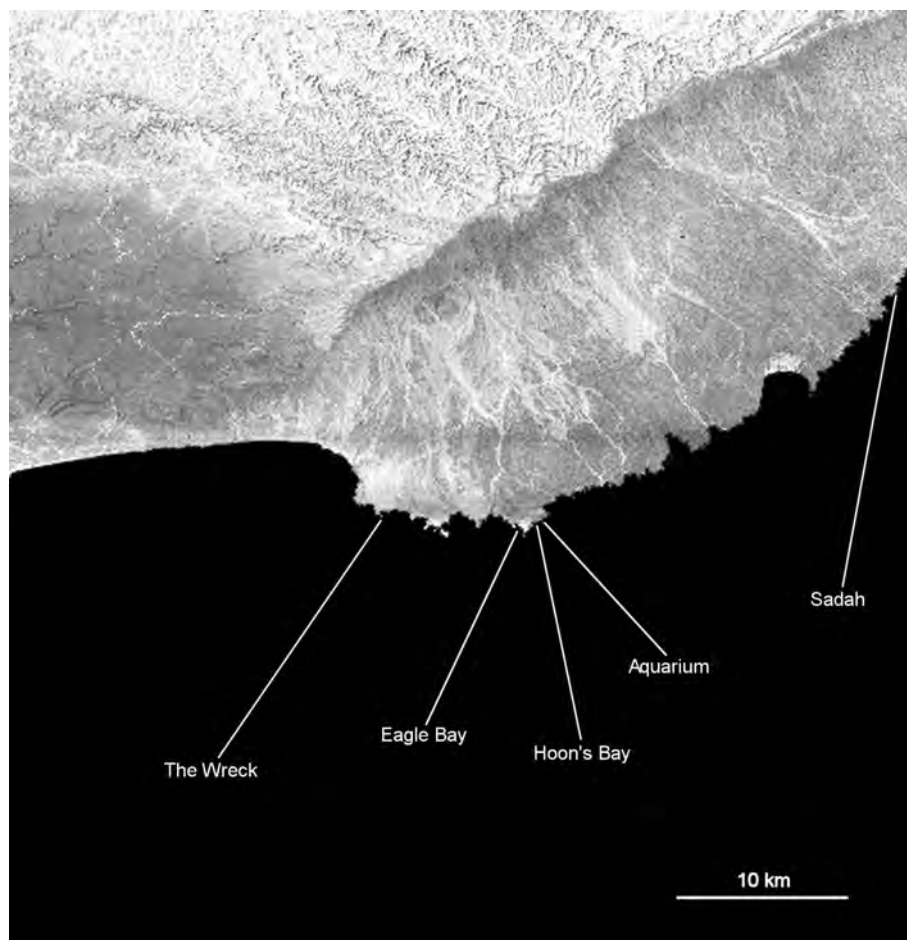
1 Inzameling

1.1 De staalnameplaatsen

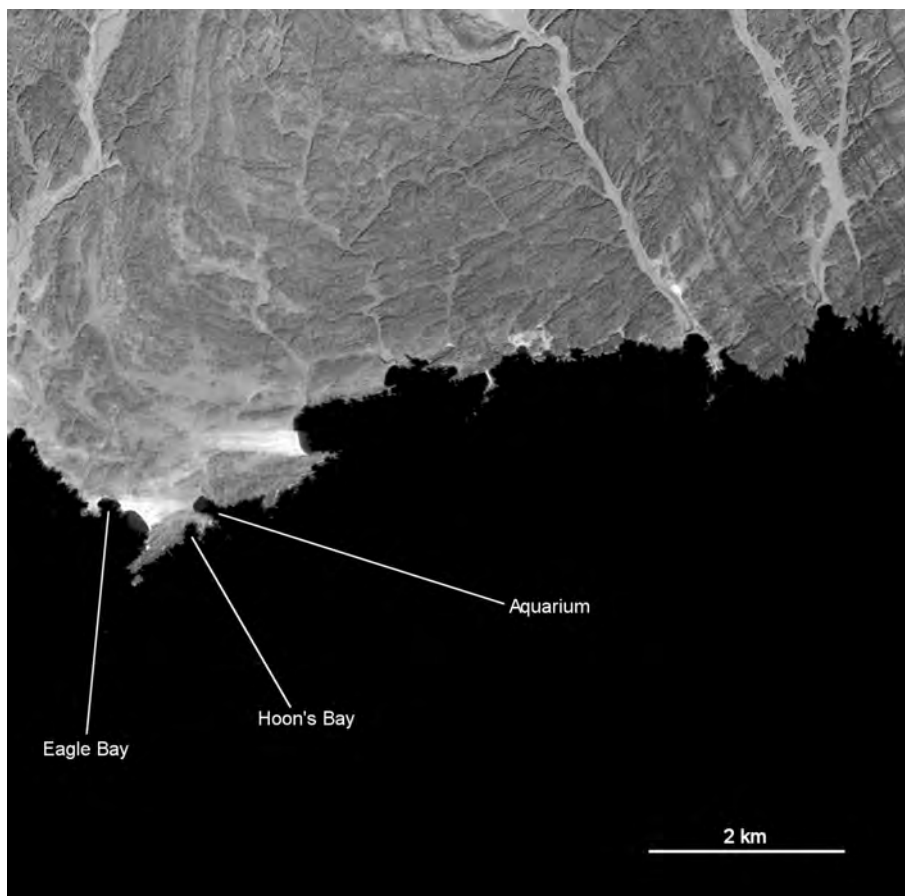
Het terreinwerk in functie van deze studie vond plaats in september en oktober 2003 in de zuidelijke regio Dhofar van het sultanaat Oman. De wieren werden verzameld in zes baaien ten oosten van het stadje Mirbat: The Wreck, Eagle Bay, Hoon's Bay, Aquarium en twee baaien ter hoogte van Sadah (zie Tabel 1, Figuur 13 en Figuur 14).

Tabel 1: Codes en coördinaten van de staalnameplaatsen

staalnameplaats	code	coördinaten
The Wreck	ssDHO001	16,96755 NB 54,70674 OL
Eagle Bay	ssDHO002	16,94554 NB 54,79241 OL
Aquarium	ssDHO003	16,94555 NB 54,80634 OL
Hoon's Bay	ssDHO004	16,94288 NB 54,80427 OL (oostelijke zijde baai) 16,94304 NB 54,80287 OL (westelijke zijde baai)
Sadah	ssDHO005	17,06118 NB 55,09287 OL



Figuur 13: Satellietbeeld van het gebied ten oosten van Salah, met aanduiding van de baaien die voor deze studie bemonsterd werden.



Figuur 14: Detailopname van drie van de bestudeerde baaien.

1.2 Vegetatie-opnames

De vegetatieopnames gebeurden volgens de willekeurige kwadranten methode (Keith, 2000). Per site werden op drie verschillende dieptes (intertidaal, 5m diepte en 10m diepte) telkens drie kwadranten van 0,25 m² bemonsterd. Voor elk kwadrant werd op het terrein de soortensamenstelling en de bedekkinggraad per soort genoteerd op een voorgedrukt formulier (zie Figuur 15). De bedekkinggraad per soort werd bepaald aan de hand van de gecombineerde schatting volgens Braun-Blanquet (Schaminée *et al.*, 1995), waarbij zowel de bedekking als het aantal individuen in rekening wordt gebracht (zie Tabel 2).

Tabel 2: De gecombineerde schatting volgens Braun-Blanquet (Schaminée *et al.*, 1995)

aantal individuen	bedekking	code
zeer weinig	<5%	r
weinig	<5%	+
talrijk	<5%	1
zeer talrijk	<5%	2
of willekeurig	5-25%	
willekeurig	25-50%	3
willekeurig	50-75%	4
willekeurig	75-100%	5

Vervolgens werden alle wieren binnen het kwadrant afgeschraapt en ingezameld. In het veldlabo werden de wieren gesorteerd, en per soort werd met een dynamometer het versgewicht bepaald. Elke ingezameld staal kreeg een code toegekend. Elke code begint met DHO (afkorting van Dhofar) en eindigt met een chronologisch volgnummer. Van de meeste soorten werden enkele specimens gefixeerd in een 5% formaldehyde-zeewateroplossing, gedroogd als herbariumspecimens of bewaard in silicagel voor moleculaire analyse. De herbariumspecimens werden gedeponereerd in het herbarium van de onderzoeksgroep Algologie (Herbarium Universiteit Gent, Krijgslaan 281, 9000 Gent, België).

Een overzicht van alle inzamelingen (geordend per staalnameplaats) wordt gegeven in Tabel 3.

Date	Hour of rec.	Tide	Depth			
Place & Transect		GPS position				
		Photos				
		Quadr. No.				
No	Species (incl. animals)	Lay.	Br.-Bl.	Fen.	Soc.	FW (g)
1.						
2.						
3.						
4.						
5.						
6.						
7.						
8.						
9.						
10.						
11.						
12.						
13.						
14.						
15.						
16.						
17.						
18.						
19.						
20.						
21.						
22.						
23.						
24.						
25.						
Sal.	Temp.	Swell				
Secchi	Nutr. container No.					
Slope	Sand cover	Zone width				
Substrate						
General veg. struct.						

Remarks (dominant species; additional collections, e.g. Corallinales; additional observations)

Figuur 15: Het formulier dat gebruikt werd om onder water de soortensamenstelling van de kwadraten en de bedekkingsgraden van de wieren te noteren.

Tabel 3: Overzicht van alle inzamelingen, geordend per staalnameplaats.

The Wreck			
diepte	kwadrant	datum	stalen
intertidaal	1	29 september 2003	DHO272-DHO279
intertidaal	2	29 september 2003	
intertidaal	3	29 september 2003	DHO271
5m	1	23 september 2003	DHO47-DHO52
5m	2	23 september 2003	DHO53-DHO60
5m	3	23 september 2003	DHO61-DHO66
10m	1	27 september 2003	DHO192-DHO202
10m	2	27 september 2003	DHO203-DHO212
10m	3	27 september 2003	DHO213-DHO216
losse inzamelingen		22 september	DHO1-DHO34
		23 september 2003	DHO67-DHO76
		27 september 2003	DHO217-DHO223
		29 september 2003	DHO284
		2 oktober 2003	DHO387
Eagle Bay			
intertidaal	1	29 september 2003	DHO281-DHO283
intertidaal	2	29 september 2003	
intertidaal	3	29 september 2003	DHO280
5m	1	30 september 2003	DHO299-DHO314
5m	2	30 september 2003	DHO285-DHO296
5m	3	1 oktober 2003	DHO340-DHO354
10m	1	1 oktober 2003	DHO360-DHO367
10m	2	1 oktober 2003	DHO355-DHO359
10m	3	1 oktober 2003	DHO329-339
losse inzamelingen		22 september 2003	DHO35-DHO39
		30 september 2003	DHO297-DHO298
		30 september 2003	DHO324
		1 oktober 2003	DHO368-DHO375
Aquarium			
losse inzamelingen		22 september 2003	DHO40-DHO46
Hoon's Bay			
intertidaal	1	28 september 2003	
intertidaal	2	28 september 2003	
intertidaal	3	28 september 2003	
5m	1	28 september 2003	DHO224-DHO227
5m	2	30 september 2003	DHO325-DHO328
5m	3	30 september 2003	DHO315-DHO323
10m	1	28 september 2003	DHO237-DHO249
10m	2	28 september 2003	DHO228-DHO236
10m	3	28 september 2003	DHO250-DHO265
losse inzamelingen		24 september 2003	DHO77-DHO129
		24 september 2003	DHO130-DHO141
		25 september 2003	DHO142-DHO156
		28 september 2003	DHO266-DHO267
			DHO268-DHO270
Sadah			
losse inzamelingen		26 september 2003	DHO157-DHO182
		26 september 2003	DHO183-DHO191

2 Identificatie

In het laboratorium in Gent werden de wieren opnieuw onderzocht en waar nodig werd de veldidentificatie gecorrigeerd.

2.1 Microscopie

Voor het identificeren van de wieren werden twee microscopen (Reichert 300108 en type Olympus BX51) en twee binoculaire loupes (Wild M7 en Leica Wild M10) gebruikt. De microscopen werden geijkt met behulp van een ijkplaatje.

Microscopische coupes werden gemaakt met een scheermesje en gekleurd met oplossing van 1% aniline blauw in gedistilleerd water. Voor het maken van vaste preparaten werden de coupes ingebed in een oplossing van 50% Karo[®] en een kleine hoeveelheid formaldehyde in gedistilleerd water.

Voor fotografische opnamen werd een digitale camera (type Olympus DP50) gemonteerd op de microscoop (type Olympus BX51) of op de binoculaire loupe (type Leica Wild M10). De opnames werden geregistreerd met Viewfinder Lite versie 1.0 (Pixera Corporation, 2000). Herbariumspecimens werden ingescand met een HP Scanjet 3670 scanner. De beelden werden verder bewerkt en voorzien van een schaal met Paint Shop Pro versie 7 (Jasc Software, 2001).

2.2 Literatuur en databanken

De onderzoeksgroep algologie beschikt over een uitgebreide verzameling boeken en tijdschriften. De databank van deze bibliotheek werd geraadpleegd met Procite versie 5 (ISI ResearchSoft, 1999). Veel literatuur werd op het internet geraadpleegd via Web of Science (ISI Web of Knowledge, 1999).

Veel gebruikte werken zijn Jaasund (1976), Silva (1986), Stegenga *et al.* (1997), Womersley (1984, 1987, 1994, 1996, 1998) en Yoshida (1998).

Verder werd gebruikt gemaakt van enkele online databanken en databanken beschikbaar via het netwerk van de onderzoeksgroep algologie: AlgaeBase (Guiry & Nic Dhonncha, 2004), Catalogue of the Benthic Marine Algae of the Indian Ocean (Silva *et al.*, 1999), GenBank (NCBI, 2004), PhycoBase en RelevéBase.

3 Moleculaire fylogenie

Om de verwantschappen tussen specimens uit Oman en gelijkaardige specimens uit verafgelegen gebieden na te gaan, werden er twee moleculair fylogenetische analyses uitgevoerd: één binnen het genus *Portieria* en één binnen het genus *Codium*. Een overzicht van de geïncorporeerde specimens wordt gegeven in Tabel 4 (*Portieria*) en Tabel 5 (*Codium*).

Tabel 4: Specimens die geïncorporeerd werden in de moleculair fylogenetische analyse binnen het genus *Portieria*.

soort	lokatie	bron	GenBank nummer (of code)
<i>Calliblepharis fimbriata</i>	loc. ind.	Hommersand & Fredericq (2003)	AF385654
<i>Craspedocarpus erosus</i>	loc. ind.	Hommersand & Fredericq (2003)	AF385657
<i>Portieria</i> sp.	Kaalawai, Oahu, Hawai	deze studie	(ODC906)
<i>Portieria hornemannii</i>	loc. ind.	Fredericq <i>et al.</i> (1999)	AF212185
<i>Portieria hornemannii</i>	Logon Bay, Malapascua, Filipp.	deze studie	(HV584)
<i>Portieria hornemannii</i>	Olango Island, Filippijnen	deze studie	(HV646)
<i>Portieria hornemannii</i>	Palm Beach, Kwazulu-Natal, RSA	deze studie	(KZNb2341)
<i>Portieria hornemannii</i>	The Bluff, Durban, RSA	deze studie	(KZN2295)
<i>Portieria hornemannii</i>	Isipingo, RSA	deze studie	(KZN2310)
<i>Portieria japonica</i>	Hoon's Bay, Dhofar, Oman	deze studie	(DHO135)
<i>Portieria japonica</i>	Hoon's Bay, Dhofar, Oman	deze studie	(DHO140)
<i>Portieria japonica</i>	Sadah, Dhofar, Oman	deze studie	(DHO171)
<i>Portieria japonica</i>	Tokawa, Chiba Pref., Japan	Freshwater <i>et al.</i> (1994)	U04215
<i>Portieria japonica</i>	loc. ind.	Fredericq <i>et al.</i> (1996)	U26825

3.1 DNA extractie

Totaal genoom extracten werden bekomen met het EDTA + SDS (ethyleen-diaminetetra-acetaat + natrium dodecyl sulfaat) extractie protocol van Kooistra (2002).

Vervolgens werd een KAc (kalium acetaat) zuivering uitgevoerd. Daarbij werd 230 μ l KAc (5 M) toegevoegd aan het Eppendorf cupje met het product van de eerste extractiestap. Het Eppendorf cupje werd gedurende 30 minuten afgekoeld tot -20°C en vervolgens gedurende 30 minuten gecentrifugeerd bij 16000 g. De waterige fase werd overgebracht in een nieuw Eppendorf cupje.

Daarna werd een PCIA (fenol-chloroform-isoamyl alcohol) zuivering uitgevoerd. Er werd 600 μ l PCIA (24:1:1) toegevoegd aan het Eppendorf cupje, waarna het gedurende 30 minuten werd gecentrifugeerd bij 16000 g. De waterige fase werd overgebracht in een nieuw Eppendorf cupje.

Tenslotte werd een CIA (chloroform-isoamyl alcohol) zuivering uitgevoerd. Er werd 500 μ l CIA (24:1) toegevoegd aan het Eppendorf cupje, waarna het gedurende 30 minuten werd gecentrifugeerd bij 16000 g. De waterige fase werd overgebracht in een nieuw Eppendorf cupje.

Tabel 5: Specimens die geïncubeerd werden in de moleculair fylogenetische analyse binnen het genus *Codium*.

soort	lokatie	bron	GenBank nummer (of code)
<i>Bryopsis maxima</i>	loc. ind.	Kono <i>et al.</i> (1991)	X55877
<i>Bryopsis plumosa</i>	loc. ind.	Woolcott <i>et al.</i> (1999)	AF212145
<i>Codium arabicum</i>	Amami, Kagoshima Pref., Japan	Shimada <i>et al.</i> (2004)	AB102986
<i>Codium arabicum</i>	Ogasawara Is., Tokyo, Japan	Shimada <i>et al.</i> (2004)	AB102989
<i>Codium arabicum</i>	Oman	deze studie	(DHO218)
<i>Codium barbatum</i>	Susaki, Kochi Pref., Japan	Shimada <i>et al.</i> (2004)	AB103007
<i>Codium barbatum</i>	Tomioka, Kumamoto Pref., Japan	Shimada <i>et al.</i> (2004)	AB103008
<i>Codium capitulatum</i>	Susaki, Kochi Pref., Japan	Shimada <i>et al.</i> (2004)	AB102962
<i>Codium capitulatum</i>	Kagoshima, Kagoshima Pref., Japan	Shimada <i>et al.</i> (2004)	AB102964
<i>Codium contractum</i>	Tsuyazaki, Fukuoka Pref., Japan	Shimada <i>et al.</i> (2004)	AB102995
<i>Codium contractum</i>	Tamioka, Kumamoto Pref., Japan	Shimada <i>et al.</i> (2004)	AB102996
<i>Codium cylindricum</i>	Tateyama, Chiba Pref., Japan	Shimada <i>et al.</i> (2004)	AB103026
<i>Codium cylindricum</i>	Tomioka, Kumamoto Pref., Japan	Shimada <i>et al.</i> (2004)	AB103029
<i>Codium dimorphum</i>	Himi, Toyama Pref., Japan	Shimada <i>et al.</i> (2004)	AB103015
<i>Codium dimorphum</i>	Shimoda, Shizuoka Pref., Japan	Shimada <i>et al.</i> (2004)	AB103018
<i>Codium dwarkense</i>	Oman	deze studie	(DHO7)
<i>Codium dwarkense</i>	Oman	deze studie	(DHO217)
<i>Codium duthieae</i>	Zuid-Afrika	deze studie	(KZN2K4 1)
<i>Codium duthieae</i>	Oman	deze studie	(DHO3)
<i>Codium duthieae</i>	Oman	deze studie	(DHO8)
<i>Codium fragile</i>	Shimoda, Shizuoka Pref., Japan	Shimada <i>et al.</i> (2004)	AB103019
<i>Codium fragile</i>	Tateyama, Chiba Pref., Japan	Shimada <i>et al.</i> (2004)	AB103021
<i>Codium fragile</i>	loc. ind.	Shimada <i>et al.</i> (2004)	M67453
<i>Codium hubbsii</i>	Shimoda, Shizuoka Pref., Japan	Shimada <i>et al.</i> (2004)	AB102973
<i>Codium hubbsii</i>	Miura, Kanagawa Pref., Japan	Shimada <i>et al.</i> (2004)	AB102976
<i>Codium inerme</i>	Awaji Is., Hyogo Pref., Japan	Shimada <i>et al.</i> (2004)	AB103022
<i>Codium inerme</i>	Minatoura, Kochi Pref., Japan	Shimada <i>et al.</i> (2004)	AB103023
<i>Codium intricatum</i>	Shimoda, Shizuoka Pref., Japan	Shimada <i>et al.</i> (2004)	AB102992
<i>Codium intricatum</i>	Tomioka, Kumamoto Pref., Japan	Shimada <i>et al.</i> (2004)	AB102994
<i>Codium latum</i>	Shimoda, Shizuoka Pref., Japan	Shimada <i>et al.</i> (2004)	AB103002
<i>Codium latum</i>	Kagoshima, Kagoshima Pref., Japan	Shimada <i>et al.</i> (2004)	AB103004
<i>Codium latum</i>	Oman	deze studie	(DHO1)
<i>Codium lucasii</i>	Kushimoto, Wakayama Pref., Japan	Shimada <i>et al.</i> (2004)	AB102981
<i>Codium lucasii</i>	Tanega Is., Tagoshima Pref., Japan	Shimada <i>et al.</i> (2004)	AB102982
<i>Codium lucasii</i>	Japan	Hanyuda <i>et al.</i> (2000)	AB038481
<i>Codium minus</i>	Susaki, Kochi Pref., Japan	Shimada <i>et al.</i> (2004)	AB102960
<i>Codium minus</i>	Cape of Sata, Kagoshima Pref., Japan	Shimada <i>et al.</i> (2004)	AB102959
<i>Codium platylobium</i>	Shelly Beach, Zuid-Afrika	deze studie	
<i>Codium cf. platylobium</i>	Oman	deze studie	(DHO9)
<i>Codium pseudolatium</i>	Susaki, Kochi Pref., Japan	Shimada <i>et al.</i> (2004)	AB103006
<i>Codium repens</i>	Tatsukushi, Kochi Pref., Japan	Shimada <i>et al.</i> (2004)	AB102999
<i>Codium repens</i>	Yonaguni Is., Okinawa Pref., Japan	Shimada <i>et al.</i> (2004)	AB103000
<i>Codium spongiosum</i>	Tosashimizu, Kochi Pref., Japan	Shimada <i>et al.</i> (2004)	AB102978
<i>Codium spongiosum</i>	Tomioka, Kumamoto Pref., Japan	Shimada <i>et al.</i> (2004)	AB102979
<i>Codium subtubulosum</i>	Shimoda, Shizuoka Pref., Japan	Shimada <i>et al.</i> (2004)	AB102997
<i>Codium subtubulosum</i>	Nemoto, Chiba Pref., Japan	Shimada <i>et al.</i> (2004)	AB102998
<i>Codium yezoenze</i>	Akkeshi, Hakkaido, Japan	Shimada <i>et al.</i> (2004)	AB103024
<i>Derbesia marina</i>	loc. ind.	Woolcott <i>et al.</i> (1999)	AF212142

Het DNA werd verder opgezuiverd met behulp van het Wizard[®] DNA Clean-Up System, volgens de instructies van de producent.

3.2 PCR

Voor de amplificatie van het *rbcL* gen werden met behulp van Web Primer (*Saccharomyces* Genome Database, 2004) vier *Codium*-specifieke primers ontworpen door Heroen Verbruggen (Onderzoeksgroep Algologie, Universiteit Gent). De smeltemperaturen werden berekend met NetPrimer (PREMIER Biosoft, 2004).

Tabel 6: Oligonucleotide primers gebruikt voor PCR amplificatie en sequenering

code	F/R	5'-3'	gebruik	bron
<i>rbcL</i> -PF	forward	AACTGAAACTAAAGCAGGTGCAG	amplificatie	Heroen Verbruggen, pers. med.
<i>rbcL</i> -PR	reverse	GCATRATAATAGGTACGCCRAA	amplificatie	Heroen Verbruggen, pers. med.
<i>rbcL</i> -SF	forward	GGWTCCKGTTACWAATTTATTTAC	sequenering	Heroen Verbruggen, pers. med.
<i>rbcL</i> -SR	reverse	AATAGTACARCCTAATARTGGAC	sequenering	Heroen Verbruggen, pers. med.

De *forward* en *reverse* PCR primers hechten aan op respectievelijk posities 12 tot 34 (*rbcL*-PF) en 799 tot 778 (*rbcL*-PR) ten opzichte van *Codium fragile rbcL* sequentie M67453. De *forward* en *reverse internal sequencing primers* hechten aan op respectievelijk posities 331 tot 353 (*rbcL*-SF) en 522 tot 500 (*rbcL*-SR) ten opzichte van *Codium fragile rbcL* sequentie M67453.

```

1 atcgatatat ttagatgaaa tattaaaaat ggttccaaa actgaaacta aagcaggtgc
61 aggatntaaa gcaggggtta aagattatcg actaacctat tatacacctg attatcaagt
121 taaagaaact gacattcttg cagcttttcg tatgactcca caacctggag ttccgccaga
181 agaatgtgga gctgctggtg ctgctgaatc ttcaactgga acatggacaa cagtttggac
241 agatggatta acaagtttag atagttataa aggacgttgt tatgatttag aaccggtaaa
301 aggagaagaa aatcaatata ttgcatatgt tgcttatcct attgatttat ttgaagaagg
361 atcggttact aatttattta catcaattgt tggaaacgtt tttggattta aagcattacg
421 agctcttcga ttagaagatt tacggatttc accagcttat gcaaaaacat ttcaaggacc
481 acctcatggg attgaagtag aacgagataa attaaataaa tatggacgtc cattattagg
541 ttgtactatt aaacctaaat taggcttatc agctaaaaat tatggacgtg ctgtttatga
601 atgtttaaga ggtggatttag attttactaa agatgatgag aatgtaaatt ctcaaccttt
661 tatgcgttgg agagatagat ttttatttgt tgcggaagct atttataaat cacaagcaga
721 aactggagaa attaaaggac attattttaa tgcaacagct gggacgtgtg aagaaatggt
781 aaaacgtgca caatgtgca aagaattcgg cgtacctatt atcatgcacg atgtgtgaca
841 cgaagtact ggttatagta gaaatttggc attttgacaa ctttctgact taagtattag

```

Figuur 16: Deel van de sequentie van het *rbcL* gen van *Codium fragile* (GenBank accessienummer M67453). Het eerste exon begint op positie 29 en eindigt op positie 832. De posities van de *forward* en *reverse* primers voor PCR amplificatie zijn lichtgrijs gekleurd, de posities van de *forward* en *reverse* primers voor sequenering donkergrijs.

PCR reacties werden uitgevoerd in een volume van 25 μL , met 200 μM van elke dNTP, 0,25 μM van elke primer (*rbcL*-PF en *rbcL*-PR) en Qiagen Taq DNA polymerase (Qiagen Benelux,

Venlo, Nederland) gebruikt volgens de instructies van de producent (1 unit Taq per 25 μ L, gebruik makende van de Q-solution en 10x-buffer). Het volgende PCR profiel werd doorlopen: 3 minuten initiële denaturatie aan 94 °C, 40 cycli van 1 minuut denaturatie aan 94 °C, 1 minuut *primer annealing* aan 58 °C en 2 min elongatie aan 72 °C en tenslotte 5 minuten extra elongatie aan 72 °C. Het PCR product werd verder opgezuiverd met de QIAquick 96 PCR Purification Kit (Qiagen Benelux, Venlo, Nederland).

De PCR producten werden gesequeneerd met BigDye[®] Terminator v3.1 Cycle Sequencing Kit (Applied Biosystems, Foster City, CA, USA). Hierbij werden de *internal sequencing primers* *rbcL-SF* en *rbcL-SR* gebruikt.

Als *rbcL-SR* en/of *rbcL-SF* sequenties niet toerijkend bleken, werden bijkomende sequenceringsreacties uitgevoerd met de *rbcL-PF* en *rbcL-PR* primers.

3.3 Sequencing

Sequenties werden bepaald met een geautomatiseerde DNA sequencer, de ABI Prism 310 Genetic Analyzer (Applied Biosystems, Foster City, CA, USA).

De assemblage van deelsequenties en het manueel alignement van de sequenties werd gemaakt in MEGA3, beta versie (Kumar *et al.*, 2004).

3.4 Fylogenetische analyse

Om te testen welk DNA substitutie model het best overeenkomt met de data werden hiërarchische *likelihood ratio tests* (hLRT) (Huelsenbeck & Rannala, 1997; Posada, 2004) uitgevoerd met Modeltest versie 3.06 (Posada, 2004).

De fylogenetische analyse werd gedaan met PAUP* versie 4.0 beta 10 (Swofford, 2003). De fylogenieën werden gereconstrueerd door middel van *maximum parsimony* (MP) en *maximum likelihood* (ML) zoals geïmplementeerd in PAUP*. De fylogrammen werden gevisualiseerd met Treeview versie 1.6.6 (Page, 2001).

De significantie van fylogenetisch signaal in de sequentiegegevens werd getest met een *permutation tail probability* (PTP) test (100 replicaten, *heuristic search*, enkel ingroep randomisatie) zoals geïmplementeerd in het *permute* commando van PAUP*.

De ML en MP analyses werden uitgevoerd met de volgende instellingen: de initiële bomen worden

verkregen door het stap voor stap toevoegen van sequenties (*stepwise addition*), sequenties worden in willekeurige volgorde toegevoegd aan de initiële bomen (*random sequence addition*), het verwisselen van de takken gebeurt volgens het *tree bisection reconnection* algoritme (TBR *branch swapping*), per *addition-sequence* replicaat kunnen meerdere bomen opgeslaan worden en er worden maximaal 5000 bomen opgeslaan.

Voor het reconstrueren van de ML fylogenie werden 250 *addition-sequence* replicaten geanalyseerd en per *addition-sequence* replicaat werden maximaal 1000 herschikkingen uitgevoerd. Deze analyse werd uitgevoerd met de restricties opgelegd door Modeltest.

Voor ML *bootstrapping* werden 100 replicaten geanalyseerd, met 25 *addition-sequence* replicaten per *bootstrap* replicaat. Per *addition-sequence* replicaat werden maximaal 1000 herschikkingen uitgevoerd.

Bij de analyse binnen het genus *Codium* werden voor MP *bootstrapping* 250 replicaten geanalyseerd, met 100 *addition-sequence* replicaten per *bootstrap* replicaat. Per *addition-sequence* replicaat werden maximaal 1.000.000 herschikkingen uitgevoerd.

Bij de analyse binnen het genus *Portieria* werden voor MP *bootstrapping* 250 replicaten geanalyseerd, met 50 *addition-sequence* replicaten per *bootstrap* replicaat. Per *addition-sequence* replicaat werden maximaal 10.000.000 herschikkingen uitgevoerd.

4 Biogeografische analyse

Voor de biogeografische analyses werd de dataset met soorten omgevormd tot een dataset met biogeografische eenheden (*biogeographical units*). Een biogeografische eenheid kan één enkele soort voorstellen, maar kan ook meerdere soorten omvatten. Dit is het geval wanneer enkele soorten moeilijk van elkaar kunnen onderscheiden worden op basis van het beschikbaar materiaal, wanneer er twijfel bestaat over identificaties van andere studies, of wanneer de geldigheid van een soort ter discussie staat. Epifyten werden niet geïncorporeerd in de biogeografische analyse.

4.1 Ordinatie

Alle ordinaties werden uitgevoerd met CANOCO versie 4.5 (ter Braak, 1988).

Een eerste ordinatie werd uitgevoerd op een nominale dataset van kwadranten uit Dhofar, de Golf van Oman, Socotra en Masirah. Omdat er geen betrouwbare dataset van milieuv variabelen voorhanden was werd gekozen voor een indirecte DCA (*Detrended Correspondance Analysis*) en niet voor een directe ordinatie (DCA of DCCA).

Een tweede ordinatie werd uitgevoerd op een dataset met biomassagegevens van subtidale kwadranten uit Dhofar, de Golf van Oman en Socotra. Van Masirah waren geen kwantitatieve data voorhanden. De biomassagegevens werden $\log(x + 1)$ getransformeerd en aan zeldzame soorten werd een kleiner gewicht toegekend. Ook bij deze analyse werd geopteerd voor een indirecte DCA.

4.2 Clusteranalyse

De clusteranalyses werden uitgevoerd met PC-ORD versie 4 (McCune & Mefford, 1999). Als afstandsmaat werd de Euclidische afstand gebruikt en als groeperingsmethode de methode van Ward (*Minimum Variance Routine*). Bij de methode van Ward wordt telkens deze groepering uitgevoerd die de kleinste toename in de som van de gekwadrateerde afwijkingen binnen de cluster tot gevolg heeft.

Een eerste clusteranalyse werd uitgevoerd op een nominale dataset van kwadranten uit Dhofar, de Golf van Oman, Socotra en Masirah. Een tweede clusteranalyse werd uitgevoerd op een dataset met biomassagegevens van subtidale kwadranten uit Dhofar, de Golf van Oman en Socotra. De biomassagegevens werden $\log(x + 1)$ getransformeerd.

4.3 Indicatorsoortenanalyse

Met een indicatorsoortenanalyse (*indicator species analysis*) werd nagegaan welke biogeografische eenheden indicatief zijn voor de verschillende clusters bekomen met de clusteranalyse op de nominale dataset. Deze analyse werd uitgevoerd met PC-ORD versie 4 (McCune & Mefford, 1999). De gebruikte methode is die van citetisa. Hierbij wordt voor elke biogeografische eenheid per cluster de relatieve abundantie en de relatieve frequentie berekend. Op basis van deze waarden wordt dan een indicatorwaarde berekend. De significantie van deze indicatorwaarden wordt bepaald aan de hand van een Monte Carlo test (met 1000 permutaties).

4.4 Affiniteiten met verafgelegen gebieden

Voor elke cluster bekomen uit de clusteranalyse werd de affiniteit berekend met 11 andere lokaliteiten in de Indische Oceaan: Zuid-Afrika, Mozambique, Madagascar, Mauritius, Tanzania, Kenia, Jemen, Pakistan, Sri Lanka, Indonesië en Australië. Als maat voor affiniteit tussen twee gebieden werd de Simpson coëfficiënt gebruikt. Deze coëfficiënt is gelijk aan de verhouding van het aantal gemeenschappelijke soorten tot het totaal aantal soorten in beide gebieden. De soortenlijsten voor de 11 lokaliteiten werden opgesteld op basis van de literatuur. Omdat deze dataset gebaseerd is op een groot aantal bronnen en dus minder betrouwbaar is, werden de affiniteiten ook op genusniveau berekend.

Deel III

Resultaten

1 Taxonomie

In dit hoofdstuk wordt per familie een overzicht gegeven van de geïdentificeerde specimens. Ook geïdentificeerde specimens die buiten de kwadranten werden ingezameld worden hier vermeld. Een selectie van interessante of problematische specimens wordt kort besproken.

De volledige soortenlijst is weergegeven in Tabel 7. Bij de soorten die in de kwadranten werden aangetroffen is ook de biogeografische eenheid vermeld.

In totaal werden 112 soorten aangetroffen, waarvan 76 soorten roodwieren (Rhodophyta), 22 soorten groenwieren (Chlorophyta) en 14 soorten bruinwieren (Phaeophyta). 97 soorten werden in de kwadranten aangetroffen en zijn dus geïnccludeerd in de biogeografische analyse.

Tabel 7: Soortenlijst van de bestudeerde baaien in Dhofar. In kolom Q worden de soorten aangeduid die in de kwadranten aanwezig zijn.

taxa	biogeografische eenheid	Q
Fylum Phaeophyta		
Orde Dictyotales		
Familie Dictyotaceae		
<i>Dictyopteris divaricata</i> (Okamura) Okamura	Dictyopteris_divaricata	x
<i>Dictyopteris repens</i> (Okamura) Børgesen	Dictyopteris_delicatula	x
<i>Dictyota bartayresiana</i> Lamouroux	Dictyota_bartayresiana	x
<i>Dictyota cervicornis</i> Kützing	Dictyota_cervicornis	x
<i>Dictyota ceylanica</i> Kützing	Dictyota_ceylanica	x
<i>Lobophora variegata</i> (Lamouroux) Womersley ex Oliveira	Lobophora_variegata	x
<i>Padina antillarum</i> Kützing Piccone		
<i>Padina</i> cf. <i>glabra</i> Gaillard	Padina_gymnospora	x
<i>Spatoglossum asperum</i> J. Agardh	Spatoglossum_asperum	x
<i>Spatoglossum variabile</i> Figari & De Notaris		
<i>Stoechospermum polypodioides</i> Lamouroux	Stoechospermum_polypodioides	x
Orde Fucales		
Familie Cystoseiraceae		
<i>Cystoseira indica</i> (Thivy & Doshi) Mairh	Cystoseira_indica	x
Familie Sargassaceae		
<i>Nizamuddiniana zanardinii</i> (Schiffner) P.C. Silva	Nizamuddiniana_zanardinii	x
<i>Sargassum oligocystum</i> Montagne	Sargassum_oligocystum	x
Fylum Rhodophyta		
Orde Bonnemaisoniales		
Familie Bonnemaisoniaceae		
<i>Asparagopsis taxiformis</i> (Delile) Trevisan	Asparagopsis_taxiformis	x
Orde Ceramiales		
Familie Ceramiaceae		
<i>Callithamnion</i> cf. <i>stuposum</i> Suhr	Callithamnion_stuposum	x
<i>Centroceras clavulatum</i> (C. Agardh) Montagne	Centroceras_clavulatum	x
<i>Griffithsia globulifera</i> Harvey ex Kützing	Griffithsia_globulifera	x
<i>Spyridia hypnoides</i> (Bory de Saint-Vincent) Papenfuss	Spyridia_spec	x
Familie Dasyaceae		
<i>Dasya echinata</i> Stegenga, Bolton & Anderson	Dasya_echinata	x
<i>Dasya scoparia</i> Harvey	Dasya_scoparia	x
<i>Heterosiphonia dubia</i> (Suhr) Falkenberg	Heterosiphonia_dubia	x
Familie Delesseriaceae		
<i>Acrosorium venulosum</i> (Zanardini) Kylin	Acrosorium_venulosum	x
<i>Martensia elegans</i> Hering	Martensia_spec	x
<i>Nitophyllum</i> sp.	Nitophyllum_punctatum	x
<i>Pseudogrinnellia barrattiae</i> Wynne	Pseudogrinnellia_barrattiae	x
<i>Schizoseris bombayensis</i> (Børgesen) Womersley	Schizoseris_bombayensis	x
Familie Rhodomelaceae		

vervolg zie volgende bladzijde

vervolg van de vorige bladzijde

taxa	biogeografische eenheid	Q
<i>Chondria armata</i> (Kützting) Okamura	Chondria_armata	x
<i>Chondria crassicaulis</i> Harvey	Chondria_crassicaulis	x
<i>Chondria dasyphylla</i> (Woodward) C. Agardh	Chondria_dasyphylla	x
<i>Chondrophyucus</i> cf. <i>cruciatus</i> (Harvey) K.W. Nam		
<i>Chondrophyucus intermedius</i> (Yamada) Garbary & Harper	Chondrophyucus_intermedius	x
<i>Herposiphonia parca</i> Setchell	Herposiphonia_parca	x
<i>Laurencia distichophylla</i> J. Agardh	Laurencia_distichophylla	x
<i>Laurencia majuscula</i> (Harvey) Lucas	Laurencia_majuscula	x
<i>Laurencia papillosa</i> (C. Agardh) Greville	Chondrophyucus_papillosus	x
<i>Laurencia</i> cf. <i>venusta</i> Yamada	Laurencia_tenera	x
<i>Leveillea major</i> Wynne	Leveillea_major	x
<i>Melanothamnus somalensis</i> Bornet & Falkenberg	Melanothamnus_somalensis	x
<i>Osmundea pedicularioides</i> (Børgesen) Furnari, Serio & Cormaci	Osmundea_pedicularioides	x
<i>Placophora binderi</i> (J. Agardh) J. Agardh	Placophora_binderi	x
<i>Polysiphonia crassicolis</i> Børgesen		
Orde Corallinales		
Familie Corallinaceae		
<i>Amphiroa anceps</i> (Lamarck) Decaisne	Amphiroa_anceps	x
<i>Amphiroa misakiensis</i> Yendo		
<i>Jania adhaerens</i> Lamouroux	Jania_spec	x
<i>Jania pumila</i> Lamouroux	Jania_spec	x
Orde Gelidiales		
Familie Gelidiaceae		
<i>Gelidium masudai</i> Xia & Tseng	Gelidium_masudai	x
<i>Gelidium omanense</i> Wynne	Gelidium_omanense	x
<i>Gelidium pusillum</i> (Stackhouse) Le Jolis	Gelidium_pusillum	x
<i>Pterocladia nana</i> (Okamura) Shimada, Horiguchi & Masuda		
Orde Gigartinales		
Familie Dumontiaceae		
<i>Dudresnaya capricornica</i> Robins & Kraft	Dudresnaya_capricornica	x
Familie Gigartinaceae		
<i>Chondracanthus acicularis</i> (Roth) Fredericq	Chondracanthus_acicularis	x
<i>Chondracanthus teedei</i> (Mertens ex Roth) Kützting	Chondracanthus_acicularis	x
Familie Hypneaceae		
<i>Hypnea</i> cf. <i>valentiae</i> (Turner) Montagne	Hypnea_valentiae	x
<i>Hypnea hamulosa</i> (Esper) Lamouroux	Hypnea_hamulosa	x
<i>Hypnea musciformis</i> (Wulfen) Lamouroux	Hypnea_musciformis	x
<i>Hypnea pannosa</i> J. Agardh	Hypnea_pannosa	x
<i>Hypnea spinella</i> (C. Agardh) Kützting	Hypnea_spinella	x
<i>Hypnea valentiae</i> (Turner) Montagne	Hypnea_valentiae	x

vervolg zie volgende bladzijde

vervolg van de vorige bladzijde

taxa	biogeografische eenheid	Q
Familie Kallymeniaceae		
<i>Kallymenia crassiuscula</i> Okamura	Kallymenia_spec	x
Familie Rhizophyllidaceae		
<i>Portieria hornemannii</i> (Lyngbye) P. Silva	Portieria_hornemannii	x
<i>Portieria japonica</i> (Harvey) P. Silva	Portieria_japonica	x
Familie Sarcodiaceae		
<i>Sarcodia dentata</i> (Suhr) Norris	Sarcodia_dentata	x
<i>Sarcodia montagneana</i> (J. Hooker & Harvey) J. Agardh	Sarcodia_montagneana	x
Familie Solieriaceae		
<i>Solieria robusta</i> (Greville) Kylin	Solieria_robusta	x
Familie Peyssonneliaceae		
<i>Peyssonnelia</i> sp.		
Orde Gracilariales		
Familie Gracilariaceae		
<i>Gracilaria canaliculata</i> (Kützing) Sonder	Gracilaria_canaliculata	x
<i>Gracilaria corticata</i> (J. Agardh) J. Agardh	Gracilaria_corticata	x
<i>Gracilaria textorii</i> (Suringar) De Toni	Gracilaria_textorii	x
Orde Halymeniales		
Familie Halymeniaceae		
<i>Carpopeltis maillardii</i> (Montagne & Millardet) Chiang	Carpopeltis_maillardii	x
<i>Cryptonemia coriacea</i> Schmitz	Cryptonemia_undulata	x
<i>Halymenia maculata</i> J. Agardh		
<i>Halymenia porphyraeformis</i> Parkinson		
Familie Sebdeniaceae		
<i>Sebdenia flabellata</i> (J. Agardh) Parkinson	Sebdenia_flabellata	x
Orde Nemaliales		
Familie Galaxauraceae		
<i>Galaxaura marginata</i> (Ellis & Solander) Lamouroux	Galaxaura_marginata	x
<i>Galaxaura obtusata</i>	Galaxaura_obtusata	x
<i>Scinaia tsinglanensis</i> Tseng	Scinaia_tsinglanensis	x
Orde Plocamiales		
Familie Plocamiaceae		
<i>Plocamium</i> cf. <i>beckeri</i> Schmitz ex Simons	Plocamium_cartilagineum	x
<i>Plocamium fimbriatum</i> Wynne	Plocamium_fimbriatum	x
Orde Rhodymeniales		
Familie Champiaceae		
<i>Champia compressa</i> Harvey	Champia_vieillardii	x
<i>Champia globulifera</i> Børgesen		
<i>Champia indica</i> Børgesen	Champia_indica	x
<i>Champia parvula</i> (C. Agardh) Harvey	Champia_parvula	x

vervolg zie volgende bladzijde

vervolg van de vorige bladzijde

taxa	biogeografische eenheid	Q
Familie Faucheaceae		
<i>Gloiocladia halymenioides</i> (Harvey) Norris	Gloiocladia_halymenioides	x
<i>Leptofauchea anastomosans</i> (Weber-van Bosse) Norris & Aken	Leptofauchea_anastomosans	x
Familie Lomentariaceae		
<i>Gelidiopsis repens</i> (Kützing) Weber-van Bosse	Gelidiopsis_repens	x
<i>Gelidiopsis variabilis</i> (J. Agardh) Schmitz	Gelidiopsis_variabilis	x
Familie Rhodymeniaceae		
<i>Botryocladia skottsbergii</i> (Børgesen) Levring	Botryocladia_skottsbergii	x
<i>Chrysymenia grandis</i> Okamura	Chrysymenia_grandis	x
<i>Rhodymenia dissecta</i> Børgesen	Rhodymenia_dissecta	x
Fylum Chlorophyta		
Orde Bryopsidales		
Familie Bryopsidaceae		
<i>Bryopsis maxima</i> Okamura	Bryopsis_maxima	x
Familie Pseudocodiaceae		
<i>Pseudocodium devriesii</i> Weber-van Bosse		
Familie Caulerpaceae		
<i>Caulerpa brachypus</i> Harvey	Caulerpa_brachypus	x
<i>Caulerpa peltata</i> Lamouroux	Caulerpa_racemosa	x
<i>Caulerpa racemosa</i> (Forsskål) J. Agardh	Caulerpa_racemosa	x
<i>Caulerpa scalpelliformis</i> (R. Brown ex Turner) C. Agardh	Caulerpa_scalpelliformis	x
<i>Caulerpa webbiana</i> Montagne	Caulerpa_webbiana	x
Familie Codiaceae		
<i>Codium arabicum</i> Kützing		
<i>Codium</i> cf. <i>cicatrix</i> P. Silva		
<i>Codium duthieae</i> P. Silva	Codium_decorticatum	x
<i>Codium dwarkense</i> Børgesen	Codium_dwarkense	x
<i>Codium</i> cf. <i>platylobium</i> Areschoug		
<i>Codium</i> cf. <i>minus</i> (Schmidt) P. Silva	Codium_minus	x
<i>Codium</i> sp. nov. Dhofar (flat)	Codium_sp._nov._(flat)	x
Orde Cladophorales		
Familie Cladophoraceae		
<i>Chaetomorpha antennina</i> (Bory de Saint-Vincent) Kützing	Chaetomorpha_antennina	x
<i>Cladophora ohkubuana</i> Holmes	Cladophora_ohkubuana	x
<i>Cladophora vagabunda</i> (Linnaeus) van den Hoek	Cladophora_vagabunda	x
Orde Siphonocladales		
Familie Valoniaceae		
<i>Valonia macrophysa</i> Kützing	Valonia_macrophysa	x
<i>Valoniopsis pachynema</i> (G. Martens) Børgesen	Valoniopsis_pachynema	x
Orde Ulvales		

vervolg zie volgende bladzijde

vervolg van de vorige bladzijde

taxa	biogeografische eenheid	Q
Familie Ulvaceae		
<i>Ulva fasciata</i> Delile	Ulva_fasciata	x
<i>Ulva lactuca</i> Linnaeus		
<i>Ulva rigida</i> Linnaeus	Ulva_rigida	x

1.1 Phaeophyceae

1.1.1 Dictyotales

1.1.1.1 Dictyotaceae

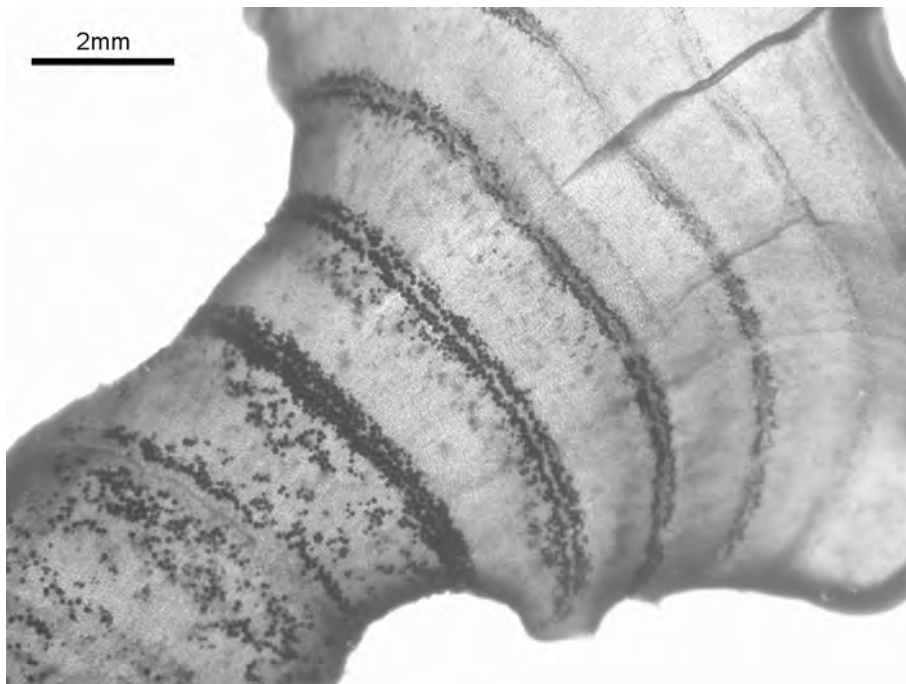
Tabel 8: Dictyotaceae

soort	inzameling	code
<i>Dictyopteris repens</i> (Okamura) Børgesen	Eagle Bay, 1 oktober 2003	DHO348
<i>Dictyopteris divaricata</i> (Okamura) Okamura	Sadah, 26 oktober 2003	DHO376
<i>Dictyota bartayresiana</i> Lamouroux	Eagle Bay, 1 oktober 2003	DHO347
	The Wreck, 23 september 2003	DHO51
<i>Dictyota cervicornis</i> Kützinger	The Wreck, 23 september 2003	DHO65
	The Wreck, 27 september 2003	DHO208
<i>Dictyota ceylanica</i> Kützinger	The Wreck, 23 september 2003	DHO50
	The Wreck, 23 september 2003	DHO60
	The Wreck, 29 september 2003	DHO275
	Eagle Bay, 30 september 2003	DHO290
	Eagle Bay, 30 september 2003	DHO307
<i>Lobophora variegata</i> (Lamouroux) Womersley ex Oliveira	The Wreck, 23 september 2003	DHO52
	The Wreck, 27 september 2003	DHO214
	Eagle Bay, 30 september 2003	DHO291
<i>Padina antillarum</i> (Kützinger) Piccone	The Wreck, 27 september 2003	DHO221
<i>Padina</i> cf. <i>glabra</i> Gaillard	Eagle Bay, 30 september 2003	DHO295
	Eagle Bay, 1 oktober 2003	DHO361
<i>Spatoglossum asperum</i> J. Agardh	Eagle Bay, 1 oktober 2003	DHO339
<i>Spatoglossum variabile</i> Figari & De Notaris	The Wreck, 27 september 2003	DHO213
<i>Vaughaniella stadium</i> <i>Padina</i>	The Wreck, 23 september 2003	DHO379

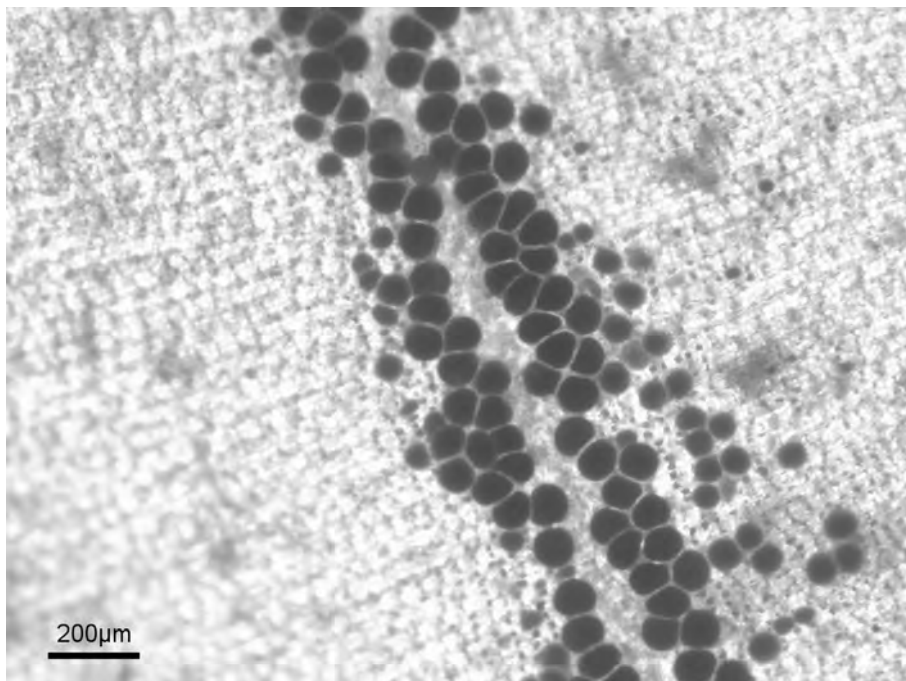
Bij *Padina antillarum* (Kützinger) Piccone liggen de tetrasporangia op dubbele bandjes gelegen, met ertussen telkens een haarrij (zie Figuur 17 en Figuur 18). Dit is ook zo bij *Padina distromatica* Hauck, maar bij deze soort is de thallus slechts twee cellagen dik (Muylle, 1999).

Bij specimen DHO295 en specimen DHO361 werden geen haarrijen aangetroffen. Dit is typisch voor *Padina glabra* Gaillard (Muylle, 1999; Hauck, 1887), maar kan ook het gevolg zijn van vertering van de thallus. Aangezien er ook geen fertiele structuren aanwezig zijn, konden deze specimens niet met zekerheid geïdentificeerd worden.

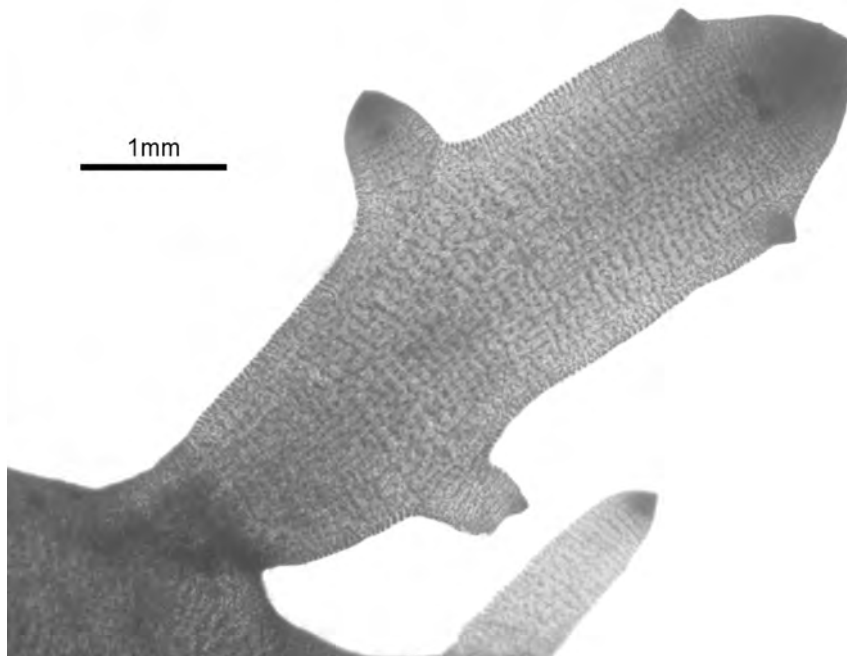
Specimen DHO379 werd op het terrein als *Dictyota* sp. geïdentificeerd, maar het gaat duidelijk om een *Vaughaniella stadium* van *Padina*. De thallus is monopodiaal, de apex is gepunt en de ontwikkeling van zijtakken gebeurt uit corticale cellen aan de rand van de thallus (Børgesen, 1950, 1951; De Clerck & Coppejans, 1997).



Figuur 17: *Padina antillarum* (DHO221).



Figuur 18: Detail van een rij tetrasporangia bij *Padina antillarum* (DHO221).



Figuur 19: *Vaughaniella* stadium van *Padina* (DHO379).

1.1.2 Fucales

1.1.2.1 Cystoseiraceae

Tabel 9: Cystoseiraceae

soort	inzameling	code
<i>Cystoseira indica</i> (Thivy & Doshi) Mairh	Aquarium, 22 september 2003	DHO41

1.1.2.2 Sargassaceae

Tabel 10: Sargassaceae

soort	inzameling	code
<i>Nizamuddiniana zanardinii</i> (Schiffner) P. Silva	The Wreck, 22 september 2003	DHO5
<i>Sargassum</i> cf. <i>oligocystum</i> Montagne	The Wreck, 23 september 2003	DHO61

1.2 Rhodophyceae

1.2.1 Bonnemaisoniales

1.2.1.1 Bonnemaisoniaceae

Tabel 11: Bonnemaisoniaceae

soort	inzameling	code
<i>Asparagopsis taxiformis</i> (Delile) Trevisan	The Wreck, 2 oktober 2003	DHO387

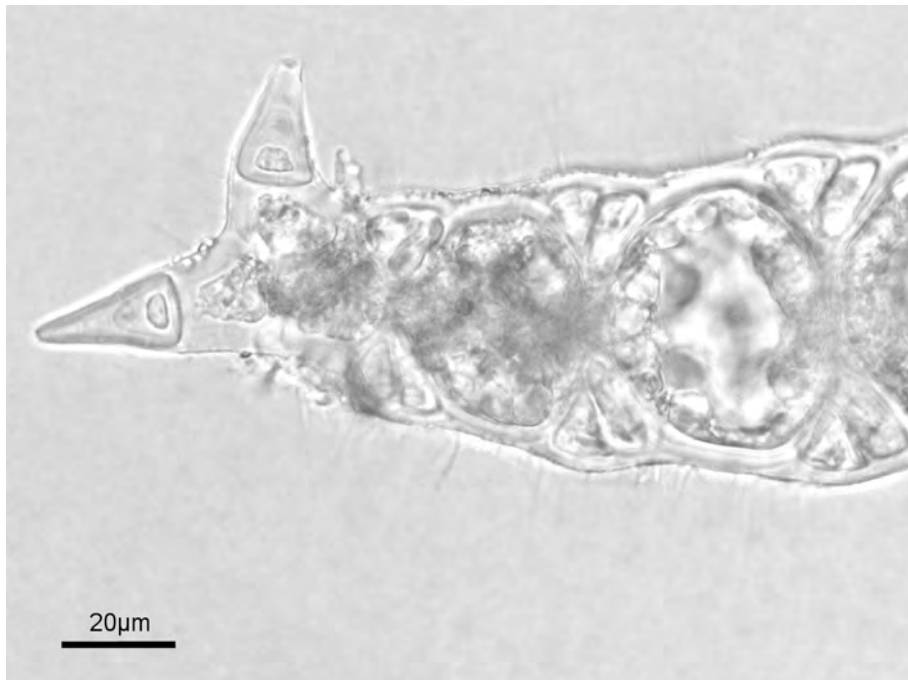
1.2.2 Ceramiales

1.2.2.1 Ceramiaceae

Tabel 12: Ceramiaceae

soort	inzameling	code
<i>Callithamnion</i> cf. <i>stuposum</i> Suhr	Eagle Bay, 1 oktober 2003	DHO372
<i>Griffithsia globulifera</i> Harvey ex Kützing	Eagle Bay, 30 september 2003	DHO312
	Eagle Bay, 1 oktober 2003	DHO366
<i>Spyridia hypnoides</i> (Bory de Saint-Vincent) Papenfuss	The Wreck, 23 september 2003	DHO53

Langs de kusten van het Arabische schiereiland komen twee soorten *Spyridia* voor: *Spyridia hypnoides* (Bory de Saint-Vincent) Papenfuss en *Spyridia filamentosa* (Wulfen) Harvey (Silva *et al.*, 1999). *Spyridia hypnoides* onderscheidt zich door de aanwezigheid van twee of drie driehoekige topcellen op de fijnste takjes (Jaasund, 1976) (zie Figuur 20).



Figuur 20: Driehoekige topcellen bij *Spyridia hypnoides* (DHO53).

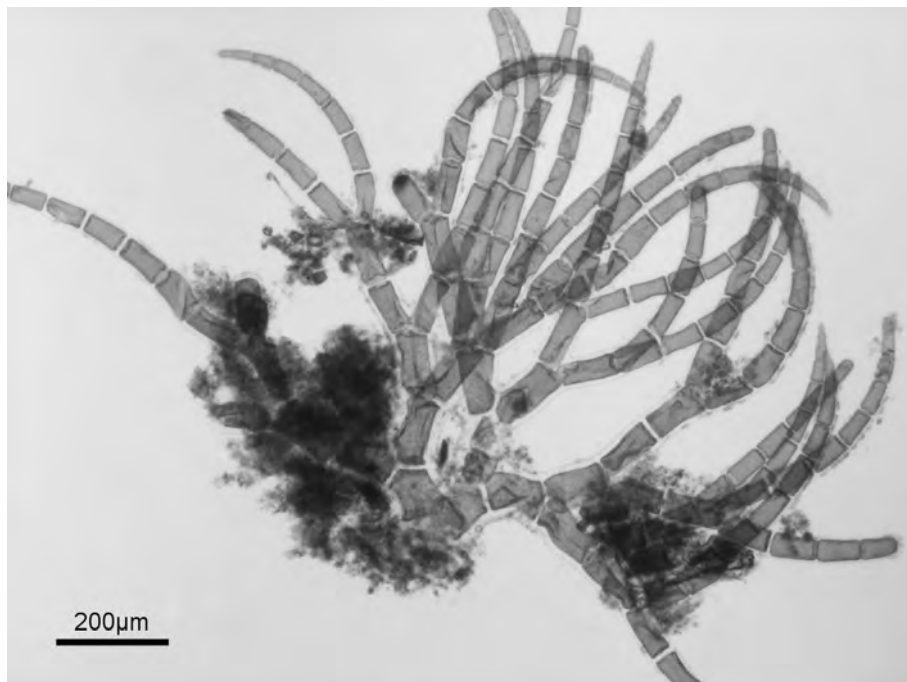
1.2.2.2 Dasyaceae

Tabel 13: Dasyaceae

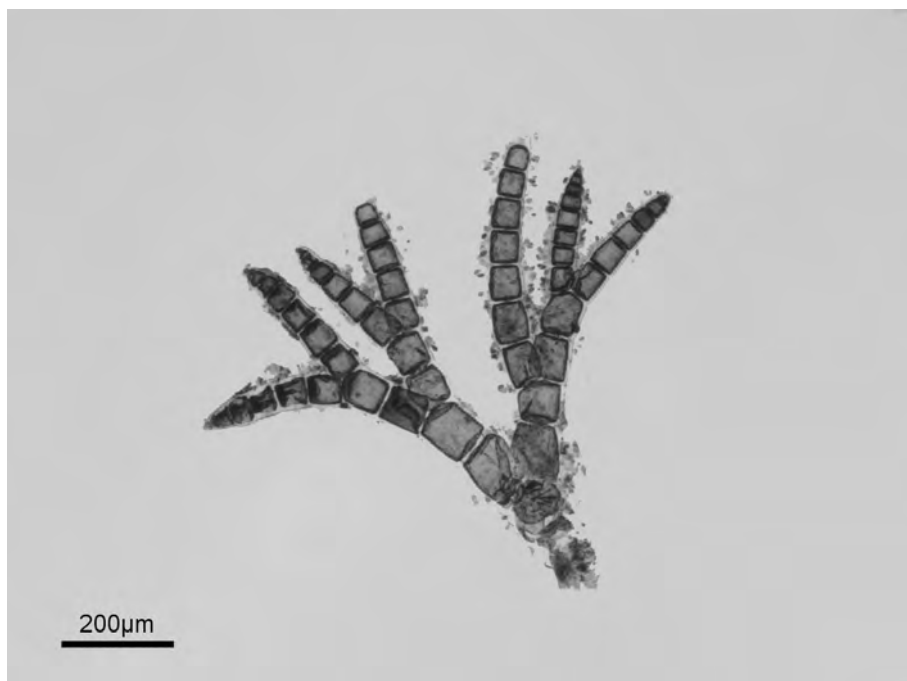
soort	inzameling	code
<i>Dasya echinata</i> Stegenga, Bolton & Anderson	Hoon's Bay, 24 september 2003	DHO254
<i>Dasya scoparia</i> Harvey	Hoon's Bay, 24 september 2003	DHO82
	The Wreck, 27 september 2003	DHO212
	Hoon's Bay, 28 september 2003	DHO230
	Eagle Bay, 30 september 2003	DHO305
	Eagle Bay, 30 september 2003	DHO309

Enkele van de verzamelde specimens behorende het genus *Dasya* C. Agardh vertonen een sterke gelijkenis met *Dasya scoparia* Harvey zoals beschreven in Stegenga *et al.* (1997). De hoofdas is sterk gecorticeerd en wordt tot 1 mm dik, de pseudolateralen buigen adaxiaal af en de distale ramuli zijn tot 16 cellen lang (zie Figuur 23). Het aantal cellen tussen de dichotomieën wijkt echter af van de beschrijving. Volgens Stegenga *et al.* (1997) is er telkens één cel tussen de dichotomieën, terwijl er bij de specimens uit Oman soms één en soms twee cellen aanwezig zijn (zie Figuur 21). Deze afwijking werd echter ook bij Zuid-Afrikaanse specimens waargenomen door Cocquyt (2002).

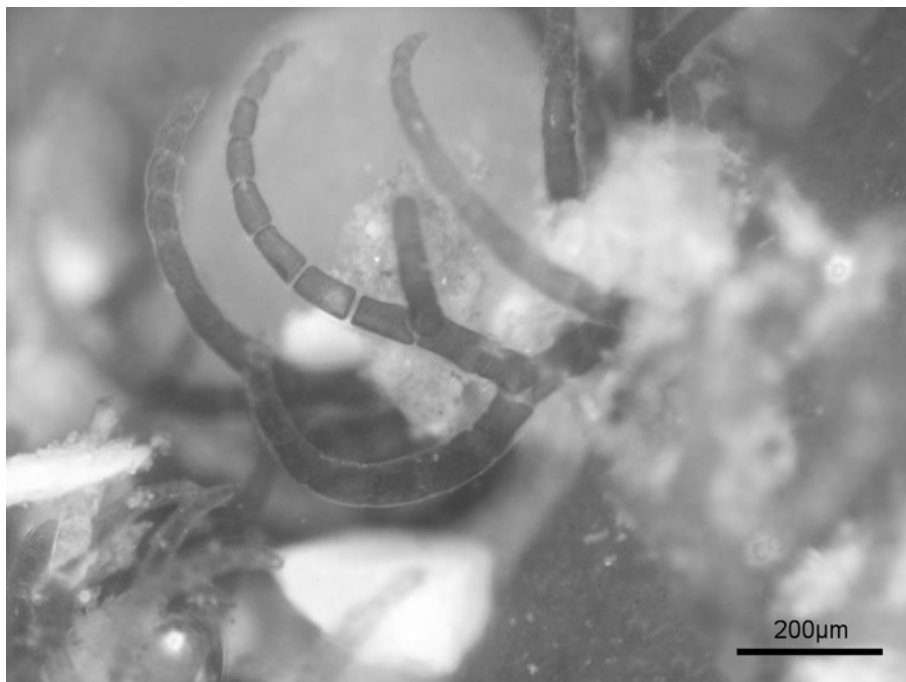
Naast *D. scoparia* werd ook één specimen van *D. echinata* Stegenga, Bolton & Anderson aangetroffen. Deze soort lijkt uiterlijk zeer sterk op *D. scoparia* (zie Figuur 25), maar de pseudolateralen zijn bij deze soort niet adaxiaal afgebogen (zie Figuur 24), de dichotomieën hebben een hoek van ongeveer 90° en de distale ramuli bestaan uit slechts vier tot acht cellen (Stegenga *et al.*, 1997). *Dasya echinata* was voorheen enkel van de westkust van Zuid-Afrika gekend (Guiry & Nic Dhonncha, 2004).



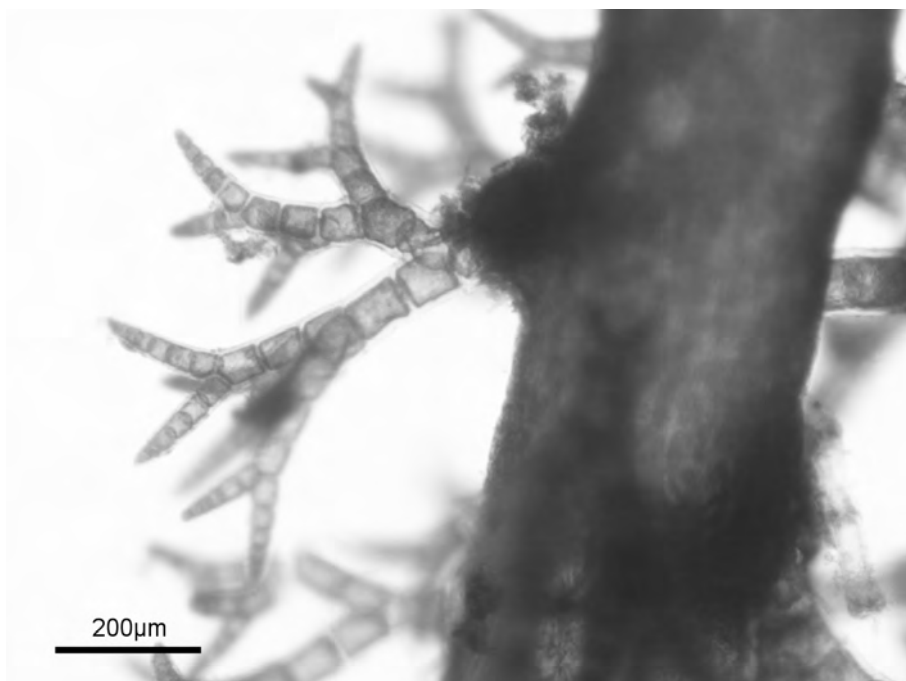
Figuur 21: Pseudolateraal van *Dasya scoparia* (DHO212).



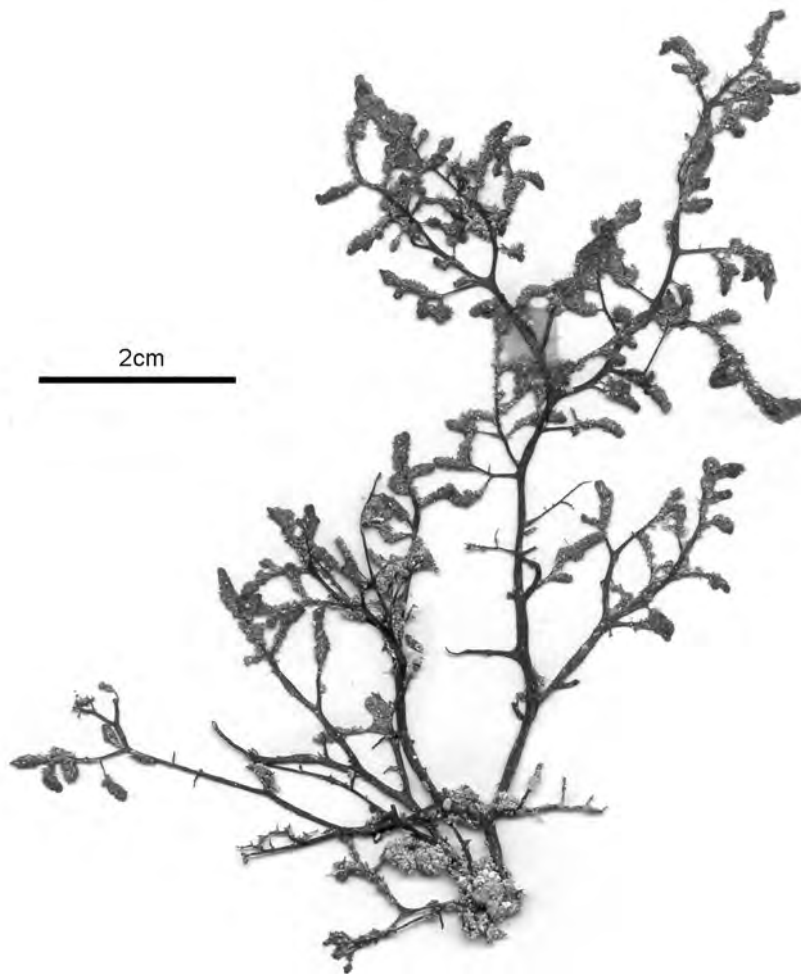
Figuur 22: Pseudolateraal van *Dasya echinata* (DHO254).



Figuur 23: Adaxiaal gebogen pseudolateraal bij *Dasya scoparia* (DHO212).



Figuur 24: Rechte pseudolateraal bij *Dasya echinata* (DHO254).



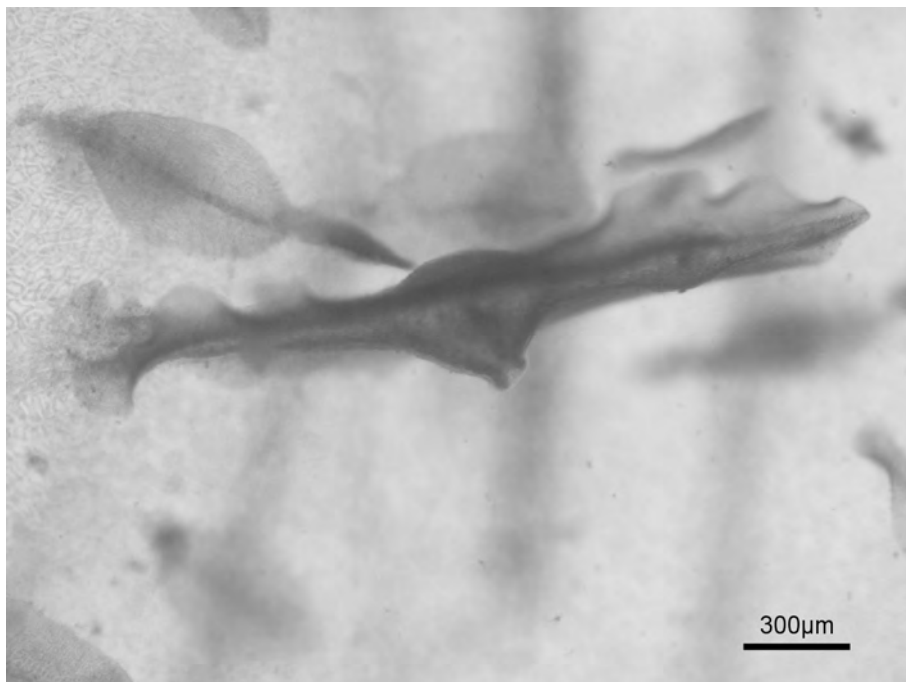
Figuur 25: *Dasya scoparia* (DHO82).

1.2.2.3 Delesseriaceae

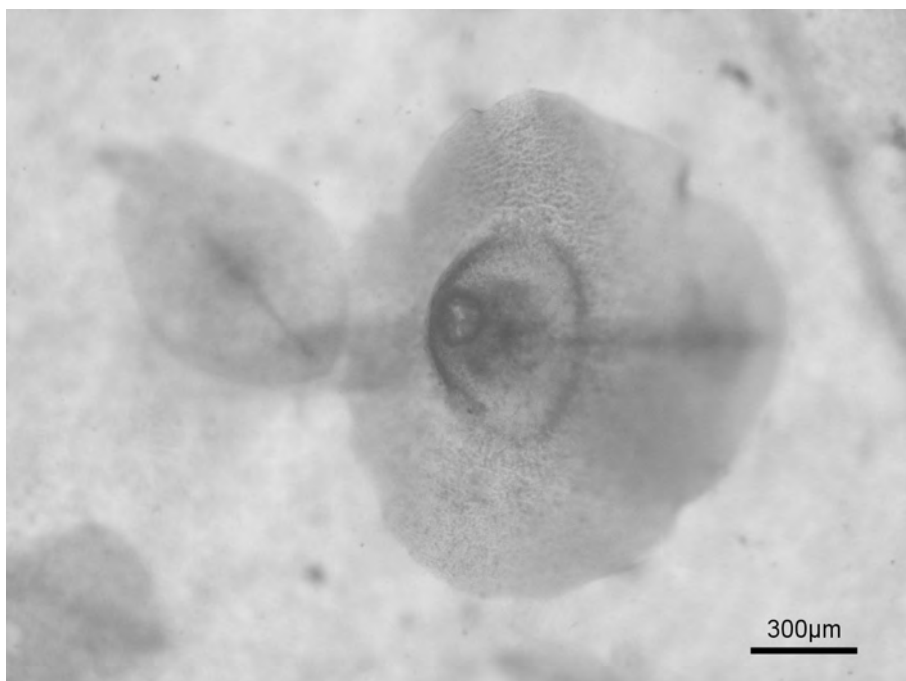
Tabel 14: Delesseriaceae

soort	inzameling	code
<i>Acrosorium venulosum</i> (Zanardini) Kylin	Hoon's Bay, 24 september 2003	DHO80
	Hoon's Bay, 28 september 2003	DHO232
	Hoon's Bay, 30 september 2003	DHO330
<i>Martensia elegans</i> Hering	Hoon's Bay, 24 september 2003	DHO139
	Hoon's Bay, 28 september 2003	DHO224
	Hoon's Bay, 28 september 2003	DHO227
<i>Pseudogrinnellia barrattiae</i> Wynne	Hoon's Bay, 24 september 2003	DHO110
	Hoon's Bay, 25 september 2003	DHO146
	Hoon's Bay, 28 september 2003	DHO237
	Hoon's Bay, 28 september 2003	DHO251
<i>Schizoseris bombayensis</i> (Børgesen)	The Wreck, 27 september 2003	DHO192
	Eagle Bay, 1 oktober 2003	DHO367

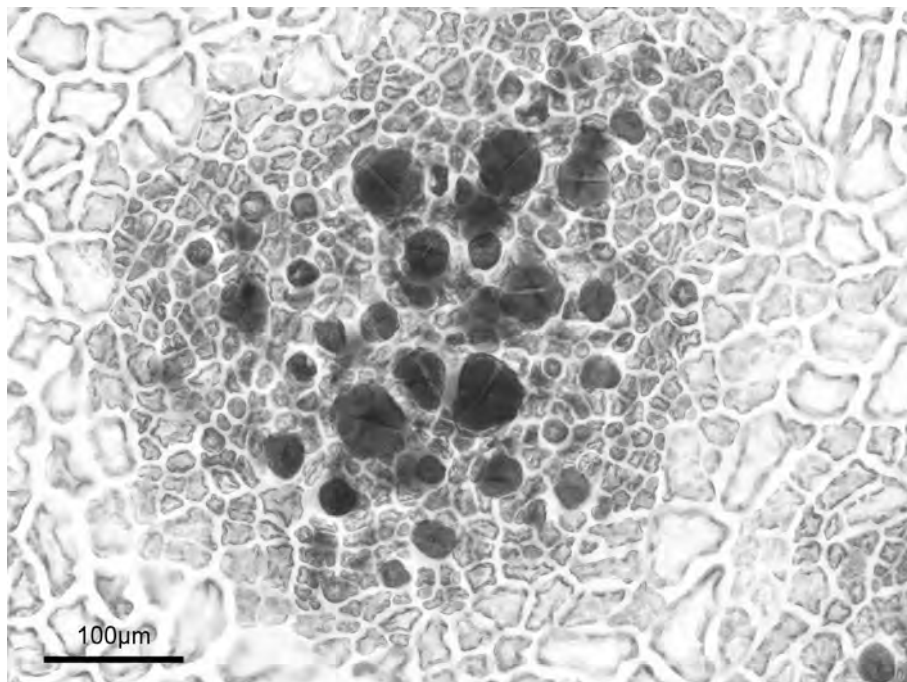
Pseudogrinnellia Wynne is een recent beschreven genus (Wynne, 1999a) met als enige soort *Pseudogrinnellia barrattiae* Wynne. Deze soort is tot nu toe enkel voor Oman gerapporteerd. *Pseudogrinnellia barrattiae* behoort tot de tribus Delesserieae, die gekenmerkt wordt een monopodiale thalussorganisatie, procarpen die enkel voorkomen op de primaire celrij van fertiele bladeren, groei door een enkele transversaal delende apicale cel, de afwezigheid van intercalaire delingen in de primaire celrij en de aanwezigheid ervan in de celrijen van tweede en derde orde (zie Figuur 29) (Wagner, 1954; Wynne, 1999a). *Grinnellia* Harvey heeft een gelijkaardige apicale organisatie, maar kan volgens Wynne (1999a) onderscheiden worden van *Pseudogrinnellia* door grotere tetrasporangia (54-70 μ m in plaats van 38-52 μ m bij *Pseudogrinnellia barrattiae*). De tetrasporangia bij DHO237 zijn meestal kleiner dan 50 μ m (zie Figuur 28). Naast enkele tetrasporofyten werd ook een vrouwelijke gametofyt gevonden (DHO251), de eerste voor het genus. De tetrasporangiale sori (zie Figuur 28) liggen verspreid over de hele thallus, de cystocarpen bevinden zich op de middennerf van de kleine blaadjes die ook over de hele thallus voorkomen (zie Figuur 26 en Figuur 27). Binnen de tribus Delesserieae worden deze kenmerken worden ook teruggevonden bij *Pseudolaingia* Levring en *Odontolaingia* Mendoza, die net als *Pseudogrinnellia* een monostromatische thallus hebben. *Odontolaingia* onderscheidt zich echter duidelijk van *Pseudogrinnellia* door het voorkomen van marginale vertakkingen en *Pseudolaingia* onderscheidt zich door de sterke ontwikkeling van laterale nerven (Wynne, 1999a).



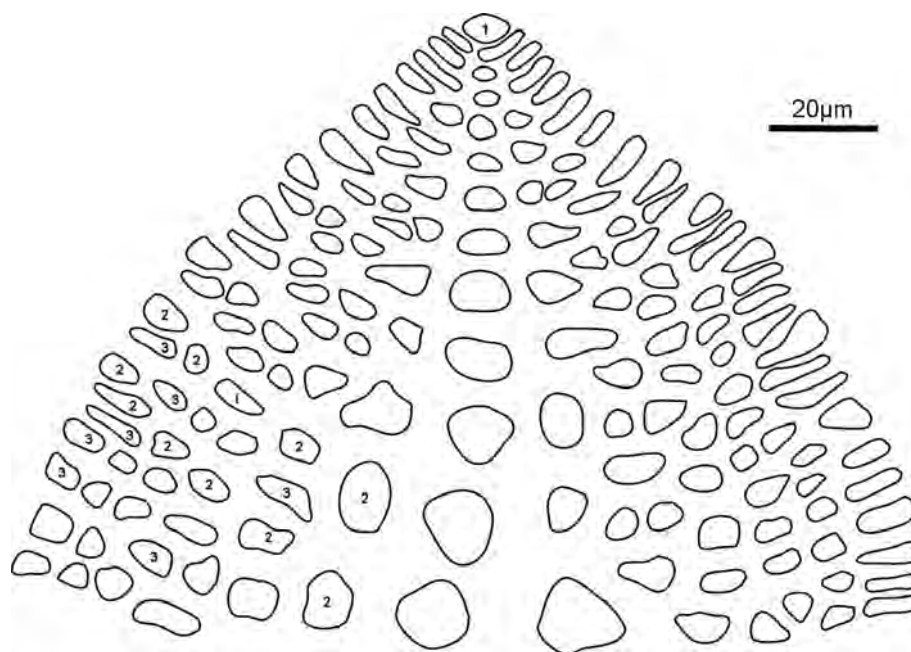
Figuur 26: Cystocarp van *Pseudogrinnellia barrattiae* (DHO251).



Figuur 27: Cystocarp van *Pseudogrinnellia barrattiae* (DHO251).



Figuur 28: Tetrasporangiale sorus bij *Pseudogrinnellia barrattiae* (DHO237).



Figuur 29: Apex van een fertiel blaadje bij *Pseudogrinnellia barrattiae* (DHO251). Symbolen: 1 = primaire apicale cel, 2 = cel van een secundaire celrij, 3 = initiaal van een celrij van de derde orde, i = cel resulterend uit een intercalaire deling.

1.2.2.4 Rhodomelaceae

Tabel 15: Rhodomelaceae

soort	inzameling	code
<i>Chondria armata</i> (Kützing) Okamura	Eagle Bay, 30 september 2003	DHO293
	Eagle Bay, 30 september 2003	DHO300
<i>Chondria crassicaulis</i> (Kützing) Okamura	Hoon's Bay, 26 september 2003	DHO168
	Hoon's Bay, 28 september 2003	DHO248
<i>Chondria dasyphylla</i> (Woodward) C. Agardh	Eagle Bay, 30 september 2003	DHO311
	Eagle Bay, 1 oktober 2003	DHO350
<i>Chondrophycus</i> cf. <i>cruciatus</i> (Harvey) K.W. Nam	Hoon's Bay, 30 september 2003	DHO322
<i>Chondrophycus intermedius</i> (Yamada) Garbary & Harper	Hoon's Bay, 28 september 2003	DHO231
<i>Herposiphonia parca</i> Setchell	The Wreck, 27 september 2003	DHO200
	Eagle Bay, 30 september 2003	DHO286
	Eagle Bay, 30 september 2003	DHO306
<i>Laurencia distichophylla</i> J. Agardh	The Wreck, 27 september 2003	DHO198
<i>Laurencia majuscula</i> (Harvey) A.H.S. Lucas	Eagle Bay, 30 september 2003	DHO999
	Eagle Bay, 1 oktober 2003	DHO999
<i>Laurencia</i> cf. <i>venusta</i> Yamada	Eagle Bay, 30 september 2003	DHO296
	Eagle Bay, 1 oktober 2003	DHO336
	Eagle Bay, 1 oktober 2003	DHO351
<i>Leveillea major</i> Wynne	Hoon's Bay, 24 september 2003	DHO129
	Sadah, 26 september 2003	DHO166
	Hoon's Bay, 28 september 2003	DHO250
	The Wreck, 29 september 2003	DHO272
<i>Melanothamnus somalensis</i> Bornet & Falkenberg	The Wreck, 22 september 2003	DHO4
	Sadah, 26 september 2003	DHO183
<i>Osmundea pedicularioides</i> (Børgesen) Furnari, Serio & Cornaci	The Wreck, 27 september 2003	DHO195
	Hoon's Bay, 30 september 2003	DHO325
	Eagle Bay, 1 oktober 2003	DHO355
	Eagle Bay, 1 oktober 2003	DHO365
<i>Placophora binderi</i> (J. Agardh) J. Agardh	Hoon's Bay, 28 september 2003	DHO236
<i>Polysiphonia crassicolis</i> Børgesen	Eagle Bay, 30 september 2003	DHO285
	Hoon's Bay, 30 september 2003	DHO323

Het genus *Laurencia* Lamouroux werd door Saito (1967) ingedeeld in twee subgenera: *Laurencia* Lamouroux met als typesoort *Laurencia obtusa* (Hudson) Lamouroux en *Chondrophycus* Tokida & Saito met als typesoort *Laurencia cartilaginea* Yamada. Dit gebeurde op basis van de aanwezigheid of afwezigheid van secundaire stippelverbindingen tussen de epidermale cellen en op basis van de parallelle of transversale ligging van de tetrasporangia in de stichidia. Deze subgenera kunnen ook onderscheiden worden aan de hand van het vegetatieve structuurtype: bij het subgenus *Laurencia* zijn er vier pericentrale cellen per axiaal segment aanwezig, bij het subgenus *Chondrophycus* twee per axiaal segment (Nam *et al.*, 1994).

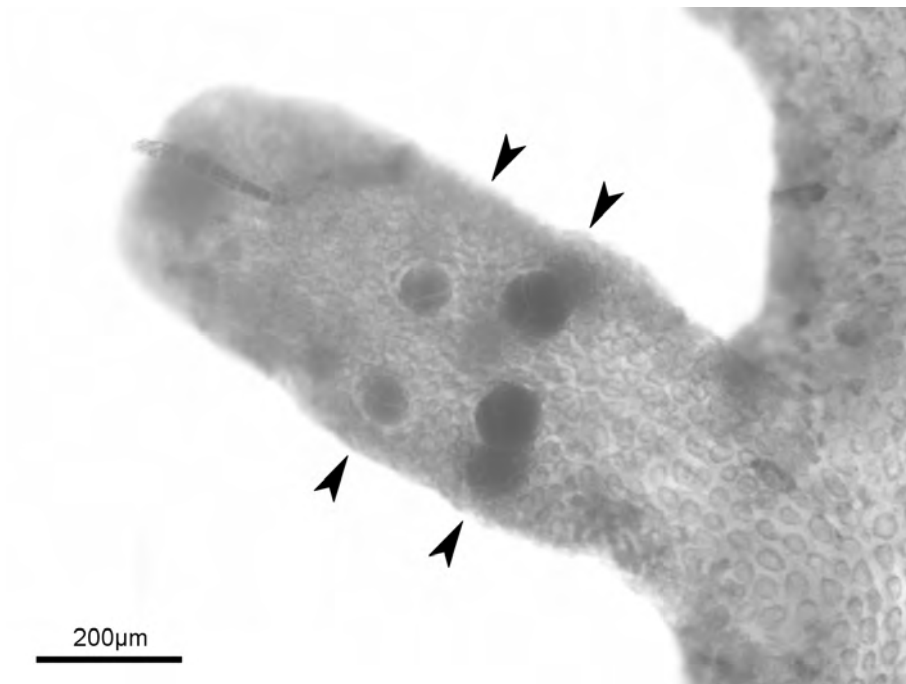
Laurencia spectabilis Postels & Ruprecht, *Laurencia osmunda* (S.G. Gmelin) Maggs & Hommersand, *Laurencia crispera* Hollenberg en *Laurencia pinnatifida* (Hudson) Lamouroux behoren tweede type, maar de ontogenie van de mannelijke voortplantingsstructuren en de tetrasporan-

gia verschilt van deze van *Laurencia obtusa* en van *Laurencia cartilaginea*. Op basis hiervan stellen Nam *et al.* (1994) voor het genus *Osmundea* op te richten met als typesoort *Osmundea osmunda* (S.G. Gmelin) Nam & Maggs (Nam *et al.*, 1994).

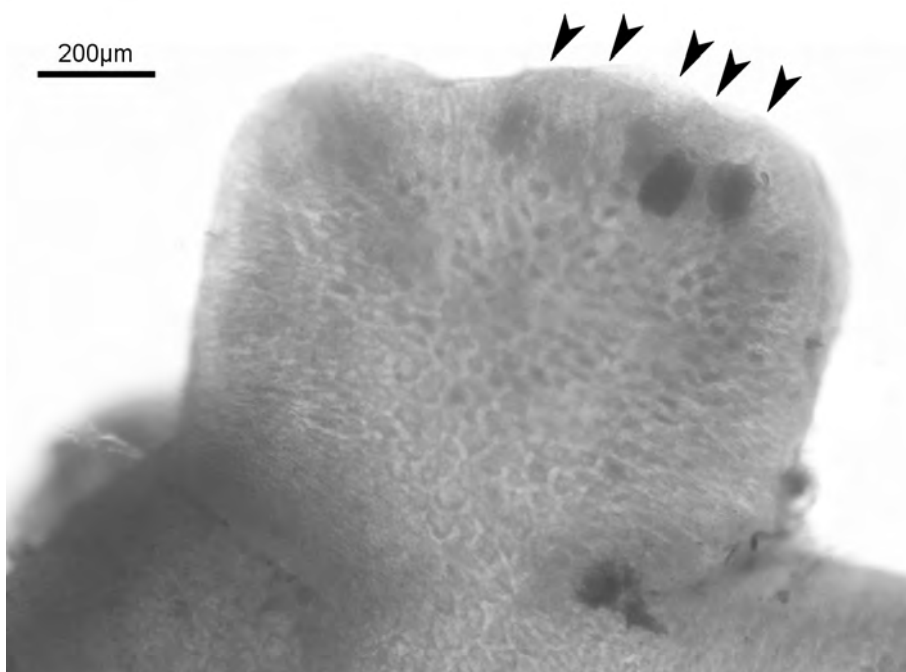
Garbary & Harper (1998) voerden een fylogenetische analyse van het *Laurencia* complex uit aan de hand van morfologische kenmerken en kenmerken met betrekking tot de ontwikkeling. Deze studie ondersteunde hypothesen van monofylie voor *Osmundea*, *Laurencia* subgenus *Laurencia*, *Laurencia* subgenus *Chondrophyucus* en *Osmundea* + *Laurencia* subgenus *Chondrophyucus*. Daarom werd *Chondrophyucus* tot genusniveau verheven.

De specimens DHO209, DHO325, DHO355 en DHO365 zijn afgeplat en cartilagineus. Er werden geen secundaire stippelverbindingen tussen de epidermale cellen waargenomen. Deze specimens behoren dus niet tot *Laurencia sensu stricto* (Saito, 1967; Nam *et al.*, 1994). Bij specimen DHO355 werden tetrasporangia aangetroffen. Deze vertonen een transversale tot willekeurige ligging in de stichidia (zie Figuur 31), wat typisch is voor het genus *Chondrophyucus* (Saito, 1967; Nam *et al.*, 1994). Bij het genus *Osmundea* hebben de tetrasporangia een parallelle ligging (Nam *et al.*, 1994). Volgens Furnari *et al.* (2004) hebben de tetrasporangia bij *Osmundea pedicularioides* (Børgesen) Furnari, Serio & Cormaci echter een onregelmatige ligging. De specimens uit Dhofar komen verder zeer goed overeen met de beschrijving van *Osmundea pedicularioides* in Furnari *et al.* (2004).

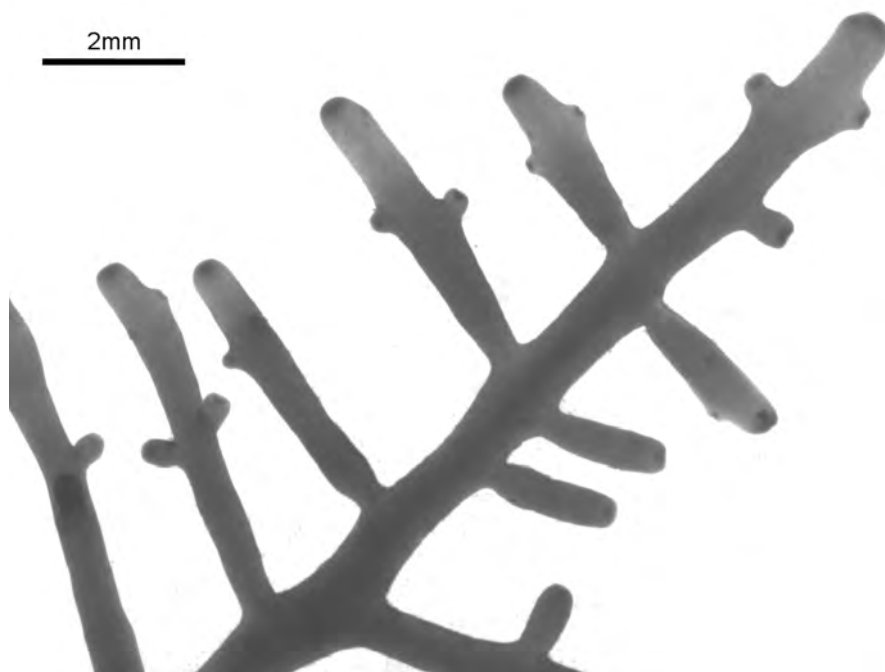
Specimen DHO322 lijkt zeer sterk op *Chondrophyucus cruciatus* (Harvey) K.W. Nam (Saito & Womersley, 1974; Womersley, 1998; Newton, 1953). De thallus is cartilagineus, er zijn geen secundaire stippelverbindingen aanwezig en de vertakkingen zijn wijd en tegenoverstaand tot subdecussaat (zie Figuur 32). De specimens uit Oman wijken echter af van de beschrijving in Womersley (1998) door de afwezigheid van radiaal verlengde epidermale cellen in de oudere delen van de thallus. *Chondrophyucus cruciatus* is tot op heden enkel gerapporteerd voor Australië en Nieuw-Zeeland (Guiry & Nic Dhonncha, 2004), maar Newton (1953) vermeldt dat J. Agardh een specimen van Hadramout (Jemen) als *Laurencia* close to *Laurencia cruciata* geïdentificeerd heeft. Misschien gaat het om dezelfde soort als specimen DHO322.



Figuur 30: Stichidium met parallel gelegen tetrasporangia (pijl-tjes) bij *Laurencia* sp. (DHO296).



Figuur 31: Stichidium met transversaal gelegen tetrasporangia (pijl-tjes) bij *Osmundea pedicularioides* (DHO355).



Figuur 32: *Chondrophycus* cf. *cruciatus* (DHO322).

1.2.3 Corallinales

1.2.3.1 Corallinaceae

Tabel 16: Corallinaceae

soort	inzameling	code
<i>Amphiroa anceps</i> (Lamarck) Decaisne	Sadah, 26 september 2003	DHO174
	The Wreck, 27 september 2003	DHO201
<i>Amphiroa misakiensis</i> Yendo	Hoon's Bay, 24 september 2003	DHO123
<i>Jania adhaerens</i> Lamouroux	Hoon's Bay, 28 september 2003	DHO252
	Eagle Bay, 30 september 2003	DHO308
<i>Jania pumila</i> Lamouroux	The Wreck, 29 september 2003	DHO273

1.2.4 Gelidiales

De Gelidiales werden opgericht door Kylin (1923) met één familie, de Gelidiaceae. Fan (1961) erkende acht genera binnen de Gelidiaceae (*Acanthopeltis* Okamura in Yatabe, *Beckerella* Kylin, *Gelidium* Lamouroux, *Porphyroglossum* Kützing, *Pterocladia* J. Agardh, *Ptilophora* Kützing, *Suhria* J. Agardh en *Yatabella* Okamura) en richtte de monotypische familie Gelidiellaceae op voor het genus *Gelidiella* Feldmann & Hamel. Deze familie werd echter verworpen door Maggs & Guiry (1987) en *Gelidiella* werd opnieuw bij de Gelidiaceae ondergebracht. *Beckerella* werd door Norris (1987) gereduceerd tot synoniem van *Ptilophora*, en Guiry & Womersley (1993) richtten het genus *Capreolia* op met als enige soort *Capreolia implexa*, die vroeger tot het *Gelidium pusillum* (Stackhouse) Le Jolis complex gerekend werd.

Omdat de criteria om deze genera te onderscheiden onbetrouwbaar bleken te zijn werd door Freshwater *et al.* (1995) een fylogenetische analyse van de Gelidiales uitgevoerd, gebaseerd op de *rbcL* sequenties van 33 soorten. Met deze studie werd aangetoond dat de Gelidiales uit tien goed ondersteunde monofyletische clades bestaan. De genera *Gelidium* en *Pterocladia* bleken niet monofyletisch te zijn. Eén van de tien clades is de *Pterocladia capillacea* groep, met *Pterocladia capillacea* en *Pterocladia melanoidea*. *Pterocladia lucida*, de typesoort van het genus, vormt een andere clade. Santelices & Hommersand (1997) richtten voor de soorten binnen deze groep een nieuw genus op, *Pteroclatiella*. *Pteroclatiella* wordt morfologisch onderscheiden van *Gelidium* en *Pterocladia* door de aanwezigheid van biloculaire cystocarpën met ongelijke loculi. Bij *Gelidium* zijn de beide loculi even goed ontwikkeld en *Pterocladia lucida* heeft uniloculaire cystocarpën.

1.2.4.1 Gelidiaceae

Tabel 17: Gelidiaceae

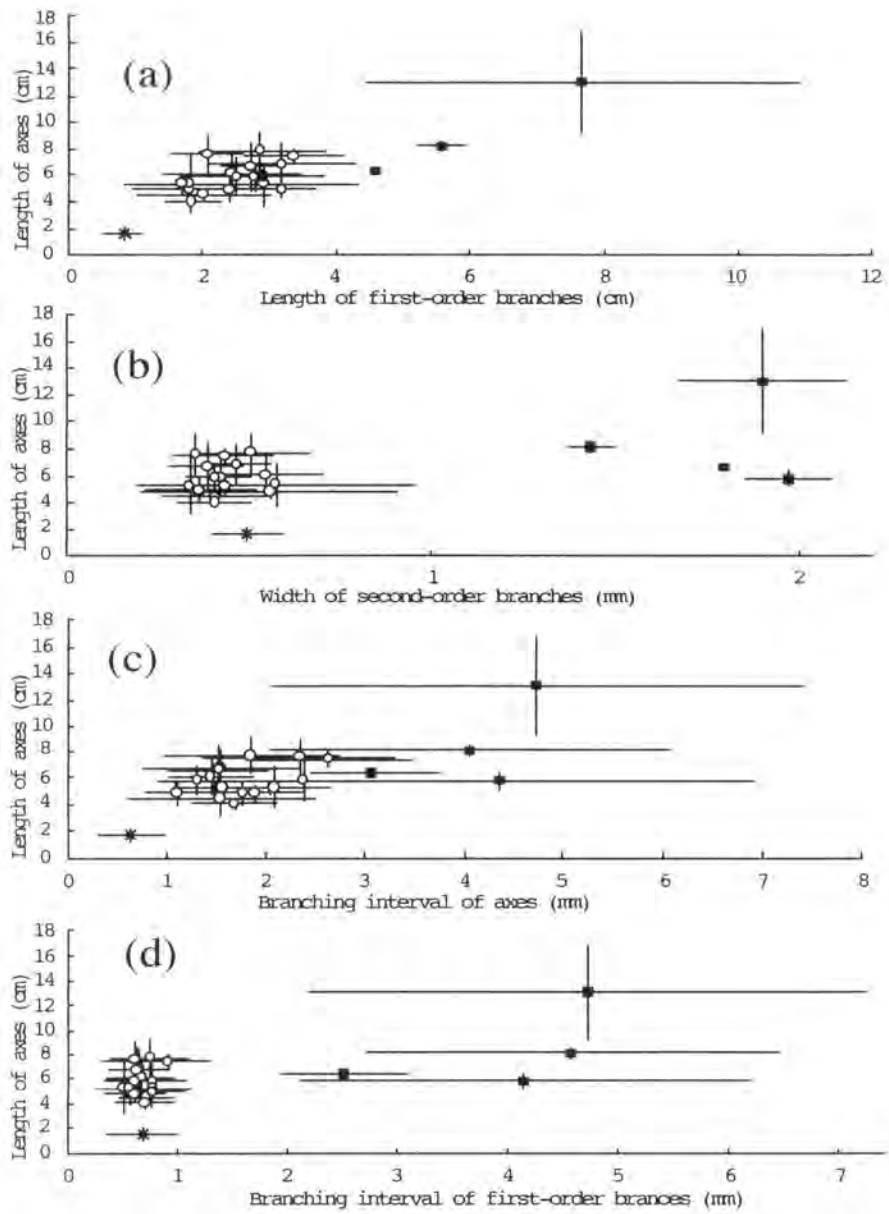
soort	inzameling	code
<i>Gelidium masudai</i> Xia & Tseng	Hoon's Bay, 24 september 2003	DHO77
	Hoon's Bay, 25 september 2003	DHO156
	Hoon's Bay, 30 september 2003	DHO328
<i>Gelidium omanense</i> M.J. Wynne	Hoon's Bay, 24 september 2003	DHO86
	Sadah, 26 september 2003	DHO187
	Sadah, 29 september 2003	DHO282
	The Wreck, 29 september 2003	DHO278
<i>Pteroclatiella nana</i> (Okamura) Shimada, Horiguchi & Masuda	The Wreck, 29 september 2003	DHO278

Pterocladia nana (Okamura) Shimada, Horiguchi & Masuda werd door Santelices (1999) samen met *Pterocladia tenuis* en nog zes andere soorten *Pterocladia* gereduceerd tot een synoniem van *Pterocladia capillacea* (S.G. Gmelin) Bornet. Shimada *et al.* (2000) toonden echter aan dat *P. tenuis* en *Pterocladia nana* zowel morfologisch als moleculair van *P. capillacea* onder-

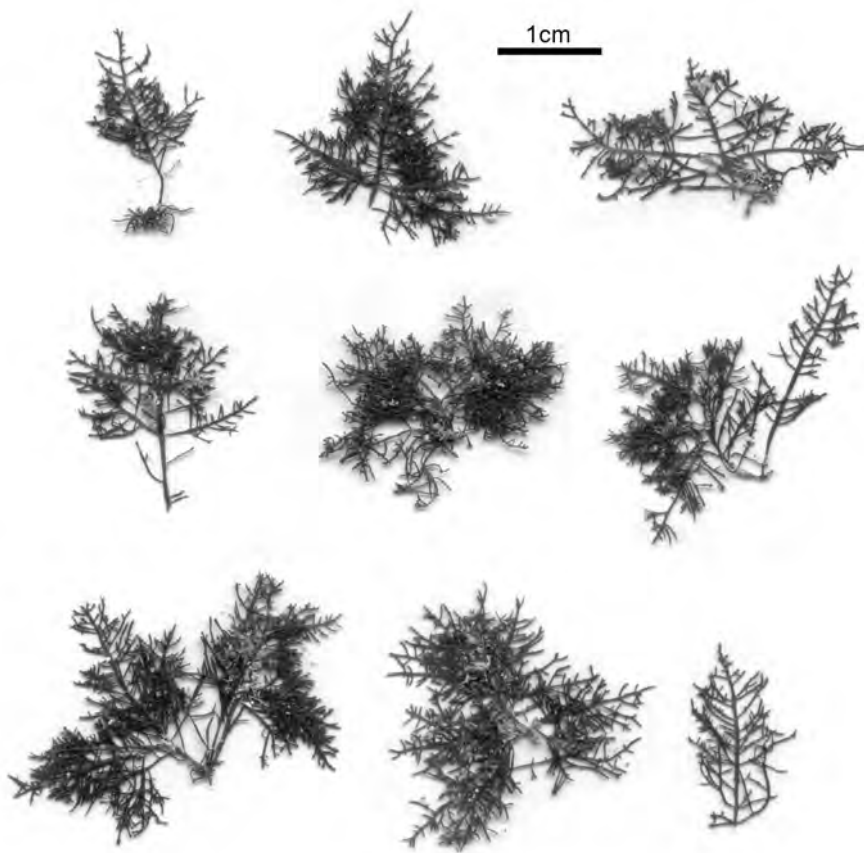
scheiden kunnen worden. *P. tenuis* en *P. nana* werden bovendien overgeplaatst naar het genus *Pterocladella*. De morfologische criteria om de drie soorten te onderscheiden zijn weergegeven in Figuur 33. Op basis van deze criteria werd DHO278 (zie Figuur 34) als *Pterocladella nana* geïdentificeerd.

Gelidium masudai is een recent beschreven soort (Bangmei *et al.*, 2002), die voorheen enkel in China waargenomen is. De talrijke korte (1-2mm) tegenoverstaande of alternerende takjes op de secundaire en tertiare assen zijn zeer kenmerkend voor deze soort (Bangmei *et al.*, 2002) (zie Figuur 35). Rhizines zijn geconcentreerd tussen de cortex en de medulla (zie Figuur 36).

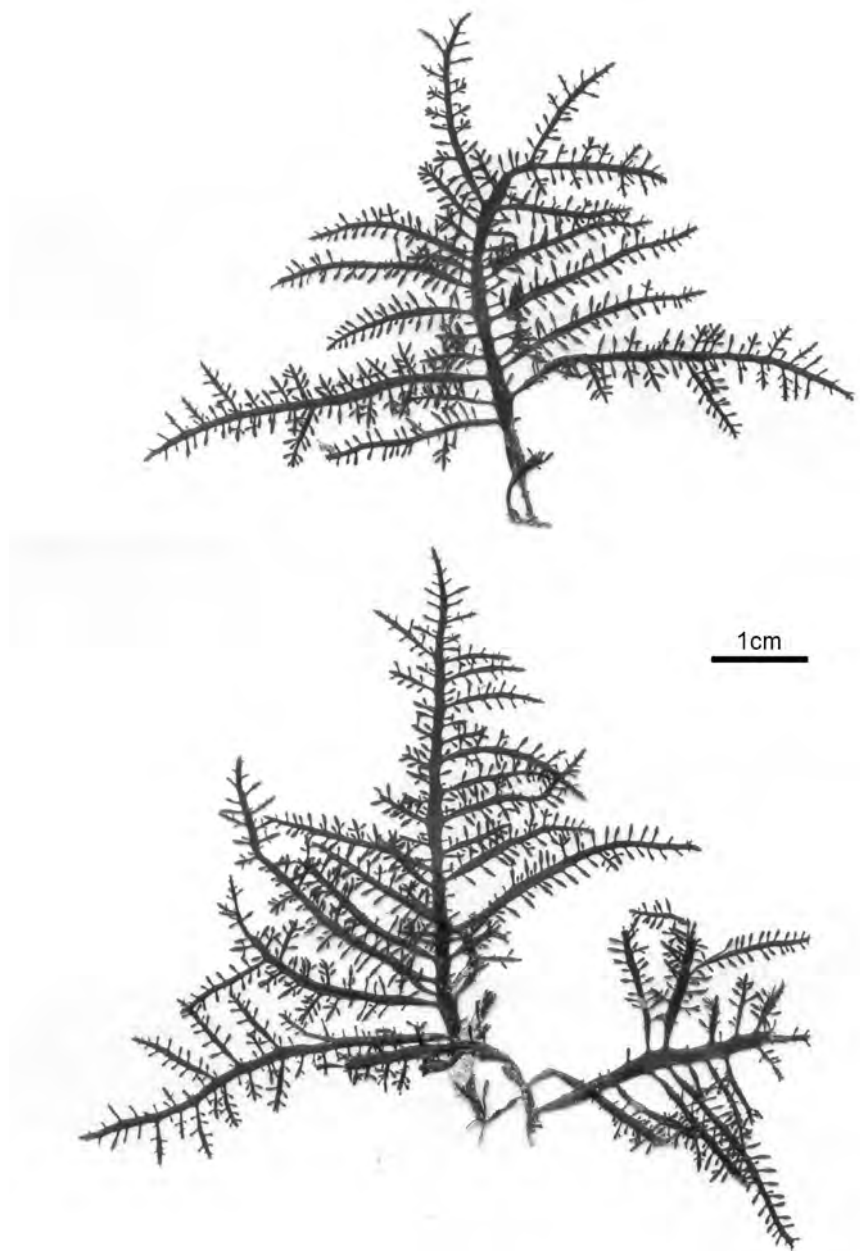
Gelidium omanense is tot nu toe enkel waargenomen in Dhofar (Wynne, 2004) en op het eiland Masirah (Schils, pers. med.).



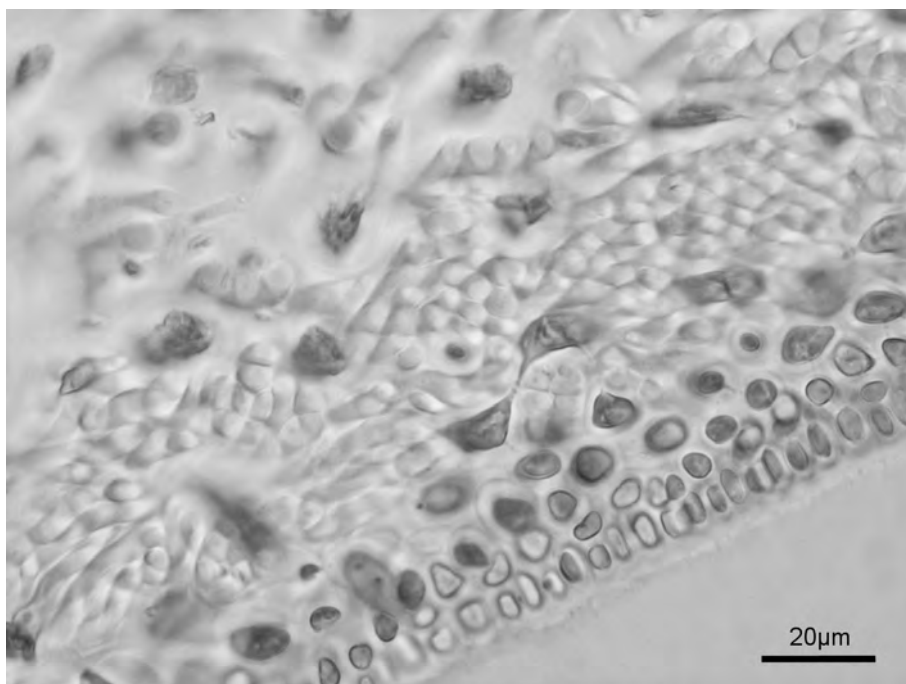
Figuur 33: Morfologische criteria gebruikt voor het onderscheiden van *Pterocladia nana*, *Pterocladia tenuis* en *Pterocladia capillacea*. Uit Shimada *et al.* (2000).



Figuur 34: *Pterocliadiella nana* (DHO278).



Figuur 35: *Gelidium masudai* (DHO156).



Figuur 36: Dwarse doorsnede door de thallus van *Gelidium masudai* (DHO156).

1.2.5 Gigartinales

1.2.5.1 Dumontiaceae

Tabel 18: Dumontiaceae

soort	inzameling	code
<i>Dudresnaya capricornica</i> Robins & Kraft	Hoon's Bay, 24 september 2003	DHO83
	Hoon's Bay, 24 september 2003	DHO87
	Hoon's Bay, 24 september 2003	DHO120
	Hoon's Bay, 25 september 2003	DHO147

1.2.5.2 Gigartinaceae

Tabel 19: Gigartinaceae

soort	inzameling	code
<i>Chondracanthus acicularis</i> (Roth) Fredericq	The Wreck, 27 september 2003	DHO205
	Hoon's Bay, 30 september 2003	DHO318
	Hoon's Bay, 30 september 2003	DHO327
	Eagle Bay, 1 oktober 2003	DHO357
	Eagle Bay, 1 oktober 2003	DHO363
<i>Chondracanthus teedei</i> (Mertens ex Roth) Kützing	Hoon's Bay, 28 september 2003	DHO235
	Hoon's Bay, 28 september 2003	DHO249
	Eagle Bay, 1 oktober 2003	DHO364

1.2.5.3 Hypneaceae

Tabel 20: Hypneaceae

soort	inzameling	code
<i>Hypnea hamulosa</i> (Esper) Lamouroux	The Wreck, 23 september 2003	DHO57
<i>Hypnea musciformis</i> (Wulfen) Lamouroux	Sadah, 26 september 2003	DHO182
<i>Hypnea pannosa</i> J. Agardh	Aquarium, 22 september 2003	DHO42
	The Wreck, 27 september 2003	DHO210
<i>Hypnea spinella</i> (C. Agardh) Kützing	The Wreck, 29 september 2003	DHO279
<i>Hypnea cf. valentiae</i> (Turner) Montagne	Eagle Bay, 30 september 2003	DHO294
	Eagle Bay, 1 oktober 2003	DHO349
	The Wreck, 23 september 2003	DHO64
	Eagle Bay, 1 oktober 2003	DHO342

1.2.5.4 Kallymeniaceae

Tabel 21: Kallymeniaceae

soort	inzameling	code
<i>Kallymenia crassiuscula</i> Okamura	Hoon's Bay, 25 september 2003	DHO143

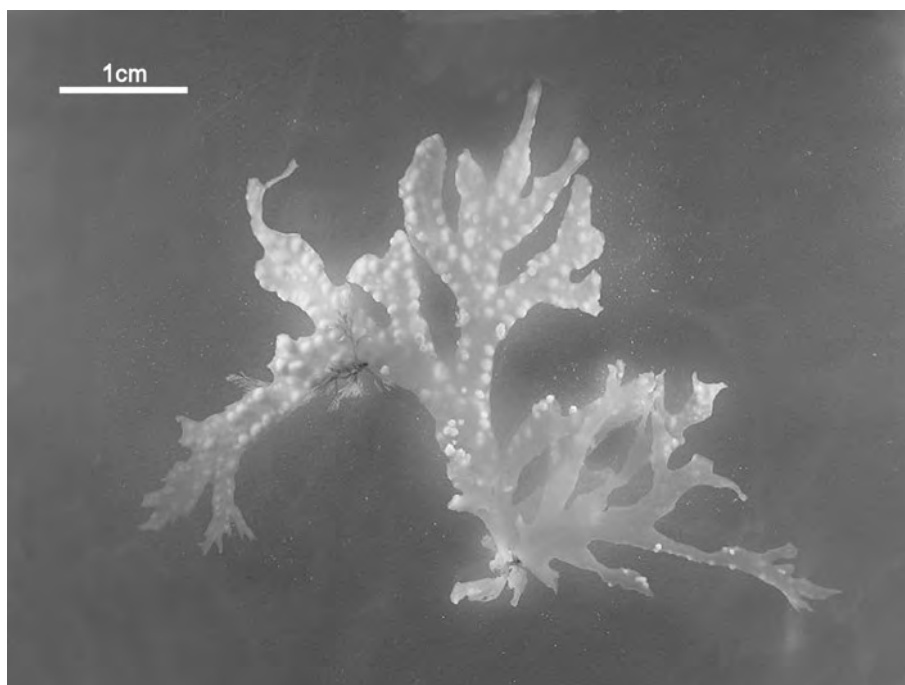
1.2.5.5 Rhizophyllidaceae

Tabel 22: Rhizophyllidaceae

soort	inzameling	code
<i>Portieria hornemannii</i> (Lyngbye) P. Silva	The Wreck, 23 september 2003	DHO58
	Hoon's Bay, 28 september 2003	DHO258
<i>Portieria japonica</i> (Harvey) P. Silva	Hoon's Bay, 24 september 2003	DHO135
	Hoon's Bay, 24 september 2003	DHO140
	Sadah, 26 september 2003	DHO171

Specimens DHO135, DHO140 en DHO171 voldoen volledig aan de beschrijving van *Portieria japonica* (Harvey) P. Silva (als *Chondrococcus japonicus* (Harvey) Okamura) in Okamura (1933). In tegenstelling tot bij *Portieria hornemannii* worden de takken bij *Portieria japonica* breder dan 2 mm en zijn de toppen van de takken afgerond (zie Figuur 37). *Portieria hornemannii* is vaak tot de vijfde orde vertakt, *Portieria japonica* slechts tot de derde orde (Okamura, 1933). *Portieria japonica* werd voor het eerst in Oman waargenomen door Wynne (1999b). Dit was meteen ook de eerste waarneming voor de Indische Oceaan. Vermoedelijk behoren de specimens van Wynne (1999b) en de specimens verzameld in Dhofar tot dezelfde soort.

Om verwantschappen tussen de geografisch disjuncte entiteiten van *Portieria japonica* na te gaan werd gebruik gemaakt van moleculaire technieken. Zie blz. 79 voor een bespreking van de resultaten van deze studie.

Figuur 37: *Portieria japonica* (DHO135).

1.2.5.6 Sarcodiaceae

Tabel 23: Sarcodiaceae

soort	inzameling	code
<i>Sarcodia dentata</i> (Suhr) Norris	The Wreck, 27 september 2003	DHO204
	Eagle Bay, 30 september 2003	DHO324
	Eagle Bay, 1 oktober 2003	DHO338
<i>Sarcodia montagneana</i> (J. Hooker & Harvey) J. Agardh	Eagle Bay, 1 oktober 2003	DHO373

1.2.5.7 Solieriaceae

Tabel 24: Solieriaceae

soort	inzameling	code
<i>Solieria robusta</i> (Greville) Kylin	Hoon's Bay, 24 september 2003	DHO78

1.2.5.8 Peyssonneliaceae

Tabel 25: Peyssonneliaceae

soort	inzameling	code
<i>Peyssonnelia</i> sp.	The Wreck, 27 september 2003	DHO199
	The Wreck, 27 september 2003	DHO216

1.2.6 Gracilariales

De Gracilariales is een recent beschreven orde (Fredericq & Hommersand, 1989), gebaseerd op de familie Gracilariaceae (Gigartinales). De Gracilariaceae werden afgesplitst van de Gigartinales op basis van de gonimoblastontwikkeling bij de typesoort *Gracilaria verrucosa* (Hudson) Papenfuss. Bij de Gracilariales draagt de supporting cell een tweecellige carpogoniumtak en twee steriele takken. Na bevruchting versmelt het carpogonium met de supporting cell en cellen van de steriele filamenten tot een fusiecel. Uit deze fusiecel worden gonimoblast initialen gevormd. Er is geen auxiliare cel aanwezig, wat wel het geval is bij de Gigartinales (Fredericq & Hommersand, 1989; Gurgel & Fredericq, 2004).

1.2.6.1 Gracilariaceae

Tabel 26: Gracilariaceae

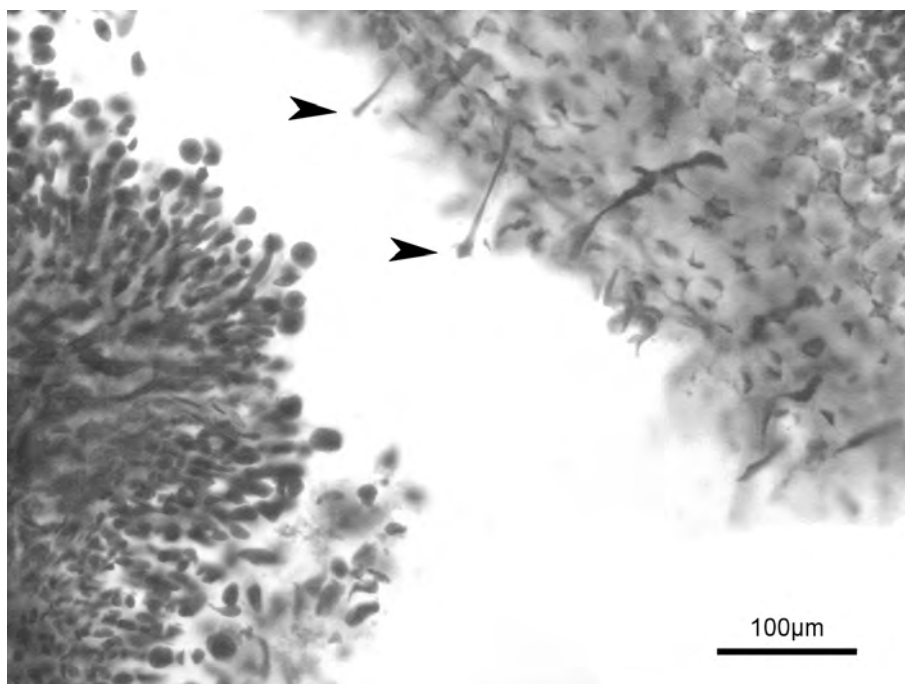
soort	inzameling	code
<i>Gracilaria canaliculata</i>	The Wreck, 23 september 2003	DHO48
<i>Gracilaria corticata</i> (J. Agardh) J. Agardh	The Wreck, 27 september 2003	DHO196
<i>Gracilaria debilis</i> (Forrskål) Børgesen	Hoon's Bay, 28 september 2003	DHO228
<i>Gracilaria textorii</i> (Suringar) De Toni	Hoon's Bay, 24 september 2003	DHO106
	The Wreck, 27 september 2003	DHO202
	Hoon's Bay, 28 september 2003	DHO234
	Hoon's Bay, 28 september 2003	DHO246
	Eagle Bay, 30 september 2003	DHO314
	Eagle Bay, 1 oktober 2003	DHO341

Fredericq *et al.* (1999) beschouwen zeven genera binnen de Gracilariales: de parasitaire genera *Gracilariophila* Setchell & Wilson en *Congracilaria* Yamamoto, en de vrijlevende *Gracilariopsis* Dawson, *Gracilaria* Greville, *Hydropuntia* Montagne, *Melanthalia* Montagne en *Curdiea* Harvey. (Bellorin *et al.*, 2002) beschouwt *Hydropuntia* als synoniem van *Gracilaria*.

In een zeer recente studie (Gurgel & Fredericq, 2004) worden de Gracilariales op basis van *rbcL* sequenties opgedeeld in drie clades: een clade met de ancestrale antiboreale genera *Curdiea* en *Melanthalia*, een clade die overeenkomt met *Gracilariopsis* en tenslotte een clade die overeenkomt met *Gracilaria sensu lato* (*Gracilaria* en *Hydropuntia*). Binnen *Gracilaria sensu lato* worden negen monofyletische groepen onderscheiden. Twee van deze groepen vormen samen een monofyletische clade waarbinnen alle soorten van *Hydropuntia* zich bevinden. Op basis hiervan werd het genus *Hydropuntia* opnieuw opgericht.

Specimens DHO106 en DHO246 hebben een korte stipes en een afgeplatte onregelmatig vertakte lamina, waarop cystocarpen aanwezig zijn. Voor de zuidelijke Arabische kust zijn drie bladvormige Gracilariales gerapporteerd: *Hydropuntia rangiferina* (Kützinger) Gurgel & Fredericq,

Gracilaria textorii (Suringar) De Toni en *Gracilaria foliifera* (Forsskål) Børgesen. In de cystocarpen van specimen DHO246 is geen duidelijke grens zichtbaar tussen de gonimoblastmassa en de carposporangia, en de tubulaire cellen tussen carposporofyt en pericarp komen zowel lateraal als bovenaan voor (zie Figuur 38). Hieruit kan besloten worden dat het om *Gracilaria sensu stricto* gaat (Gurgel & Fredericq, 2004). De andere soorten met afgeplatte laminae, *Gracilaria foliifera* en *Gracilaria textorii* zijn moeilijk van elkaar te onderscheiden (May, 1948). De specimens werden uiteindelijk als *Gracilaria textorii* geïdentificeerd op basis van de relatief dunne cortex (drie cellagen). De cortex bij *Gracilaria foliifera* is volgens Jones (1986) zes to acht cellagen dik.



Figuur 38: Tubulaire nutritieve cellen (zie pijltjes) tussen pericarp en carposporofyt bij *Gracilaria textorii* (DHO246).

1.2.7 Halymeniales

1.2.7.1 Halymeniaceae

Tabel 27: Halymeniaceae

soort	inzameling	code
<i>Carpopeltis maillardii</i> (Montagne & Millardet) Chiang	Hoon's Bay, 28 september 2003	DHO233
	Eagle Bay, 30 september 2003	DHO313
	Eagle Bay, 1 oktober 2003	DHO356
<i>Cryptonemia coriacea</i> Schmitz	Eagle Bay, 30 september 2003	DHO288
<i>Halymenia maculata</i> J. Agardh	Hoon's Bay, 24 september 2003	DHO114
<i>Halymenia porphyraeformis</i> Parkinson	The Wreck, 22 september 2003	DHO12

1.2.7.2 Sebdeniaceae

Tabel 28: Sebdeniaceae

soort	inzameling	code
<i>Sebdenia flabellata</i> (J. Agardh) Parkinson	Hoon's Bay, 24 september 2003	DHO79
	Hoon's Bay, 24 september 2003	DHO91
	Hoon's Bay, 24 september 2003	DHO98
	Hoon's Bay, 24 september 2003	DHO132

1.2.8 Nemaliales

1.2.8.1 Galaxauraceae

Tabel 29: Galaxauraceae

soort	inzameling	code
<i>Galaxaura marginata</i> (Ellis & Solander) Lamouroux	The Wreck, 22 september 2003	DHO22
	Hoon's Bay, 24 september 2003	DHO88
<i>Galaxaura obtusata</i> (J. Ellis & Solander) Lamouroux	Hoon's Bay, 28 september 2003	DHO238
<i>Scinaia tsinglanensis</i> Tseng	Hoon's Bay, 30 september 2003	DHO316

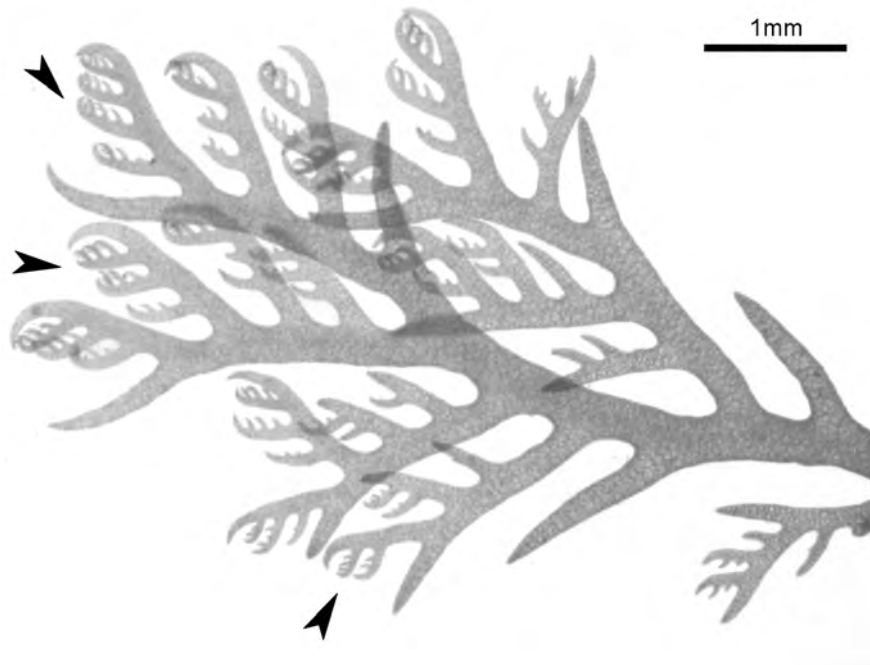
1.2.9 Plocamiales

1.2.9.1 Plocamiaceae

Tabel 30: Plocamiaceae

soort	inzameling	code
<i>Plocamium</i> cf. <i>beckeri</i> Schmitz ex Simons	Eagle Bay, 30 september 2003	DHO302
<i>Plocamium fimbriatum</i> Wynne	Hoon's Bay, 24 september 2003	DHO89
	Hoon's Bay, 25 september 2003	DHO142
	Sadah, 26 september 2003	DHO162
	Eagle Bay, 30 september 2003	DHO298

Specimen DHO302 heeft zeer fijne takjes (maximaal 0,5 mm diameter) die breed uitwaaiëren, wat doet denken aan *Plocamium beckeri* Schmitz ex Simons. De alternerende groepjes lateralen van *Plocamium beckeri* bestaan echter uit twee tot drie ramuli Stegenga *et al.* (1997), terwijl er bij specimen DHO302 soms vier ramuli voorkomen in één groepje (zie Figuur 39). Ter vergelijking werd materiaal van *Plocamium beckeri* bestudeerd afkomstig van Sodwana Bay, Kwazulu-Natal, Zuid-Afrika (Herbarium Universiteit Gent, KZN330). Bij deze specimen waren er telkens drie ramuli aanwezig, groepjes met twee of vier ramuli werden niet waargenomen.

Figuur 39: *Plocamium* cf. *beckeri* (DHO302).

1.2.10 Rhodymeniales

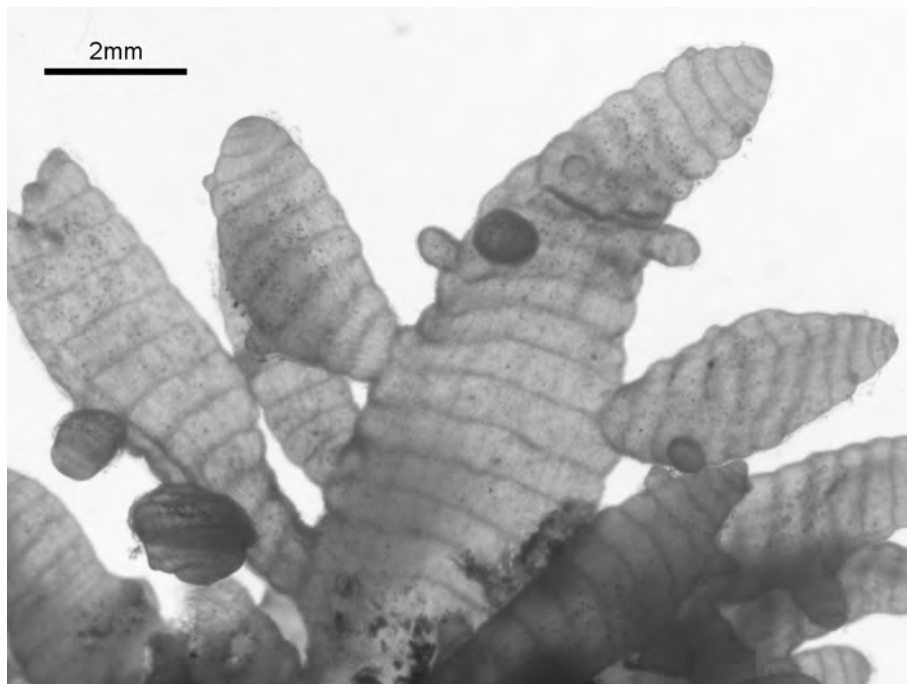
1.2.10.1 Champiaceae

Tabel 31: Champiaceae

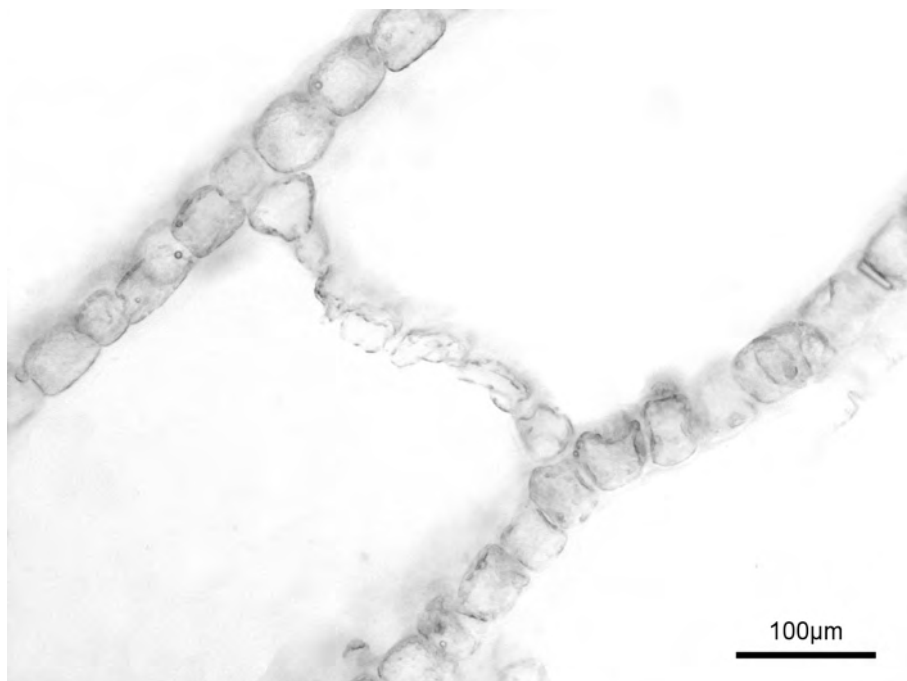
soort	inzameling	code
<i>Champia indica</i> Børgesen	Hoon's Bay, 24 september 2003	DHO99
<i>Champia globulifera</i> Børgesen	Hoon's Bay 24 september 2003	DHO105
<i>Champia parvula</i> (C. Agardh) Harvey	The Wreck, 29 september 2003	DHO277
	Eagle Bay, 30 september 2003	DHO287
	Eagle Bay, 30 september 2003	DHO303
	Eagle Bay, 1 oktober 2003	DHO343
<i>Champia compressa</i> Kützing	Hoon's Bay, 28 september 2003	DHO255

Champia vieillardii Kützing en *Champia compressa* Harvey zijn morfologisch zeer gelijkaardig: beide soorten zijn afgeplat en de diafragma's liggen zeer dicht opeen waardoor de segmenten tot zes maal zo lang als breed zijn (Stegenga *et al.*, 1997). Ze verschillen echter in het aantal cellen tussen het dorsaal en het ventraal oppervlak in de diafragma's (Abbott, 1999). Bij *C. vieillardii* zijn er twee of drie cellen tussen de twee oppervlakken, bij *C. compressa* tot 18 (Millar, 1990). Bij specimen DHO255 zijn steeds meer dan drie cellen aanwezig (zie Figuur 41).

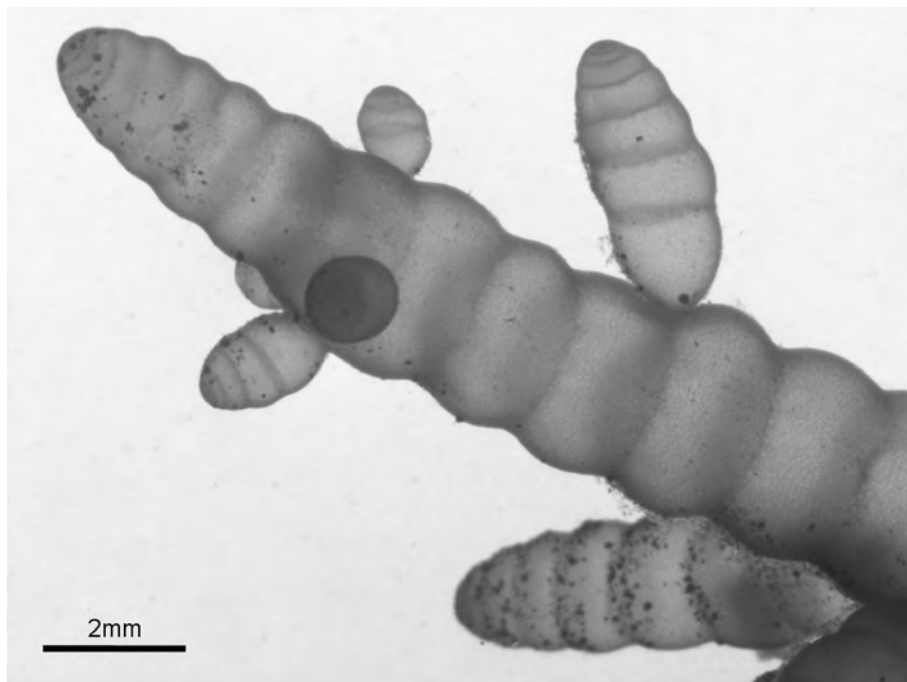
C. indica en *C. globulifera* hebben ronde assen. Volgens Jaasund (1976) is de cortex van *C. indica* monostromatisch, terwijl die van *C. globulifera* distromatisch is. Uit de bijhorende illustratie in Jaasund (1976) blijkt dat de buitenste cortexlaag van *C. globulifera* opgebouwd is uit kleine cellen die verspreid tussen de grotere cellen van de binnenste cortexlaag liggen (zie Figuur 45). Wynne (2001b) meldt dat op de hoeken van de cortexcellen bij *C. indica* kleinere cellen afgesplitst worden (zie Figuur 43). Deze soorten zijn dus moeilijk te onderscheiden op basis van de bouw van de cortex. Betere kenmerken om *C. indica* te onderscheiden van *Champia globulifera* zijn de duidelijke constricties ter hoogte van de diafragma's (zie Figuur 42) en de dikke pectinoïde matrix (zie Figuur 43) (Jaasund, 1976; Wynne, 2001b).



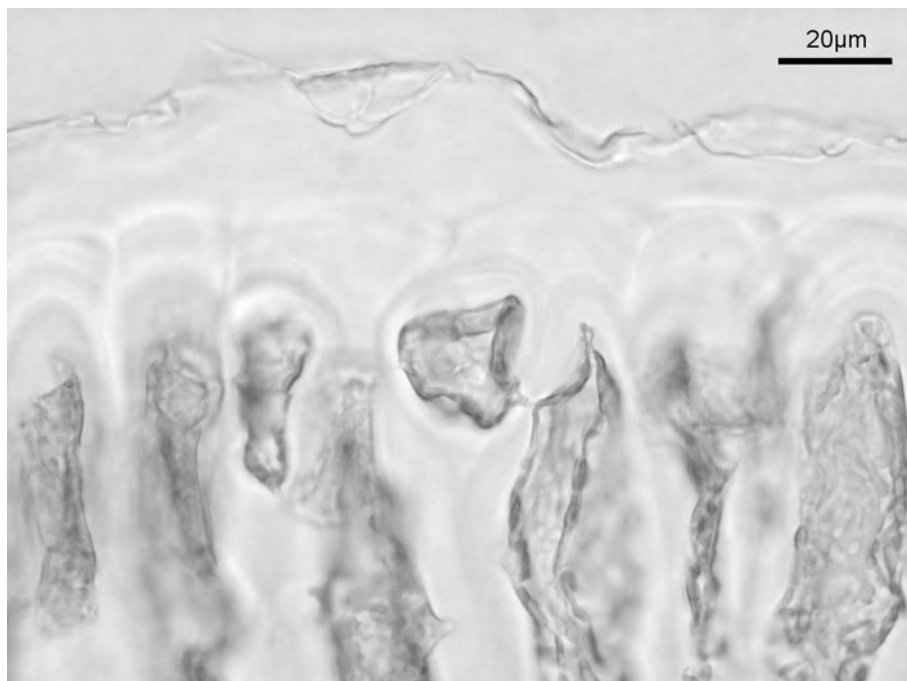
Figuur 40: *Champia compressa* (DHO255).



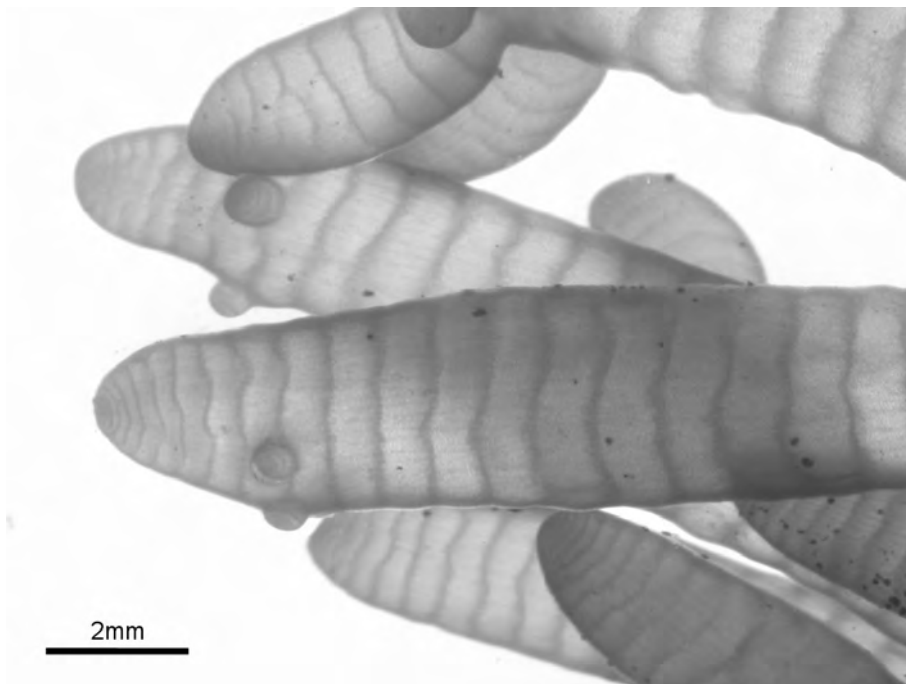
Figuur 41: Dwarse doorsnede doorheen een diafragma van *Champia compressa* (DHO255).



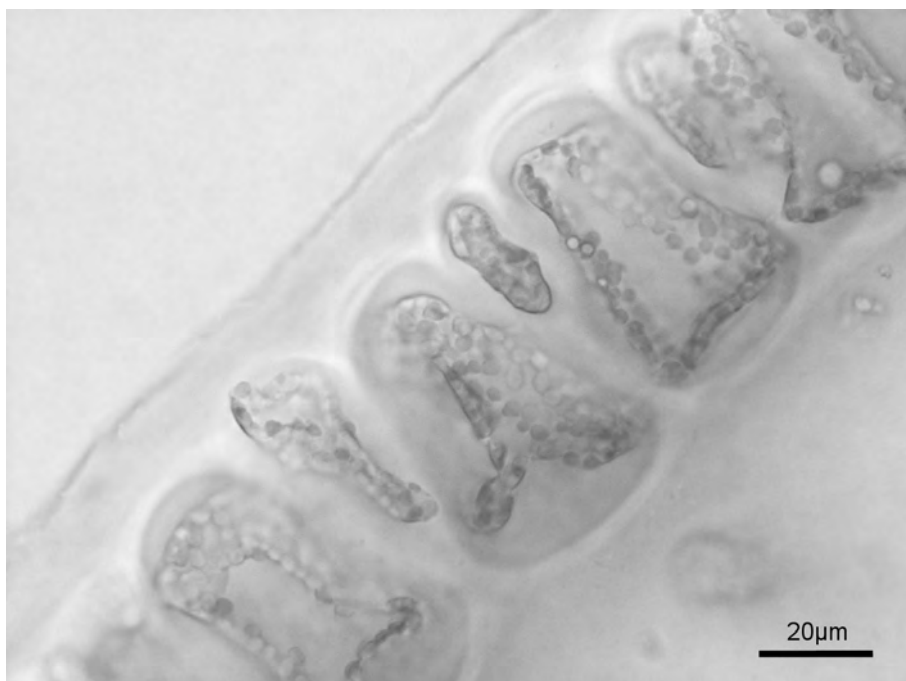
Figuur 42: *Champia indica* (DHO99).



Figuur 43: Dwarse doorsnede doorheen de cortex van *Champia indica* (DHO99). Bemerkt de afsplitsing van kleine cellen en de dikke pectinoïde matrix.



Figuur 44: *Champia globulifera* (DHO105).



Figuur 45: Dwarse doorsnede doorheen de cortex van *Champia globulifera* (DHO105).

1.2.10.2 Faucheaceae

Tabel 32: Faucheaceae

soort	inzameling	code
<i>Gloiocladia</i> cf. <i>halymenioides</i> (Harvey) Norris	Hoon's Bay, 28 september 2003	DHO239

1.2.10.3 Lomentariaceae

Tabel 33: Lomentariaceae

soort	inzameling	code
<i>Gelidiopsis repens</i> (Kützting) Weber-van Bosse	Hoon's Bay, 28 september 2003	DHO262
	Eagle Bay, 30 september 2003	DHO304
	Hoon's Bay, 30 september 2003	DHO326
<i>Gelidiopsis variabilis</i> (J. Agardh) Schmitz	Eagle Bay, 1 oktober 2003	DHO333
	The Wreck, 27 september 2003	DHO197
	The Wreck, 27 september 2003	DHO211
	The Wreck, 29 september 2003	DHO274

1.2.10.4 Rhodymeniaceae

Tabel 34: Rhodymeniaceae

soort	inzameling	code
<i>Botryocladia skottsbergii</i> (Børgesen) Levring	Hoon's Bay, 28 september 2003	DHO256
<i>Chrysymenia grandis</i> Okamura	The Wreck, 22 september 2003	DHO20
	Hoon's Bay, 24 september 2003	DHO97
	Hoon's Bay, 24 september 2003	DHO103
	Eagle Bay, 1 oktober 2003	DHO371
<i>Rhodymenia dissecta</i> Børgesen	Hoon's Bay, 28 september 2003	DHO229
	Hoon's Bay, 28 september 2003	DHO242

1.3 Chlorophyceae

1.3.1 Bryopsidales

1.3.1.1 Bryopsidaceae

Tabel 35: Bryopsidaceae

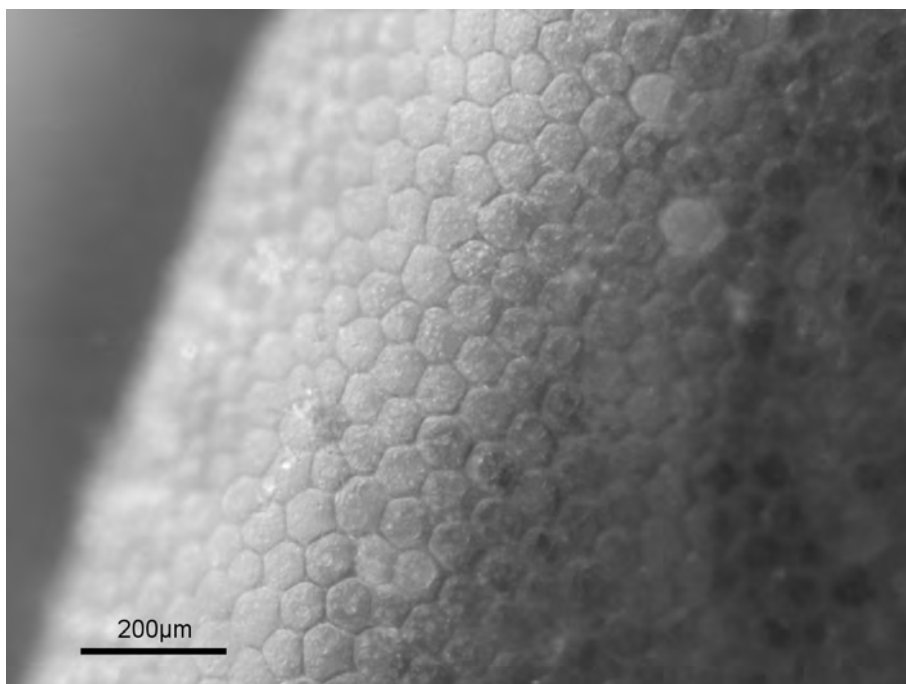
soort	inzameling	code
<i>Bryopsis maxima</i> Okamura	The Wreck, 23 september 2003	DHO47

1.3.1.2 Pseudocodiaceae

Tabel 36: Pseudocodiaceae

soort	inzameling	code
<i>Pseudocodium devriesii</i> Weber-van Bosse	Hoon's Bay, 24 september 2003	DHO102

Op dit moment zijn er drie soorten beschreven in het genus *Pseudocodium* Weber-van Bosse: *Pseudocodium devriesii* Weber-van Bosse, *Pseudocodium australasicum* Womersley en *Pseudocodium floridanum* C.J. Dawes & A.C. Mathieson (Guiry & Nic Dhonncha, 2004). Specimen DH0102 heeft duidelijke constricties in de thallus waardoor kan uitgesloten worden dat het om *Pseudocodium floridanum* gaat (Dawes & Mathieson, 1972). De utrikels van specimen DHO102 zijn 50 tot 80 μm breed (zie Figuur 46), wat overeenkomt met de waarde die voor *Pseudocodium devriesii* opgegeven is in Dawes & Mathieson (1972) (45-80 μm). De utrikels van *Pseudocodium australasicum* zijn slechts 13-28 μm breed (Dawes & Mathieson, 1972) waardoor ook deze soort met zekerheid kan uitgesloten worden.



Figuur 46: Oppervlaktezicht van de corticale cellen bij *Pseudocodium devriesii* (DHO102).

1.3.1.3 Caulerpaceae

Tabel 37: Caulerpaceae

soort	inzameling	code
<i>Caulerpa brachypus</i> Harvey forma <i>parvifolia</i> (Harvey) Cribb	Eagle Bay, 1 oktober 2003	DHO362
<i>Caulerpa cupressoides</i> (Vahl) C. Agardh	Sadah, 26 september 2003	DHO179
<i>Caulerpa mexicana</i> Sonder ex Kützing	Hoon's Bay, 24 september 2003	DHO121
<i>Caulerpa racemosa</i> (Forsskål) J. Agardh var. <i>laetevirens</i> (Montagne) Weber-van Bosse	Aquarium, 22 september 2003	DHO45
	Sadah, 26 september 2003	DHO178
<i>Caulerpa peltata</i> Lamouroux	The Wreck, 22 september 2003	DHO29
	Hoon's Bay, 24 september 2003	DHO118
<i>Caulerpa scalpelliformis</i> (R. Brown ex Turner) C. Agardh	The Wreck, 23 september 2003	DHO72
	Hoon's Bay, 24 september 2003	DHO119
	Eagle Bay, 1 oktober 2003	DHO374
<i>Caulerpa webbiana</i> Montagne	The Wreck, 23 september 2003	DHO71

1.3.1.4 Codiaceae

Tabel 38: Codiaceae

soort	inzameling	code
<i>Codium arabicum</i> Kützing	The Wreck, 27 september 2003	DHO218
<i>Codium</i> cf. <i>cicatrix</i> P.C. Silva	Eagle Bay, 1 oktober 2003	DHO360
<i>Codium duthieae</i> P.C. Silva	The Wreck, 22 september 2003	DHO8
	The Wreck, 22 september 2003	DHO6
	Eagle Bay, 1 oktober 2003	DHO340
	The Wreck, 23 september 2003	DHO56
<i>Codium dwarkense</i> Børgesen	The Wreck, 27 september 2003	DHO194
	The Wreck, 22 september 2003	DHO7
	Hoon's Bay, 24 september 2003	DHO117
	The Wreck, 27 september 2003	DHO217
	The Wreck, 29 september 2003	DHO271
	The Wreck, 22 september 2003	DHO1
<i>Codium latum</i> Suringar	The Wreck, 22 september 2003	DHO15
<i>Codium</i> cf. <i>minus</i> (Schmidt) P. Silva	The Wreck, 22 september 2003	DHO9
<i>Codium</i> cf. <i>platylobium</i> Areschoug	The Wreck, 22 september 2003	

Tijdens de losse inzamelingen werden enkele interessante specimens van het genus *Codium* aangetroffen. Specimen DHO1 heeft een grote afgeplatte en tot drie maal dichotoom vertakte thallus. Het herbariumexemplaar is ruim 40 cm hoog en tot 25 cm breed ter hoogte van de dichotomieën (zie Figuur 47). Op basis van deze opvallende morfologie werd dit specimen als *Codium latum* Suringar geïdentificeerd. Silva (1959b) merkt op dat *Codium platylobium* Areschoug en *Codium latum* nauw verwant zijn, maar toch makkelijk van elkaar te onderscheiden. Bij *Codium platylobium* is de thallus tot acht maal dichotoom vertakt, met lineaire of lanceolate segmenten. De thallus van *Codium latum* daarentegen is enkelvoudig tot maximaal drie maal vertakt, met reniforme, falcate of cuneate segmenten. Op basis van de utrikels kan DHO1 niet met zekerheid tot één van beide soorten toegekend worden. De utrikels van *Codium platylobium* zijn (375-)500-750(-840) μm lang en (65-)115-330(-460) breed (Silva, 1959b), de utrikels van *Codium latum* zijn gemiddeld iets kleiner: 400-600 μm lang en 50-100(-160) μm breed (Yoshida, 1998). De utrikels van specimen DHO1 zijn 350-600 μm lang en 130-200 μm breed. *Codium latum* werd voorheen gerapporteerd voor Jemen, India en Japan (Guiry & Nic Dhonncha, 2004).

Specimen DHO9 lijkt morfologisch zeer sterk op *Codium platylobium* Areschoug. De thallus is afgeplat, tot vijf maal dichotoom vertakt, met lineaire segmenten tussen de dichotomieën en gepunte terminale segmenten (zie Figuur 48). De utrikels wijken echter af van de beschrijving in Silva (1959b) en Stegenga *et al.* (1997). De utrikels van DHO9 zijn tot 1400 μm lang, terwijl in de beschrijvingen een maximale lengte van 840 μm wordt vermeld. Bij het materiaal uit Zuid-Afrika (KZN2K4 10) werd een maximale lengte van 620 μm gevonden. *Codium platylobium* werd voorheen enkel gerapporteerd van Zuid-Afrika (Guiry & Nic Dhonncha, 2004).

Zowel *Codium latum* als *Codium platylobium* zijn nooit in de noordelijke Indische Oceaan waar-

genomen en hebben dus mogelijk een disjuncte verspreiding. Om na te gaan of de specimens uit Oman verwant zijn met de gelijkaardige specimens uit Japan en Zuid-Afrika werd een moleculaire analyse uitgevoerd. Zie blz. 77 voor een bespreking van de resultaten van deze studie.

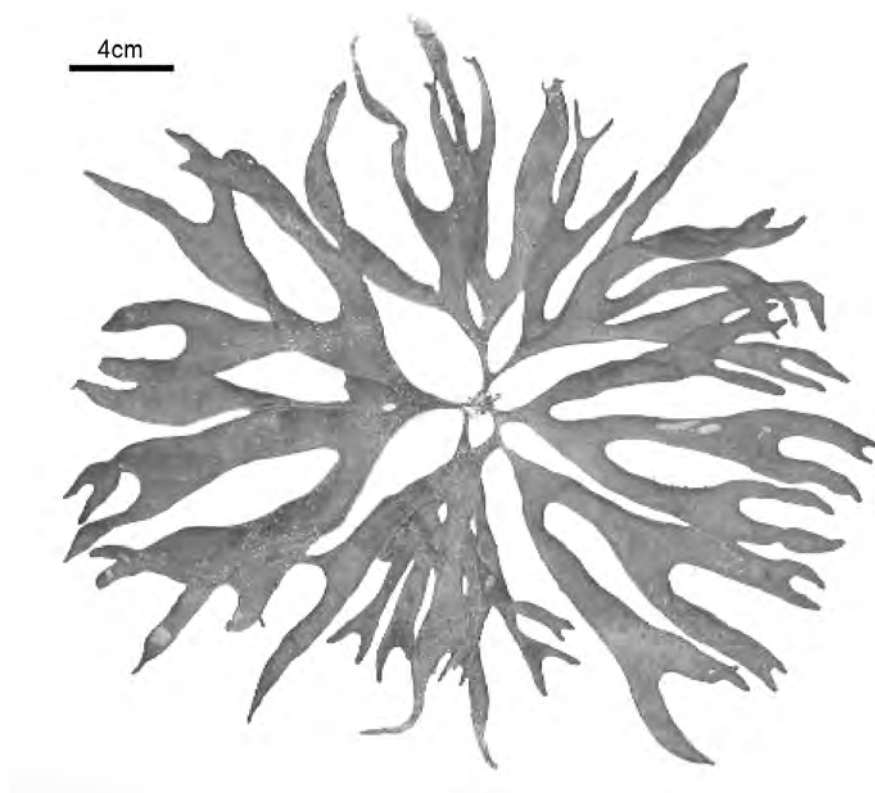
De beschrijvingen in de literatuur van *Codium duthieae* P.C. Silva en *Codium decorticatum* (Woodward) Howe zijn zeer gelijkend (Silva, 1959a,b; Schils, 1997) (zie Tabel 39). Silva *et al.* (1999) merkt op dat de groep van *Codium* soorten rond *Codium decorticatum* veel makkelijker te herkennen is dan de soorten binnen deze groep. Hij vermoedt dat het verspreidingsgebied van *Codium decorticatum* beperkt is tot de warme wateren van de Atlantische Oceaan en de Middellandse Zee. Om die reden werden de specimens uit Dhofar als *Codium duthieae* geïdentificeerd.

Tabel 39: Vergelijking tussen de morfologische en anatomische kenmerken van *Codium duthieae* P.C. Silva en *Codium decorticatum* (Woodward) Howe. Naar Silva (1959a,b); Guiry & Nic Dhonncha (2004).

	<i>Codium duthieae</i>	<i>Codium decorticatum</i>
verspreiding	Namibië, Zuid-Afrika, Kenia, Mozambique, Australië, Tasmanië	Portugal, Marocco, Azoren, Canarische Eilanden, Spanje, Balearen, Frankrijk, Italië, Griekenland, Turkije, Egypte, Tunesië, Algerije, Caraïben, North Carolina, South Carolina, Florida, Belize, Costa Rica, Venezuela, Tobago, Mauritanië, Senegal, Sierra Leone, Angola, Namibië, Brazilië, Uruguay, Hawaii, Sri Lanka, India, Pakistan, Jemen, Somalië, Kenia, Tanzania, Seychellen
grootte thallus	tot 60 cm	tot 1(-1,5) m
vertakkingspatroon	dichotoom vertakt, takken rond, enkel afgeplat ter hoogte van de dichotomieën of volledig afgeplat	dichotoom vertakt, takken rond, enkel afgeplat ter hoogte van de dichotomieën of volledig afgeplat
interdichotomieën	3-14 mm breed	6-25 mm breed
dichotomieën	tot 40 mm breed	tot 6(-9) cm breed
lengte utrikels	800-1800 μm	(790-)1100-1750(-2000) μm
breedte utrikels	(130-)176-500(-720) μm	(115-)220-500(-850) μm



Figuur 47: *Codium latum* (DHO1).



Figuur 48: *Codium* cf. *platylobium* (DHO9).

1.3.2 Cladophorales

1.3.2.1 Cladophoraceae

Tabel 40: Cladophoraceae

soort	inzameling	code
<i>Chaetomorpha antennina</i> (Bory de Saint-Vincent) Kützting	Eagle Bay, 29 september 2003	DHO283
<i>Cladophora ohkuboana</i> Holmes	The Wreck, 22 september 2003	DHO16
	The Wreck, 23 september 2003	DHO54
	Hoon's Bay, 24 september 2003	DHO109
	Hoon's Bay, 25 september 2003	DHO151
<i>Cladophora vagabunda</i> (Linnaeus) van den Hoek	The Wreck, 22 september 2003	DHO17

1.3.3 Siphonocladales

1.3.3.1 Valoniaceae

Tabel 41: Valoniaceae

soort	inzameling	code
<i>Valonia macrophysa</i> Kützting	The Wreck, 27 september 2003	DHO206
	Hoon's Bay, 30 september 2003	DHO320
<i>Valoniopsis pachynema</i> (G. Martens) Børgesen	The Wreck, 23 september 2003	DHO59

1.3.4 Ulvales

1.3.4.1 Ulvaceae

Tabel 42: Ulvaceae

soort	inzameling	code
<i>Ulva fasciata</i> Delile	Eagle Bay, 29 september 2003	DHO281
<i>Ulva lactuca</i> Linnaeus	Hoon's Bay, 25 september 2003	DHO144
<i>Ulva rigida</i> Linnaeus	Eagle Bay, 1 oktober 2003	DHO339

2 Moleculaire fylogenie

2.1 Genus *Codium*

Modeltest wees TVM+I+G (*transversional model including invariable sites and rate variation among sites*) aan als het best passende basesubstitutiemodel voor de *Codium* sequenties.

De waargenomen nucleotidfrequenties zijn A = 0,31246; C = 0,14218; G = 0,20964 en T = 0,33572. De transitie/transversie ratio bedraagt 0,8679. Van de 613 kenmerken (baseparen) zijn er 435 constant, 148 kenmerken zijn parsimonie-informatief en 30 kenmerken zijn niet parsimonie-informatief.

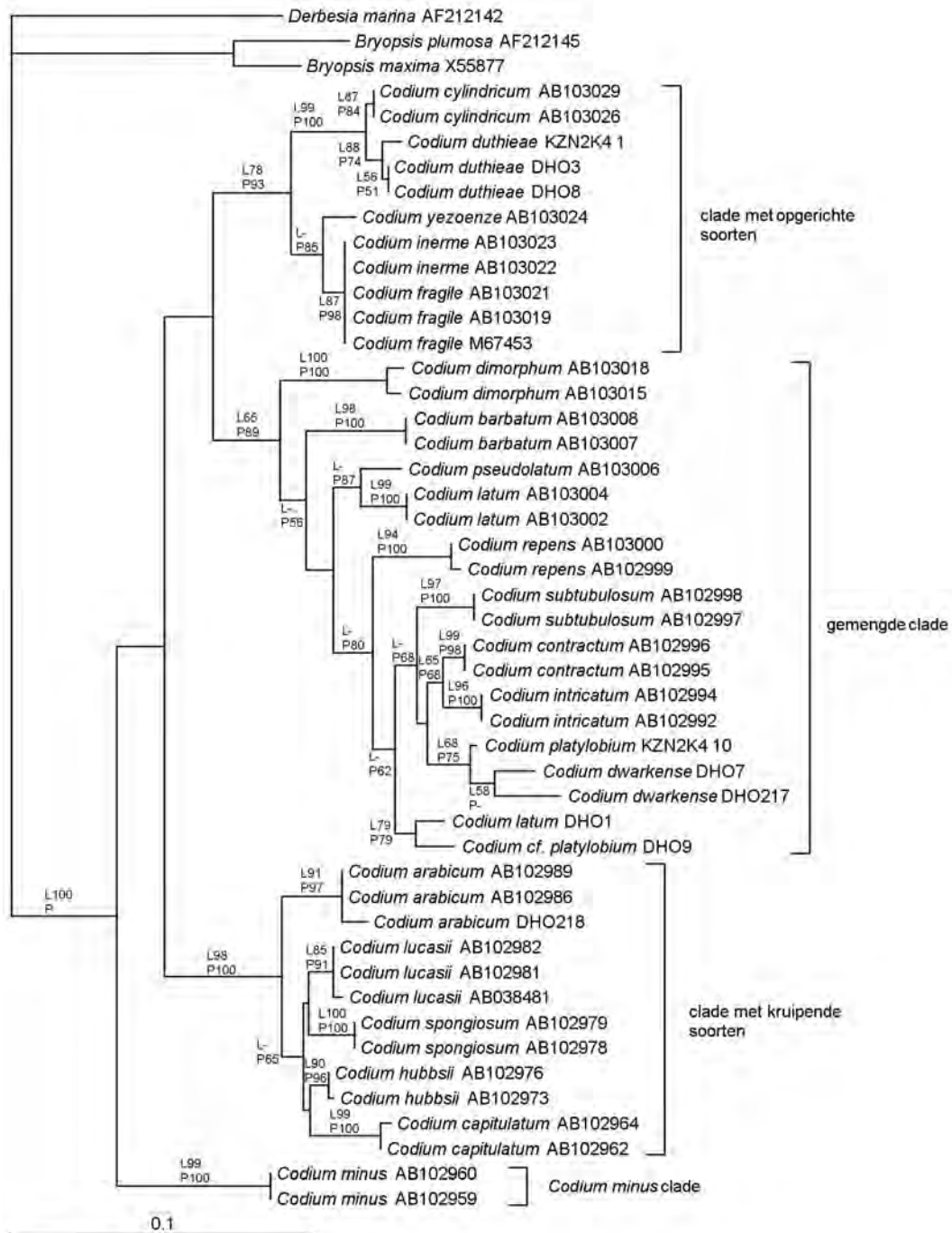
Met *maximum likelihood* (ML) werd één meest waarschijnlijke boom weerhouden, met score $-\ln \text{likelihood} = 4004,77959$ (zie Figuur 49). De lengte van de boom bedraagt 537 basesubstituties.

De *permutation tail probability* (PTP) test toonde aan dat het signaal in de sequentiegegevens significant de ruis overstemde ($P = 0,01$).

Zoals bij Shimada *et al.* (2004) kan de gereconstrueerde fylogenetische boom van het genus *Codium* onderverdeeld worden in vier clades: een basale *Codium minus* clade, een clade met kruipende soorten, een clade met opgerichte soorten en een clade met zowel kruipende als opgerichte soorten (zie Figuur 49).

Uit het fylogram blijkt dat specimen DHO1 (*Codium latum*) niet verwant is met *Codium latum* uit Japan en evenmin met *Codium platylobium* uit Zuid-Afrika. Specimen DHO9 (*Codium cf. platylobium*) is niet verwant met *Codium platylobium* uit Zuid-Afrika, wat verwacht werd op basis van de lengte van de utrikels.

De specimens van *Codium duthieae* P.C. Silva uit Oman en die uit Zuid-Afrika behoren wel tot dezelfde soort, wat ook het geval is voor de specimens van *Codium arabicum* Kützing uit Oman en uit Japan.



Figuur 49: Fylogram van de *maximum likelihood* analyse in het genus *Codium*. Maatstreek = basenpaarsubstituties per site. L = *bootstrap* waarde in de *maximum likelihood* analyse, P = *bootstrap* waarde in de *maximum parsimony* analyse.

2.2 Genus *Portieria*

Modeltest wees GTR+G (*general time reversible including rate variation among sites*) aan als het best passende basesubstitutiemodel voor de *Portieria* sequenties.

De waargenomen nucleotidefrequenties zijn A = 0,29620; C = 0,15210; G = 0,21310 en T = 0,33860. De transitie/transversie ratio bedraagt 2,525575. Van de 1171 kenmerken (baseparen) zijn er 886 constant, 174 kenmerken zijn parsimonie-informatief en 111 kenmerken zijn niet parsimonie-informatief.

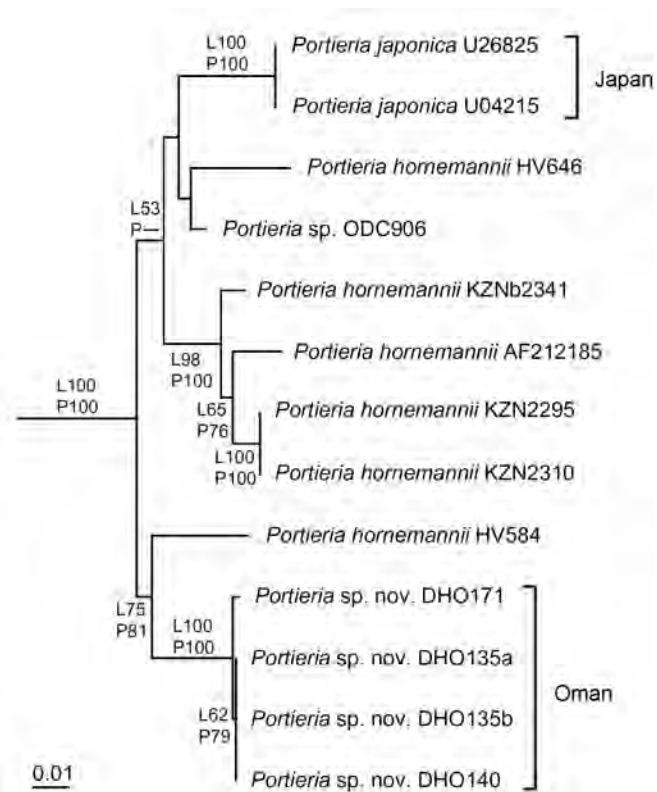
Met *maximum likelihood* (ML) werden twee meest (en even) waarschijnlijke bomen weerhouden, met score $-\ln \textit{likelihood} = 3608,54676$ (zie Figuur 50). De eerste van deze twee bomen werd geselecteerd voor interpretatie (zie Figuur 50). De lengte van de boom bedraagt 401 basesubstituties.

De *permutation tail probability* (PTP) test toonde aan dat het signaal in de sequentiegegevens significant de ruis overstemde ($P = 0,01$).

Uit de gereconstrueerde fylogenie blijkt duidelijk dat de op *Portieria japonica* gelijkende specimens uit Oman tot dezelfde soort behoren en niet verwant zijn met *Portieria japonica* uit Japan (zie Figuur 50).

Ook de specimens van *Portieria hornemannii* vertonen weinig verwantschap met elkaar en behoren waarschijnlijk tot een aantal verschillende soorten met een zeer gelijkaardige morfologie.

Het is in elk geval duidelijk dat het binnen dit soortencomplex niet mogelijk is verwantschappen af te leiden uit de huidig gehanteerde morfologische kenmerken.



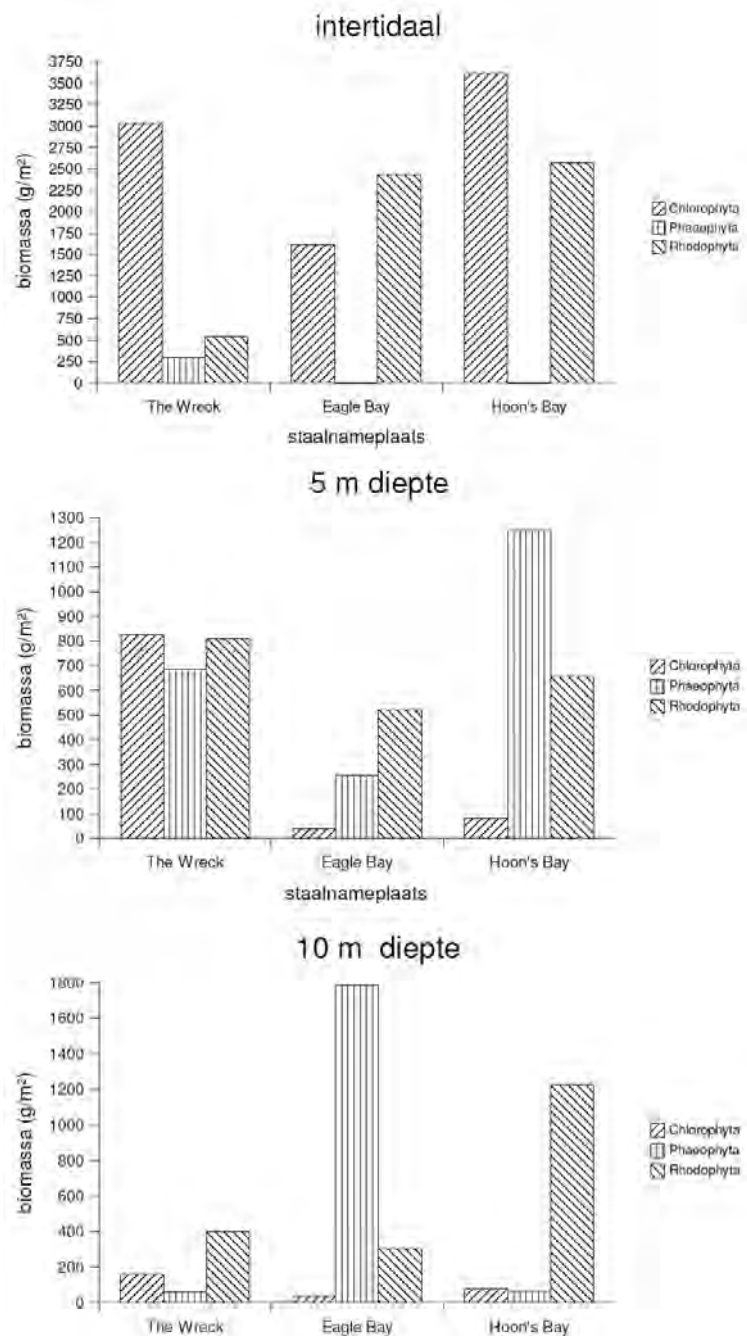
Figuur 50: Fylogram van de *maximum likelihood* analyse in het genus *Portieria*. Maatstreek = basenpaarsubstituties per site. L = *bootstrap* waarde in de *maximum likelihood* analyse, P = *bootstrap* waarde in de *maximum parsimony* analyse. De *outgroup* wordt niet weergegeven.

3 Biogeografie

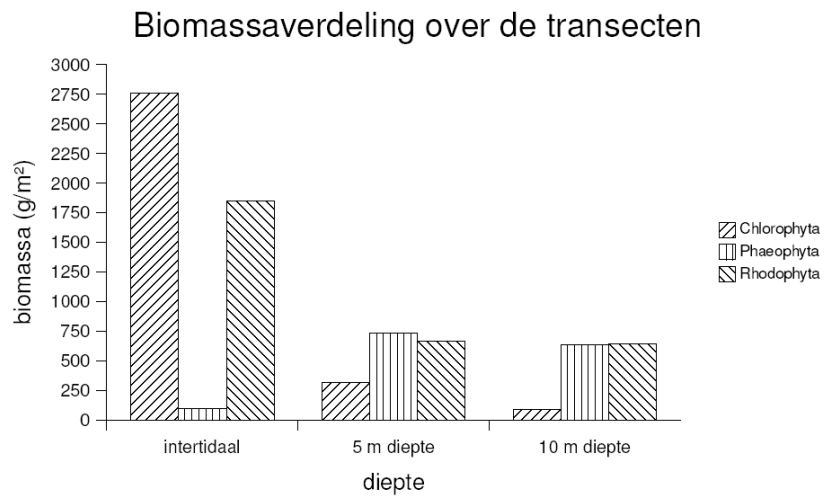
3.1 Biomassagegevens

In Figuur 51 wordt voor elk van de drie baaien per diepte (intertidaal, 5 m en 10 m) de biomassa van groen-, bruin- en roodwieren gegeven. De gemiddelde biomassa van groen-, bruin- en roodwieren op elke diepte is weergegeven in Figuur 52. Figuur 53 geeft dezelfde gegevens weer, maar dan procentueel.

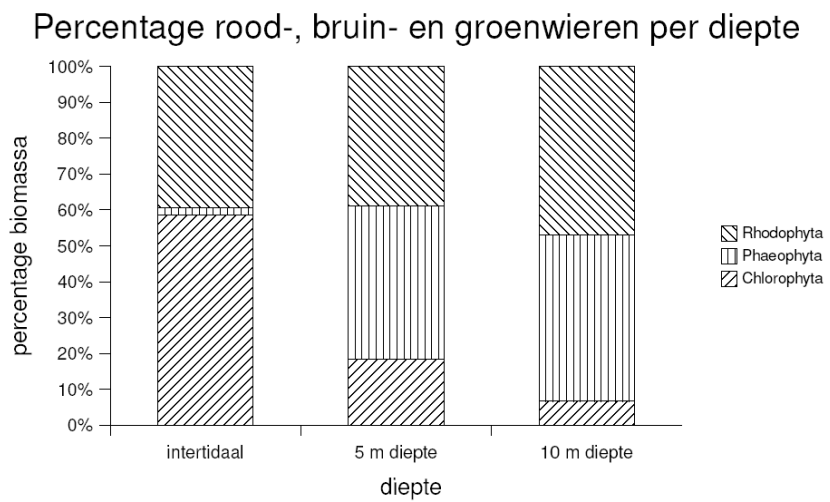
In Figuur 54, Figuur 55 en Figuur 56 wordt voor elke baai de biomassa voorgesteld van de meest abundante ($> 10 \text{ g/mm}^2$) wieren in het subtidaal.



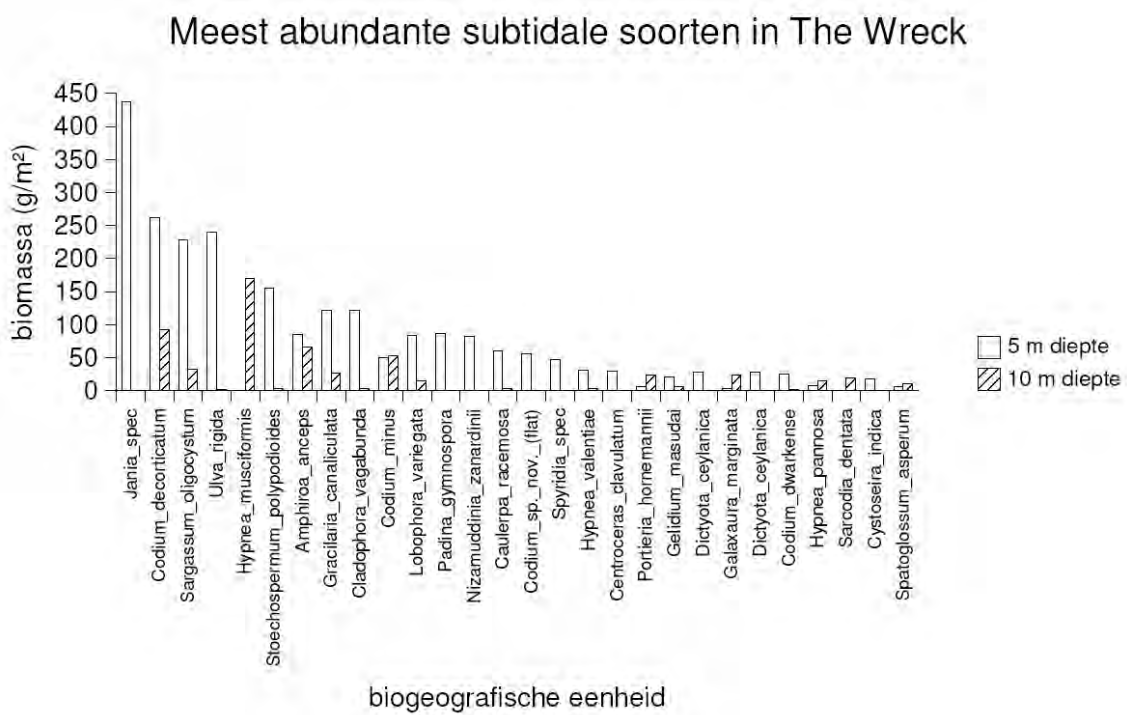
Figuur 51: Biomassa (versgewicht) van groen-, bruin- en roodwieren per staalnameplaats en per diepte.



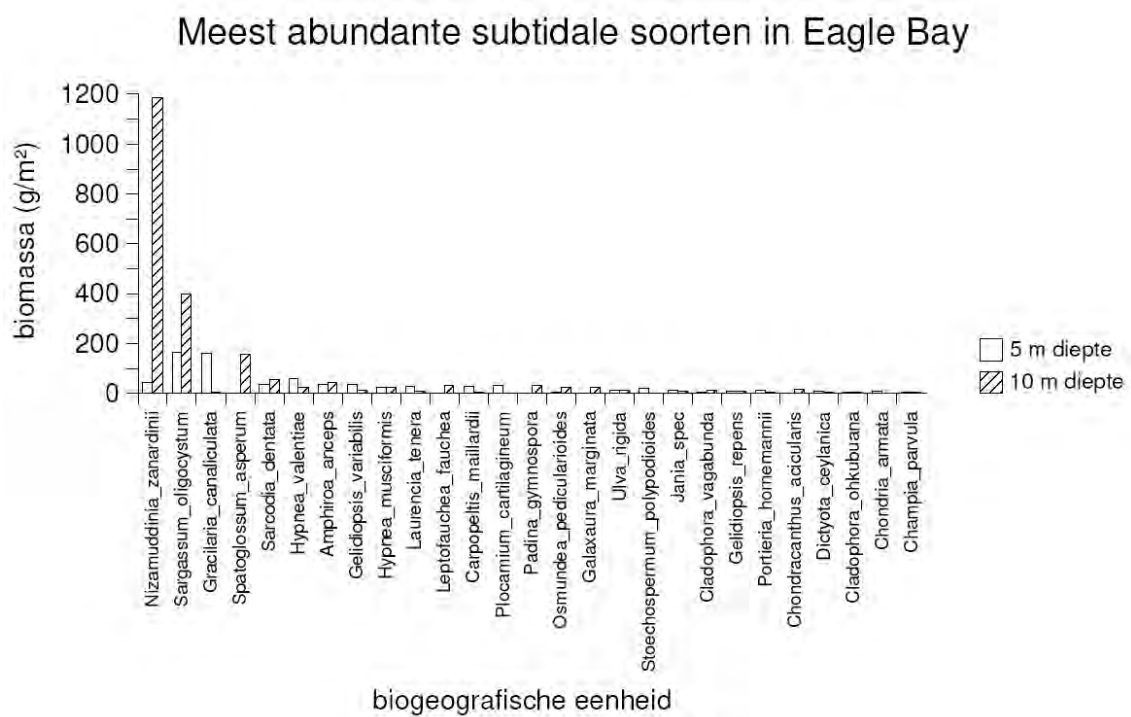
Figuur 52: Biomassa (versgewicht) van groen-, bruin- en roodwieren per staalnameplaats.



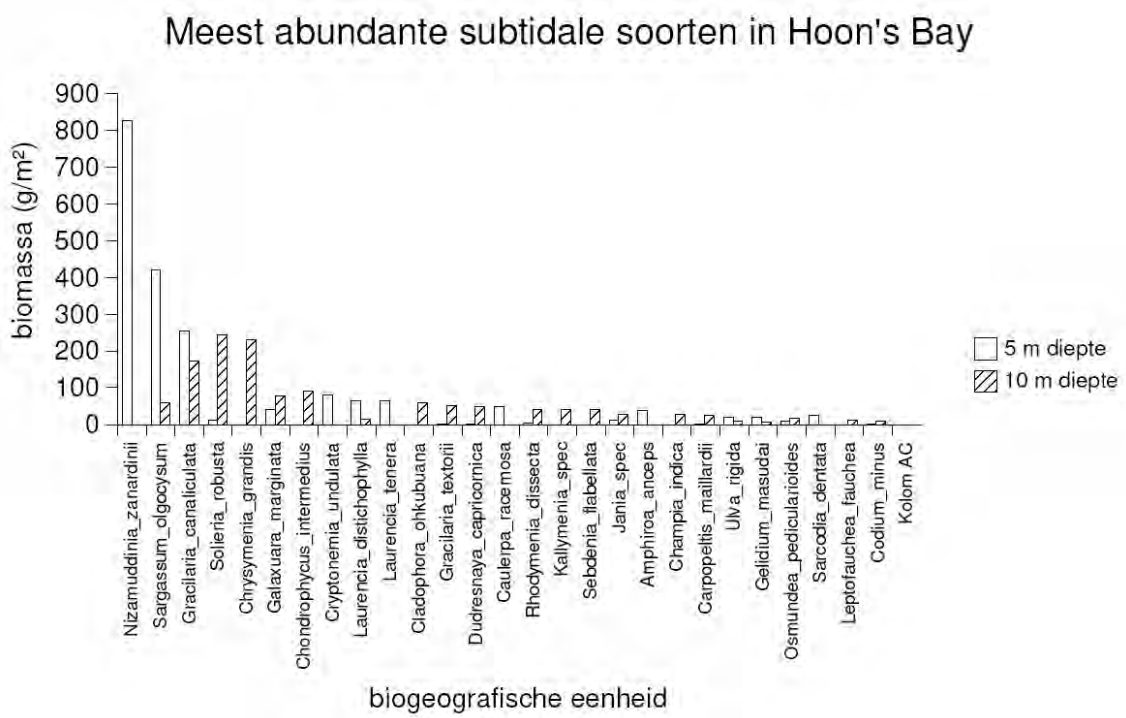
Figuur 53: Percentage biomassa (versgewicht) van groen-, bruin- en roodwieren per staalnameplaats.



Figuur 54: Biomassa's van de meest abundante wieren in het subtidaal van The Wreck.



Figuur 55: Biomassa's van de meest abundante wieren in het subtidaal van Eagle Bay.



Figuur 56: Biomassa's van de meest abundante wieren in het subtidaal van Hoon's Bay.

3.2 Ordinatie

De resultaten van de eerste DCA op de nominale dataset zijn weergegeven in Tabel 43 en Figuur 57. De gradiëntlengte is voor alle assen hoger dan 3 maal de standaarddeviatie wat wijst op een unimodale respons. De DCA blijkt dus een goede keuze te zijn. De verschillende symbolen in het ordinatiediagram komen overeen met de verschillende lokaliteiten: Dhofar, de Golf van Oman en de lokaliteiten beschreven in Schils & Coppejans (2003): de oostkust van Masirah (MEC), de westkust van Masirah (MWC), de zeegrasvelden van Masirah (MSG), de noordkust van Socotra (SNC), de noordkust van Socotra en de omringende eilanden (S&ONC), de zuidkust van Socotra en de omringende eilanden (SSC) en de zeegrasvelden van Socotra (SSG).

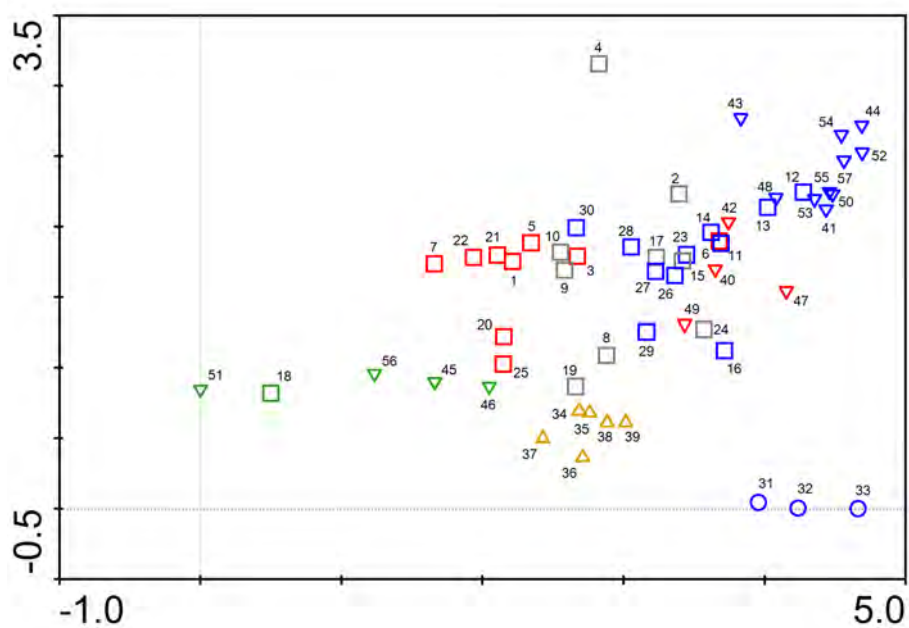
Tabel 43: Samenvatting van de eerste DCA ordinatie.

assen	1	2	3	4	totale inertie
eigenwaarden	0,487	0,403	0,297	0,228	8,981
gradiëntlengte	4,694	3,156	4,022	3,774	
cumulatief percentage variantie van soortendata	5,4	9,9	13,2	15,8	
som van alle eigenwaarden					8,981

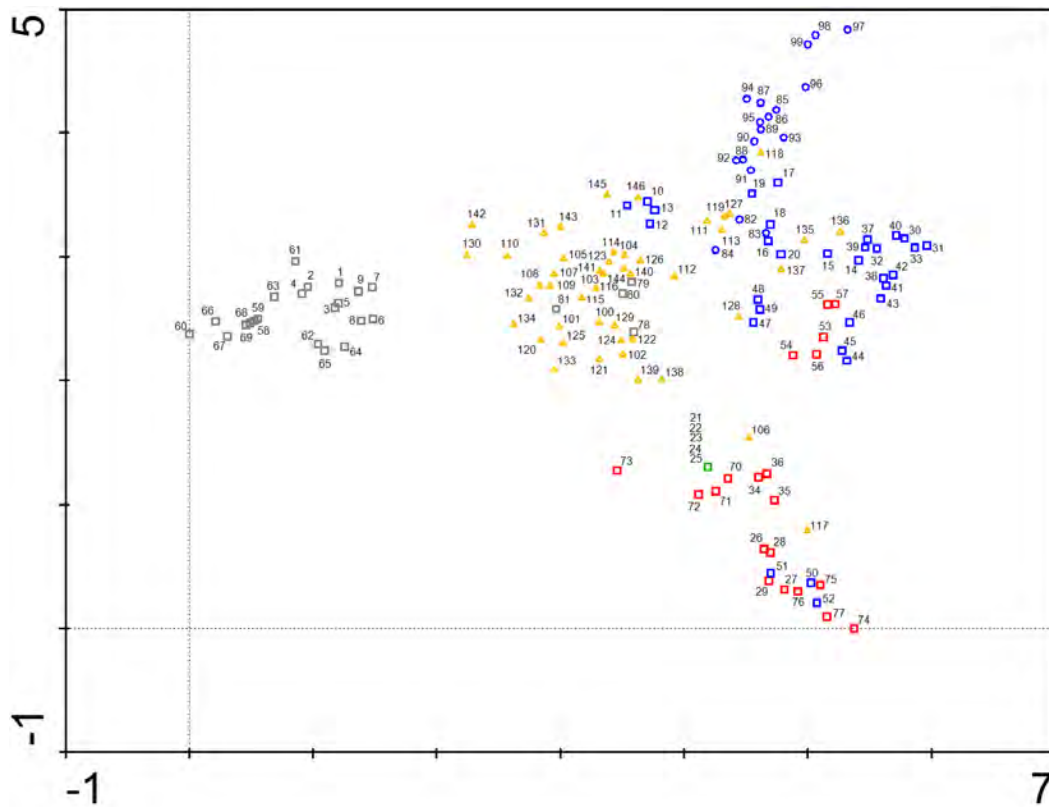
De resultaten van de tweede DCA op de dataset met biomassagegevens zijn weergegeven in Tabel 44 en Figuur 58. Ook bij deze analyse bleek de gradiëntlengte is voor alle assen hoger te zijn dan maal de standaarddeviatie.

Tabel 44: Samenvatting van de tweede DCA ordinatie.

assen	1	2	3	4	totale inertie
eigenwaarden	0,707	0,563	0,464	0,329	11,611
gradiëntlengte	5,964	4,833	5,260	5,365	
cumulatief percentage variantie van soortendata	6,1	10,9	14,9	17,8	
som van alle eigenwaarden					11,611



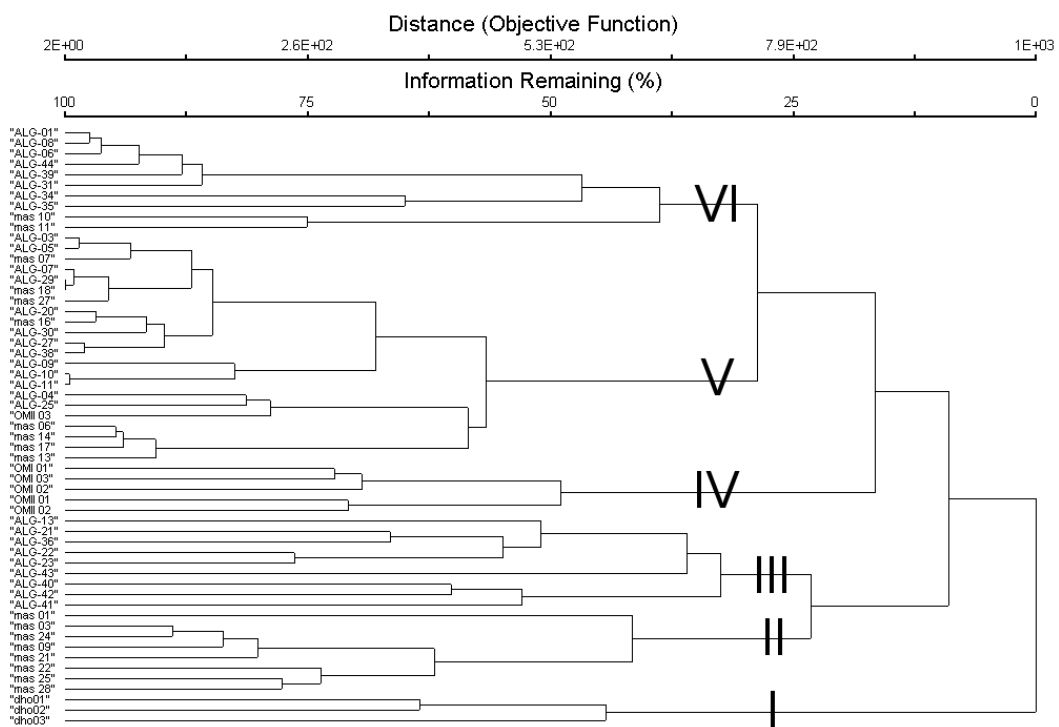
Figuur 57: Ordinatiediagram van de DCA analyse op de nominale dataset. Elk symbool komt overeen met een staalnameplaats. De volgende lokaliteiten worden onderscheiden (naar Schils & Coppejans 2003): Dhofar (blauwe cirkels), de oostkust van Masirah (blauwe omgekeerde driehoekjes), de zeegrasvelden van Masirah (groene omgekeerde driehoekjes), de Golf van Oman (gele driehoekjes), de noordkust van Socotra en de omliggende eilanden (grijze vierkantjes), de zuidkust van Socotra en de omliggende eilanden (blauwe vierkantjes), de noordkust van Socotra (rode vierkantjes) en de zeegrasvelden van Socotra (groen vierkantje).



Figuur 58: Ordinatiediagram van de DCA analyse op de kwantitatieve dataset. Elk symbool komt overeen met een kwadrant. De volgende localiteiten worden onderscheiden (naar Schils & Coppejans 2003): Dhofar (blauwe cirkels), de Golf van Oman (gele driehoekjes), de noordkust van Socotra en de omringende eilanden (grijze vierkantjes), de zuidkust van Socotra en de omringende eilanden (blauwe vierkantjes), de noordkust van Socotra (rode vierkantjes) en de zeegrasvelden van Socotra (groen vierkantje).

3.3 Clusteranalyse

In Figuur 63 wordt het resultaat van de clusteranalyse weergegeven. In het dendrogram werden zes clusters (I-VI) afgebakend voor de verdere biogeografische analyse. Deze zes clusters onderscheiden zich vanaf het 30% similariteitsniveau (zie Figuur 59). Dit niveau werd arbitrair gekozen.



Figuur 59: Dendrogram van de clusteranalyse op de nominale dataset.

3.4 Indicatorsoortenanalyse

In Tabel 45 worden alle biogeografische eenheden met significante ($p \leq 0,05$) indicatorwaarden weergegeven. De biogeografische eenheden werden gerangschikt naargelang de cluster waar ze het meest indicatief voor zijn.

Tabel 45: Indicatorwaarden van de biogeografische eenheden voor de clusters (I tot VI) van de clusteranalyse op de nominale dataset. Indicatorwaarden hoger dan 10 zijn vet weergegeven.

biogeografische eenheid	I	II	III	IV	V	VI	p
Cladophora_ohkubuana	100	0	0	0	0	0	0,0010
Codium_minus	100	0	0	0	0	0	0,0010
Dasya_scoparia	100	0	0	0	0	0	0,0010
Gelidium_masudai	100	0	0	0	0	0	0,0010
Gracilaria_caniculata	100	0	0	0	0	0	0,0010
Gracilaria_textorii	100	0	0	0	0	0	0,0010
Laurencia_distichophylla	100	0	0	0	0	0	0,0010
Sarcodia_dentata	100	0	0	0	0	0	0,0010
Ulva_fasciata	100	0	0	0	0	0	0,0010
Nizamuddiniana_zanardinii	79	1	0	0	1	0	0,0010
Sargassum_oligocystum	71	0	1	0	1	3	0,0010
Bryopsis_maxima	67	0	0	0	0	0	0,0030
Chondracanthus_acicularis	67	0	0	0	0	0	0,0030
Codium_decortcatum	67	0	0	0	0	0	0,0030
Gelidium_omanense	67	0	0	0	0	0	0,0030
Laurencia_tenera	67	0	0	0	0	0	0,0030
Leveillea_major	67	0	0	0	0	0	0,0030
Schizoseris_bombayensis	67	0	0	0	0	0	0,0030
Valonia_macrophyssa	67	0	0	0	0	0	0,0030
Cystoseira_indica	58	0	0	0	0	1	0,0060
Laurencia_majuscula	57	0	1	9	0	2	0,0040
Melanothamnus_somalensis	56	2	0	0	0	0	0,0040
Padina_gymnospora	54	21	0	0	1	1	0,0030
Galaxaura_marginata	51	13	10	0	0	0	0,0040
Gelidiopsis_variabilis	50	7	6	0	0	2	0,0100
Champia_parvula	46	0	1	17	0	7	0,0070
Portieria_hornemannii	45	3	20	0	2	0	0,0140
Hypnea_valentiae	44	0	1	16	1	7	0,0170
Valoniopsis_pachynema	42	6	0	0	2	0	0,0160
Cladophora_vagabunda	41	0	8	15	1	2	0,0200
Hypnea_musciformis	41	6	1	0	0	0	0,0290
Champia_indica	40	0	18	0	0	0	0,0240

vervolg zie volgende bladzijde

vervolg van de vorige bladzijde

biogeografische eenheid	I	II	III	IV	V	VI	p
Leptofauchea_fauchea	38	5	4	24	1	0	0,0200
Amphiroa_anceps	37	28	22	0	0	0	0,0320
Callithamnion_stuposum	33	0	0	0	0	0	0,0360
Caulerpa_webbiana	33	0	0	0	0	0	0,0360
Chondria_crassicaulis	33	0	0	0	0	0	0,0500
Chondrophycus_intermedius	33	0	0	0	0	0	0,0500
Chaetomorpha_antennina	33	0	0	0	0	0	0,0360
Cryptonemia_undulata	33	0	0	0	0	0	0,0500
Dasya_echinata	33	0	0	0	0	0	0,0500
Dictyopteris_divaricata	33	0	0	0	0	0	0,0360
Gloiocladia_halymenioides	33	0	0	0	0	0	0,0500
Griffithsia_globulifera	33	0	0	0	0	0	0,0360
Heterosiphonia_dubia	33	0	0	0	0	0	0,0500
Placophora_binderi	33	0	0	0	0	0	0,0500
Plocamium_cartilagineum	33	0	0	0	0	0	0,0360
Portieria_japonica	33	0	0	0	0	0	0,0500
Pseudogrinnellia_barrattiae	33	0	0	0	0	0	0,0500
Rhodymenia_dissecta	33	0	0	0	0	0	0,0500
Rhodymenia_sp1	0	100	0	0	0	0	0,0010
Rhodymenia_sonderi	0	88	0	0	0	0	0,0010
Plocamium_telfairiae	0	63	0	0	2	0	0,0030
Dictyota_crinata	0	53	5	0	1	0	0,0050
Calliblepharis_fimbriata	0	50	0	0	0	0	0,0110
Trichosolen_hainanensis	0	30	0	0	0	2	0,0230
Gracilaria_foliifera	0	29	3	0	0	0	0,0340
Halimeda_renschii	0	0	89	0	0	0	0,0010
Botryocladia_leptopoda	0	0	67	0	0	0	0,0020
Asteromenia_peltata	0	0	51	0	0	0	0,0020
Haloplegma_duperreyi	0	0	51	5	0	0	0,0030
Udotea_indica	0	0	41	0	0	33	0,0280
Coelarthrum_opuntia	0	0	36	0	0	2	0,0310
Neomeris_van-bosseae	0	0	36	0	0	11	0,0320
Sargassum_latifolium	0	7	36	0	0	0	0,0330
Zellera_tawallina	0	0	36	0	0	2	0,0290
Scinaia_moniliformis	0	3	35	0	0	0	0,0240
Callophycus_serratus	0	0	33	0	0	0	0,0170
Chamaedoris_auriculata	0	0	31	0	0	6	0,0360
Microdictyon_spec	0	0	29	0	1	0	0,0450
Pedobesia_simplex	0	0	22	0	0	0	0,1490
Champia_globulifera	0	0	0	76	0	0	0,0010

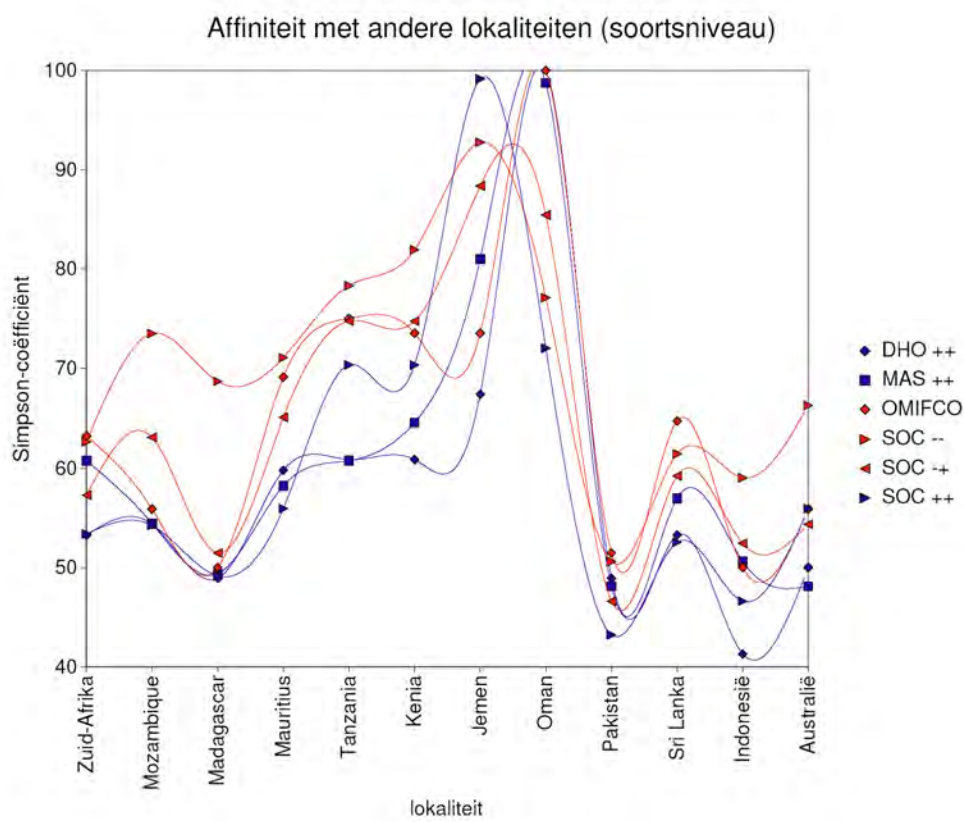
vervolg zie volgende bladzijde

vervolg van de vorige bladzijde

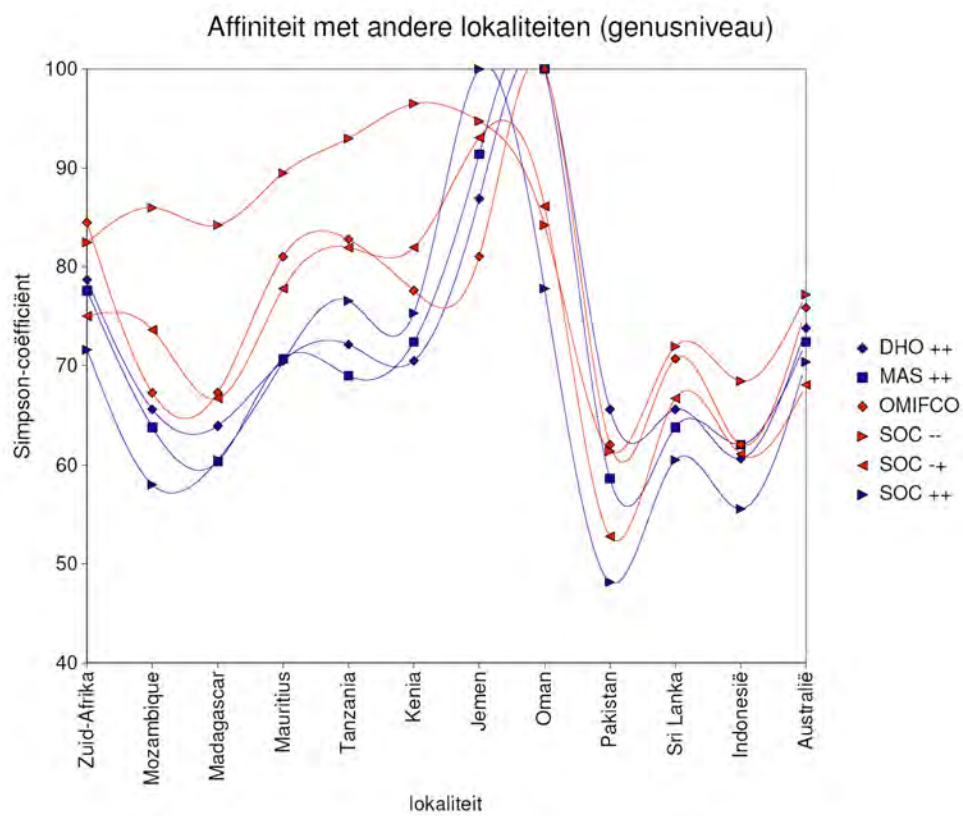
biogeografische eenheid	I	II	III	IV	V	VI	p
Tolypocladia_glomerulata	0	2	0	69	0	0	0,0010
Gracilaria_salicornia	0	0	0	64	0	4	0,0030
Chrysiomenia_enteromorpha	0	0	0	60	0	0	0,0020
Gelidiopsis_intricata	0	4	3	60	2	0	0,0010
Gelidiopsis_repens	27	0	0	60	0	0	0,0010
Botryocladia_wynnei	0	0	0	56	0	0	0,0030
Nitophyllum_punctatum	49	0	0	49	0	0	0,0020
Gloicladia_spec	0	0	6	44	0	0	0,0210
Hypoglossum_spec	0	4	3	44	1	1	0,0060
Chaetomorpha_brachygona	0	0	0	40	0	0	0,0100
Dasya_ocellata	0	0	0	40	0	0	0,0040
Herposiphonia_delicatula	0	0	0	40	0	0	0,0100
Kallymenia_sessilis	0	0	0	40	0	0	0,0040
Rhipidosiphon_javensis	0	0	0	40	0	0	0,0100
Valonia_aegagropila	0	0	0	40	0	0	0,0100
Spyridia_spec	6	1	3	37	0	2	0,0140
Bryopsis_pennata	0	1	1	34	5	0	0,0310
Dictyota_stolonifera	0	0	2	31	0	0	0,0250
Dictyopteris_delicatula	9	0	4	30	0	0	0,0500
Digenea_simplex	0	0	0	29	0	2	0,0260
Caulerpa_lanuginosa	0	0	1	0	0	70	0,0010
Halimeda_discoidea-cuneata-tuna	0	19	27	1	1	34	0,0100
Gracilaria_debilis	0	8	0	0	0	33	0,0490
Amphiroa_fragilissima	0	0	17	0	2	30	0,0320
Sarconema_filiformis	0	0	0	0	0	30	0,0320

3.5 Affiniteiten met verafgelegen gebieden

In Figuur 60 worden de affiniteiten op soortsniveau tussen de verschillende clusters (I-VI) en 11 landen en eilanden in de Indische Oceaan voorgesteld. De affiniteiten op genusniveau zijn voorgesteld in Figuur 61.



Figuur 60: Affiniteiten op soortsniveau tussen de verschillende clusters en 11 landen en eilanden in de Indische Oceaan.



Figuur 61: Affiniteiten op genusniveau tussen de verschillende clusters en 11 landen en eilanden in de Indische Oceaan.

Deel IV

Discussie

1 Korte bespreking van de biomassagegevens

In het intertidaal is bedraagt de biomassa gemiddeld 4710 g/m², op 5 m diepte 1710 g/m² en op 10 m diepte 1370 g/m². Uit Figuur 52 (blz. 83) blijkt dat de verhoudingen van groen-, bruin- en roodwieren ongeveer gelijk zijn op 5 m diepte en op 10 m diepte in het subtidaal. In het intertidaal is de biomassa van groen- en roodwieren veel hoger dan in het subtidaal.

De hoge waarde voor groenwieren in het intertidaal wordt veroorzaakt door de dominantie van *Ulva fasciata* Delile in het intertidaal van The Wreck en Hoon's Bay. De hoge waarde voor roodwieren in het intertidaal wordt veroorzaakt door de grote hoeveelheden *Melanothamnus somalensis* Bornet & Falkenberg. De relatief hoge waarden voor bruinwieren in het subtidaal zijn het gevolg van de dominantie van *Nizamuddinia zanardinii* (Schiffner) P. Silva in het subtidaal van Eagle Bay (vooral op 10 m diepte) en Hoon's Bay (vooral op 5 m diepte). *Sargassum oligocystum* Montagne draagt aanzienlijk bij tot de biomassa van bruinwieren in het subtidaal van alle drie de staalnameplaatsen.

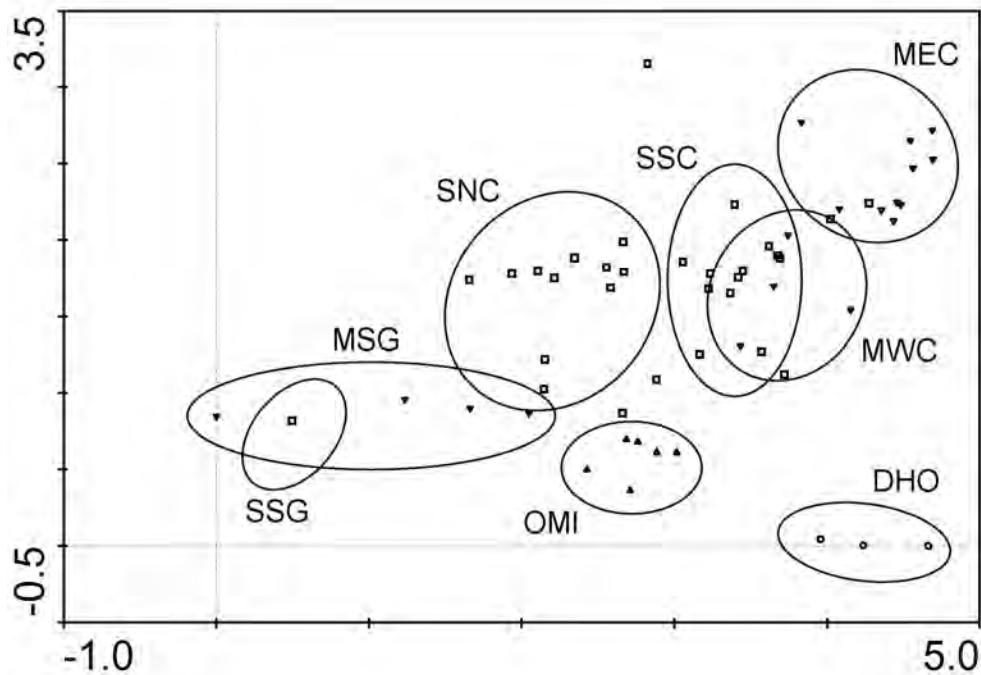
In Eagle Bay en Hoon's Bay zijn *Nizamuddinia zanardinii*, *Sargassum oligocystum* en *Gracilaria canaliculata* (Kützinger) Sonder de drie meest abundanten soorten (zie Figuur 55 en Figuur 56 op blz. 85). Dit is echter niet het geval voor The Wreck, waar *Jania* sp., *Codium duthieae* P. Silva en *Sargassum oligocystum* het meest abundant zijn (zie Figuur 54 op blz. 84). Deze soorten zijn bovendien minder dominant aanwezig. De drie meest abundanten soorten in Eagle Bay vertegenwoordigen samen een biomassa van gemiddeld 980 g/m² of 60% van de totale biomassa. In Hoon's Bay hebben deze soorten samen een gemiddelde biomassa van 870 g/m² of 54% van de totale biomassa. De drie meest abundanten soorten in The Wreck vertegenwoordigen samen een gemiddelde biomassa van slechts 520 g/m² wat overeen komt met slechts 36% van de totale biomassa.

Het aandeel van groenwieren in het subtidaal van The Wreck is opvallend hoger dan bij de andere sites. De meest voorkomende Chlorophyta in The Wreck zijn *Codium duthieae*, *Ulva rigida* C. Agardh en *Cladophora vagabunda* (Linnaeus) van den Hoek.

De oorzaak van de grote verschillen tussen Eagle Bay en Hoon's Bay enerzijds en The Wreck anderzijds is niet gekend.

2 Biogeografische karakterisatie van de wiergemeenschappen

In het ordinatiediagram van de DCA op de nominale dataset komen alle lokaliteiten mooi gegroepeerd voor (zie Figuur 62). De lokaliteiten van Masirah en Socotra vertonen zoals aangegevoerd door Schils & Coppejans (2003) een gradiënt van opwellingsbeschutte lokaliteiten (MSG, SSG, SNC en MWC) naar opwellingsgeëxposeerde sites (MSC en MEC). Voor Masirah geldt dat de oostkust het meest aan opwelling geëxposeerd is, voor Socotra is dat het geval voor de zuidkust. Deze gradiënt komt overeen met de eerste as in het ordinatiediagram. De sites in de Golf van Oman (OMI) lijken eerder opwellingsbeschut te zijn, terwijl de drie baaien in Dhofar (DHO) duidelijk affiniteiten vertonen met de opwellingsgeëxposeerde sites van Masirah en Socotra. Het invloed van opwelling lijkt sterker te zijn voor Masirah dan voor Socotra.



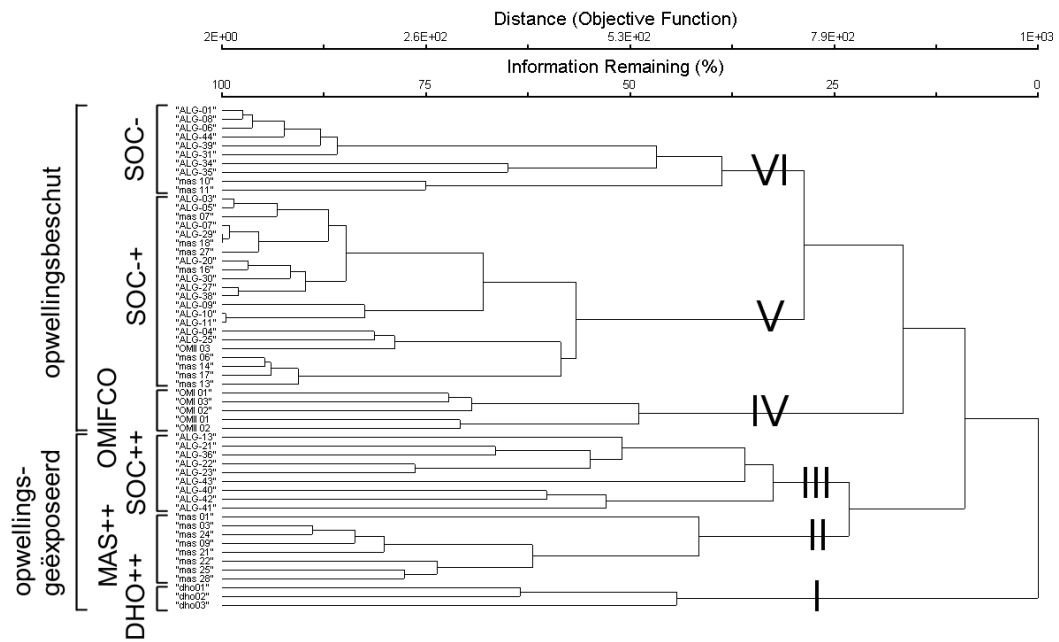
Figuur 62: Ordinatiediagram van de DCA op de nominale dataset. De volgende lokaliteiten zijn omcirkeld: Dhofar (DHO), de OMIFCO site in de Golf van Oman (OMI), de zeegrasvelden van Socotra (SSG), de noordkust van Socotra (SNC), de zuidkust van Socotra (SSC), de zeegrasvelden van Masirah (MSG), de westkust van Masirah (MWC) en de oostkust van Masirah (MEC).

Op dezelfde nominale dataset werd ook een clusteranalyse uitgevoerd. Na de analyse werden arbitrair zes clusters afgebakend (I tot VI, zie Figuur 63). De samenstelling van deze clusters is samengevat in Tabel 46. Voor elke cluster is de samenstelling gegeven, als het aantal sites van elke lokaliteit in de betreffende cluster. Elke cluster kreeg ook een karakterisatie toegekend naargelang de dominerende lokaliteit en verhouding van opwellingsbeschutte en opwellingsgeëxposeerde sites in die cluster. Een minteken (-) wijst hierbij op een opwellingsbeschut karakter, een plusteken (+) op een opwellingsgeëxposeerd karakter.

Tabel 46: Clusters bekomen uit de clusteranalyse op de nominale dataset.

cluster	samenstelling	karakterisatie
I	DHO (3)	DHO++
II	MEC (7)	MAS++
III	SSC (9)	SOC++
IV	OMI (5)	OMIFCO
V	SNC + S&ONC (12), MEC (3), MWC (3), SSG (1), MSG (1), SSC (1), OMI (1)	SOC+
VI	SNC + S&ONC (7), MSG (2), SSC (1)	SOC-

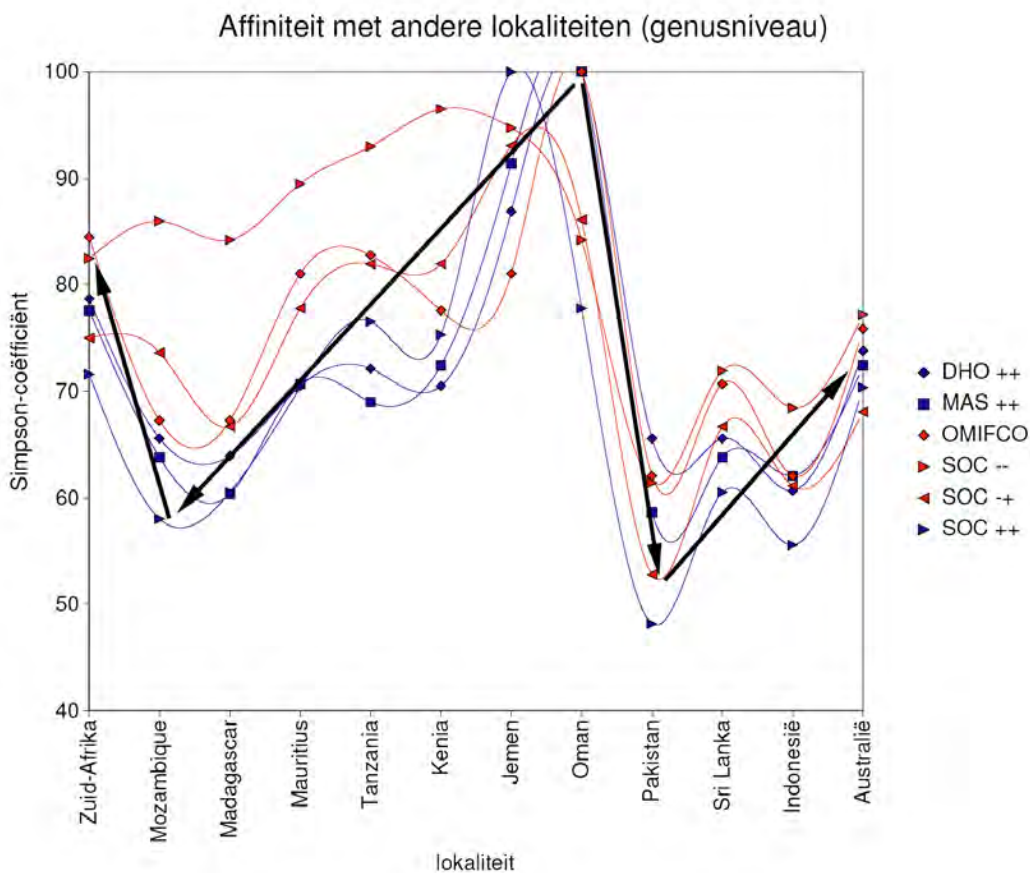
De clusters met een opwellingsbeschut karakter groeperen samen in een supercluster die zich vanaf het 10% similariteitsniveau onderscheidt van de clusters met een opwellingsgeëxposeerd karakter. Zowel in de ordinatie als de in clusteranalyse zijn de staalnameplaatsen van Dhofar duidelijk afgescheiden van de andere lokaliteiten. De uniciteit van dit gebied blijkt ook duidelijk uit de indicatorsoortenanalyse: van de 98 biogeografische eenheden met significante indicatorwaarden voor een of meerdere clusters bleken er niet minder dan 50 vooral indicatief te zijn voor Dhofar (cluster I). Onder deze indicatoren bevindt zich een groot aantal endemen (zoals *Gelidium omanense*, *Leveillea major*, *Portieria cf. japonica* en *Pseudogrinnellia barrattiae*) en soorten met een disjuncte verspreiding (zoals *Bryopsis maxima*, *Cladophora ohkubwana*, *Dasya echinata* en *Gelidium masudai*).



Figuur 63: Dendrogram van de clusteranalyse op de nominale dataset.

3 Affiniteiten met verafgelegen gebieden

De clusters met een opwellingsbeschut karakter vertonen over het algemeen een sterkere affiniteit met de lokaliteiten in de tropische Indische Oceaan dan de clusters met een opwellingsgeëxposeerd karakter (zie Figuur 64). In deze lokaliteiten zijn dus verhoudingsgewijs meer soorten aanwezig die algemeen voorkomen in de Indische Oceaan. De affiniteit neemt voor alle clusters geleidelijk af in de richting van de tropen, maar stijgt weer licht tussen de tropen en Zuid-Afrika en Australië. De verklaring hiervan ligt in het feit dat in Zuid-Afrika en Australië net zoals in de Arabische Zee zowel (sub)tropische als gematigde condities voorkomen.



Figuur 64: Affiniteiten op genusniveau tussen de verschillende clusters en 11 landen en eilanden in de Indische Oceaan.

Wynne (2000) stelt een biogeografische link voor tussen Oman en Japan op basis van acht nieuwe soorten voor Oman die voorheen enkel gekend waren van Japan, Korea, Taiwan of China. De moleculair fylogenetische analyses hebben echter aangetoond dat de morfologisch en anatomisch zeer gelijkaardige specimen zoals *Portieria* sp. nov. uit Oman en *Portieria japonica* uit Japan

niet noodzakelijk verwant zijn met elkaar. Ook voor *Codium latum* werd aangetoond dat de specimens uit Oman en die uit Japan niet tot dezelfde soort behoren. Mogelijk is dit ook het geval voor de specimens van de andere soorten besproken in Wynne (2000). Cryptische diversiteit en convergente evolutie lijken belangrijke factoren te zijn die ervoor zorgen dat biogeografische affiniteiten tussen verafgelegen gebieden overschat worden en endemiteit onderschat.

4 Perspectieven

4.1 Ecologisch onderzoek in de Arabische Zee

In een vervolg op het ecologisch onderzoek in de Arabische Zee zou het interessant zijn om voor alle staalnameplaatsen een nauwkeurige en continue meting van milieuv variabelen te verzekeren. De zeewatertemperatuur kan voor grotere gebieden bij benadering bepaald worden aan de hand van satellietbeelden, maar de geomorfologie van de kustlijn veroorzaakt vermoedelijk belangrijke verschillen in temperatuur op kleinere schaal. Bovendien zijn er andere belangrijke omgevingsfactoren zoals saliniteit, turbiditeit en expositie aan golfwerking die niet aan de hand van satellietbeelden kunnen bepaald worden. Om na te gaan wat de oorzaken zijn van de floristische verschillen tussen de verschillende baaien in Dhofar moeten ook meer staalnameplaatsen bemonsterd worden.

Een andere doelstelling naar de toekomst toe is een consequente identificatie van de wieren. Verschillende onderzoekers hebben vaak verschillende visies op de taxonomie van een bepaald genus, waardoor één enkele soort soms onder een aantal verschillende namen gerapporteerd wordt. Diepgaande taxonomische studies van soortcomplexen of problematische genera zijn dus ook voor het biogeografisch onderzoek van groot belang.

4.2 Biogeografisch onderzoek op grotere schaal

Bij het onderzoek naar biogeografische verbanden tussen verafgelegen gebieden vormen moleculaire analyses een nieuw werktuig dat tal van toepassingsmogelijkheden biedt. Moleculaire gegevens kunnen bijvoorbeeld gebruikt worden om cryptische diversiteit te detecteren en om fylogenieën te reconstrueren. In een studie van Hommersand & Fredericq (2003) wordt een mogelijk verband tussen de Australische flora en de Zuid-Afrikaanse flora onderzocht door binnen verschillende genera en families na te gaan of er parallellen zijn tussen de fylogenie en de geografische verspreiding. Deze benadering laat toe het ontstaan van wiergroepen en hun dispersie te reconstrueren, wat veel moeilijker is met de klassieke benadering waarbij hypothesen louter gebaseerd zijn op een vergelijking van de soortensamenstelling van de flora's.

Samenvatting

Titel: Taxonomie en biogeografie van wiergemeenschappen in het opwellingsgebied rond Dhofar, Oman.

Het doel van deze verkennende studie is een inventarisatie en biogeografische karakterisatie van de rijke wiergemeenschappen van drie baaien in de zuidelijke provincie Dhofar van het Sultanaat Oman.

Dhofar ligt midden in de Arabische opwellingsregio. Tussen juni en september veroorzaken de winden die gepaard gaan met de zuid-west moesson Ekman transport van oppervlaktewateren weg van de zuidelijke Arabische kusten. Dit water wordt vervangen door koud en nutriëntenrijk water uit de diepere lagen van de oceaan.

Op elk van de staalnameplaatsen werden negen kwadranten van 0,5 op 0,5 m bemonsterd, drie in het intertidaal, drie op 5 m diepte en drie op 10 m diepte. Van elke aangetroffen soort werd de biomassa (versgewicht) en de bedekkingsgraad bepaald. De ingezamelde specimen werden bewaard in een oplossing van 5% formaldehyde in zeewater, als herbariumspecimen of in silicagel voor moleculaire analyse.

In totaal werden 112 verschillende soorten aangetroffen waarvan er 97 in de kwadranten aanwezig waren. In het intertidaal waren *Ulva fasciata* Delile en *Melanothamnus somalensis* Bornet & Falkenberg de dominante soorten. Op twee van de drie staalnameplaatsen waren *Nizamuddinia zanardinii* (Schiffner) P. Silva en *Sargassum oligocystum* Montagne dominant in het subtidaal, op de derde staalnameplaats waren *Jania* sp. en *Codium duthieae* P. Silva het meest abundant.

Multivariate analyses werden uitgevoerd op de data verzameld tijdens deze studie en data van eerdere studies van de algengemeenschappen van de Socotra archipel en het eiland Masirah (Schils & Coppejans, 2003). Een ordinatie op soortsniveau toonde aan dat er een sterke gradiënt in soortensamenstelling is van de opwellingsbeschutte sites (de Golf van Oman, de oostkust van Masirah, de noordkust van Socotra en de zeegrasvelden van zowel Socotra als Masirah) naar de opwellingsgeëxposeerde sites (de oostkust van Masirah, de zuidkust van Socotra en Dhofar). De baaien in Dhofar vertonen een hoge affiniteit met de andere opwellingsgeëxposeerde sites, maar de clusteranalyse toonde toch aan dat deze gemeenschappen duidelijk afgescheiden zijn van alle andere bestudeerde gebieden. De uniciteit van de sites in Dhofar wordt ook geïllustreerd door het grote aantal indicatorsoorten dt resulteerde uit de indicatorsoortenanalyse. Veel van deze indicatoren zijn endemen of soorten met een disjuncte verspreiding.

De affiniteiten met verafgelegen gebieden werden bepaald aan de hand van de gegevens verzameld

tijdens dit onderzoek en de soortenlijsten voor 11 landen en eilanden in de Indische Oceaan. Voor elke cluster resulterend uit de clusteranalyse en elk van de 11 landen en eilanden werd de Simpson-coëfficiënt bepaald. De opwellingsbeschutte sites in de Arabische Zee vertonen een grotere similariteit met de andere landen en eilanden in de Indische Oceaan. Voor alle clusters zijn de affiniteiten met de oostkust van Afrika en met Indonesië lager dan de affiniteiten met Zuid-Afrika en Australië, waar zowel subtropische als gematigde omstandigheden voorkomen.

Van een aantal specimens van het genus *Codium* en het genus *Portieria* werd het *rbcL* gen gesequeneerd om na te gaan of deze specimens verwant zijn met de zeer gelijkaardige specimens in Japan. Deze analyse heeft aangetoond dat de specimens van Oman en die van Japan niet verwant zijn.

Summary

Title: Taxonomy and biogeography of macroalgal communities in the upwelling region off the coast of Dhofar, Oman.

The present study investigates the floristic composition and the ecological and biogeographical characteristics of macroalgal communities in three bays along the coastline of the southern province of Dhofar in the Sultanate of Oman. Dhofar is located in the north-western Arabian upwelling province. From June through September the south-west monsoon winds cause Ekman transport of surface waters away from the Arabian coastline. This brings cold nutrient-rich waters from deeper layers into the euphotic zone.

At each study site nine 0.5 x 0.5 m quadrants were sampled, three in the intertidal zone, three at a depth of 5 m and three at a depth of 10 m. For each species the fresh weight and the percentage cover were assessed. Specimens were preserved in a solution of 5% formaldehyde in seawater, as voucher specimens or in silica gel for molecular analysis.

In total 112 species were found of which 97 were present in the quadrants. In the intertidal zone *Ulva fasciata* Delile and *Melanothamnus somalensis* Bornet & Falkenberg are the dominant species. In two of the study sites *Nizamuddinia zanardinii* (Schiffner) P. Silva and *Sargassum oligocystum* Montagne are the dominant species in the subtidal zone, at the third site *Jania* sp. and *Codium duthieae* P. Silva are the most abundant.

Multivariate analysis was carried out on the data collected in the present study and data from previous studies on the macroalgal assemblages of the Socotra Archipelago and Masirah Island (Schils & Coppejans, 2003). Ordination (Detrended Correspondence Analysis) at species level showed a strong gradient in floristic composition from upwelling sheltered sites (the Gulf of Oman, the west coast of Masirah, the north coast of Socotra and the seagrass beds of both Masirah Island and the Socotra Archipelago) to upwelling exposed sites (the east coast of Masirah Island, the south coast of Socotra and Dhofar).

The bays of Dhofar clearly have high affinities with the other upwelling exposed sites, but nonetheless cluster analysis showed that they are very well separated from all the other study areas. The uniqueness of the Dhofar sites is also illustrated by the large number of indicator species pointed out by the indicator species analysis, among which are many endemics and species with a disjunct distribution.

Affinities with remote areas were assessed based on the data collected in this study and species inventories of 11 countries and islands in the Indian Ocean. For each of the clusters derived

from the cluster analysis and each of the 11 countries and islands the Simpson coefficient was calculated. The upwelling sheltered locations in the Arabian Sea exhibit a greater similarity with the other countries and islands in the Indian Ocean. For all clusters the affinities with the tropical coasts of east Africa and Indonesia are much lower than the affinities with South Africa and Australia, where besides subtropical conditions also temperate conditions occur.

The *rbcL* gene of a number of specimens of the genus *Codium* and the genus *Portieria* was sequenced in order to assess whether these specimens are related to morphologically similar Japanese specimens. These analyses have shown that the Japanese and Omani specimens of the supposedly disjunctly distributed species are not related.

Referenties

- Abbott, I.A. 1999. *Marine red algae of the Hawaiian Islands*. Bishop Museum Press, Honolulu, Hawaii, 477pp.
- Adey, W. H. & Steneck, R. S. 2001. Thermogeography over time creates biogeographic regions: a temperature/space/time-integrated model and an abundance-weighted test for benthic marine algae. *Journal of Phycology* 37: 677-698.
- Agardh, J. G. 1894. *Analecta algologica. Continuatio II*. Lunds Universitets Års-Skrift. 30: no. 7. pp. 1-98, pl.1.
- Banaimoon, S. A. 1986. A preliminary study of the algae of the P.D.R. Yemen. *Proc. Natl. Acad. Sci. India* 56(B): 124-132.
- Banaimoon, S. A. 1988. The marine algal flora of Khalf and adjacent regions, Hadramout, P.D.R. Yemen. *Botanica Marina* 31: 215-212.
- Bangmei, X., Tseng, C.K. & Yongqiang, W. 2002. Synopsis of the Chinese species of *Gelidium* (Gelidiales, Rhodophyta). *Taxonomy of Economic Seaweeds* 8: 183-205.
- Barratt, L., Ormond R. F. G. & Wrathall T. J. 1986. *Ecology and productivity of the sublittoral algae Ecklonia radiata and Sargassopsis zanardini. Part 1. Ecological studies of Southern Oman kelp communities*. Tropical Marine Research Unit, University of York and Council for Conservation of the Environment and Water Resources, Muscat, Oman. 109 pp.
- Bellorin, A.M., Oliveira, M.C. & Oliveira, E.C. 2002. Phylogeny and systematics of the marine algal family Gracilariaceae (Gracilariales, Rhodophyta) based on small subunit rDNA and its sequences of Atlantic and Pacific species. *Journal of Phycology* 38: 551-563.
- Børgesen, F. 1950. *Vaughaniella*, a new genus of the Dictyotaceae. *Kongelige Danske Videnskaberne Selskab, Biologiske Meddelelser* 18(8): 10pp.
- Børgesen, F. 1951. Some marine algae from Mauritius. Additions to parts previously published, III. *Kongelige Danske Videnskaberne Selskabs, Biologiske Meddelelser* 18(16): 4-42.
- Brock, J. C. & McClain C. R. 1992. Interannual variability in phytoplankton blooms observed in the northwestern Arabian Sea during the southwest monsoon. *Journal of Geophysical Research - Oceans* 97(C1): 733-750.
- Cocquyt, E. 2002. Taxonomisch morfologische studie van de Dasyaceae (Rhodophyta) in Kwazulu-Natal (Zuid-Afrika). Licentiaatsscriptie Universiteit Gent.

- Cordero, P.A. 1993. The Marine vegetation of the Muscat area, Sultanate of Oman. *Proceedings of the 2nd Republic of the Phillipines - USA Phycology Symposium/Workshop 1992*. 31-34.
- De Clerck, O. & Copejans, E. Notes on *Dictyota vieillardii* and *D. adnata* (Dictyotaceae, Phaeophyta). *Taxon* 46: 33-36.
- Dawes, C.J. & Mathieson, A.C. A new species of *Pseudocodium* (Chlorophyta, Siphonales) from the west coast of Florida. *Phycologia* 11(3-4): 273-277.
- Dufrene, M. & Legendre, P. 1997. Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological Monographs* 67(3): 345-366.
- Düing, W., Molinari, R.L. & Swallow, J.C. 1980. Somali Current - evolution of surface flow. *Science* 209(4456): 588-590.
- Emeis, K., Anderson, D. M., Doose, H., Kroon, D., & D. Schulz-Bull, 1995. Sea surface temperatures and the history of monsoon upwelling in the northwest Arabian Sea during the last 500,000 years. *Quaternary Research* 43: 355-361.
- Fan, K.C. 1961. Morphological studies of the Gelidiales. *Univ. Calif. Publ. Bot.* 32(5): 315-368.
- Fredericq, S. & Hommersand, M.H. 1989. Proposal of the Gracilariales ord. nov. (Rhodophyta) based on an analysis of the reproductive development of *Gracilaria verrucosa*. *Journal of Phycology* 25: 213-227.
- Fredericq, S. & Hommersand, M. H. 1990. Diagnoses and key to the genera of the Gracilariaceae (Gracilariales, Rhodophyta). *Hydrobiologia* 204/205: 173-178.
- Fredericq, S., Hommersand, M.H. & Freshwater, D.W. 1996. The molecular systematics of some agar- and carrageenan-containing marine red algae based on *rbcL* sequence analysis. *Hydrobiologia* 326/327: 125-135.
- Fredericq, S., Moe, D.L. & Ramirez, M.E. 1999. *Trematocarpus antarcticus* comb. nov. (Sarcodiaceae, Rhodophyta) from the Antarctic Peninsula: Characterization of the alga known as *Kallymenia antarctica* Hariot. Niet gepubliceerd.
- Freshwater, D.W., Fredericq, S., Butler, B.S., Hommersand, M.H. & Chase, M.W. 1994. A gene phylogeny of the red algae (Rhodophyta) based on plastid *rbcL*. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 91(15): 7281-7285.
- Freshwater, D.W., Fredericq, S. & Hommersand M.H. 1995. A molecular phylogeny of the Gelidiales (Rhodophyta) based on an analysis of plastid *rbcL* nucleotide sequences. *Journal of Phycology* 31: 616-623.

- Furnari, G., Serio, D. & Cormaci, M. 2004. Revision of *Laurencia pedicularioides* (Ceramiales, Rhodophyta). *Taxon* 53(2): 453-560.
- Garbary, D.J. & Harper, J.T. 1998. A phylogenetic analysis of the *Laurencia* complex (Rhodomelaceae) of the red algae. *Cryptogamie Algologie* 19(3): 185-200.
- Guiry, M.D. & Womersley, H.B.S. 1993. *Capreolia implexa* gen. et sp. nov. (Gelidiales, Rhodophyta) in Australia and New Zealand; an intertidal mat-forming alga with an unusual life history. *Phycologia* 32(4): 266-277.
- Guiry, M.D. & Nic Dhonncha, E. 2004. *AlgaeBase version 2.1*. National University of Ireland, Galway. Elektronische publicatie. <http://www.algaebase.org>. Laatst bezocht op 16 augustus 2004.
- Gurgel, C.F.D. & Fredericq, S. 2004. Systematics of the Gracilariaceae (Gracilariales, Rhodophyta): a critical assessment based on *rbcL* sequence analysis. *Journal of Phycology* 40: 138-159.
- Hanyuda, T., Arai, S. & Ueda, K. Variability in the *rbcL* introns of Caulerpacean Algae (Chlorophyta, Ulvophyceae). *J. Plant Res.* 113: 403-413.
- Hauck, F. Ueber einige von J.M. Hildebrandt im Rothen Meere und Indischen Ocean gesammelte Algen. *Hedwigia* 26: 41-45.
- Hommersand, M.H. 1986. The Biogeography of the South African Marine Red Algae: A Model. *Botanica Marina* 29: 257-270.
- Hommersand, M.H. & Fredericq, S. 2003. Biogeography of the marine red algae of the South African West Coast: a molecular approach. In: Chapman A.R.O., Anderson R.J., Vreeland V.J., Davison I.R. (editors). *Proceedings of the 17th international seaweed symposium*. Oxford University Press, Oxford.
- Huelsenbeck, J.P. & Rannala, B. Phylogenetic methods come of age: Testing hypotheses in an evolutionary context. *Science* 276(5310): 227-232.
- ISI ReasearchSoft. 1999. Procite for Windows Version 5.0.
- ISI Web of Knowledge. 2004. Web of Science. Elektronische publicatie. <http://isi1.newisiknowledge.com/portal.cgi?DestApp=WOS&Func=Frame>. Laatst bezocht op 16 augustus 2004.
- Ivanova, E. et al. 2003. Primary production in the Arabian Sea during the last 135 000 years. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 197: 61-82.

- Jaasund, E. 1976. *Intertidal seaweeds in Tanzania*. University of Tromsø. 160pp.
- Jasc Software. 2001. Paint Shop Pro Version 7.
- Jones, D.A. 1986. *A field guide to the sea shores of Kuwait and the Arabian Gulf*. Blandford press. University of Kuwait. 39pp.
- Keith, D.A. 2000. Sampling designs, field techniques and analytical methods for systematic plant population surveys. *Ecological Management & Restoration* 1(2): 125-139.
- Kono, M., Satoh, H., Okabe, Y., Abe, Y., Nakayama, K. & Okada, M. 1991. Nucleotide sequence of the large subunit of ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase from the green alga *Bryopsis maxima*. *Plant Mol. Biol.* 17(3): 505-508.
- Kooistra W.H.C.F. 2002. Molecular phylogenies of Udoteaceae (Bryopsidales, Chlorophyta) reveal nonmonophyly for *Udotea*, *Penicillus* and *Chlorodesmis*. *Phycologia* 41(5): 453-462
- Kylin, H. 1923. Studien über die Entwicklungsgeschichte der Florideen. *Kung. Svenska Vetenskapsakad. Handlingar*. 63(11): 1-139.
- Kumar, S., Tamura, K. & Nei, M. 2004. MEGA3: Molecular Evolutionary Genetics Analysis.
- LME. 2003. Large Marine Ecosystems of the World. Elektronische publicatie. <http://www.edc.uri.edu/lme/default.htm>. Laatst bezocht op 16 augustus 2004.
- Longhurst, A. R. 1998. *Ecological Geography of the Sea*. Academic Press Ltd., London. 398pp.
- Madhupratap, M., Kumar, S.P., Bhattathiri, P.M.A., Kumar, M.D., Raghukumar, S., Nair, K.K.C., Ramaiah, N. 1996. Mechanism of the biological response to winter cooling in the north-eastern Arabian Sea. *Nature* 384(6609): 549-552
- Maggs, C.A. & Guiry, M.D. 1987. *Gelidiella calcicola* sp. nov. (Rhodophyta) from the British Isles and Northern France. *British Journal of Phycology* 22: 417-434.
- Maggs, C.A. 1998. Life history variation in *Dasya ocellata* (Dasyaceae, Rhodophyceae). *Phycologia* 37(2): 100-105.
- May, V. 1948. The algal genus *Gracilaria* in Australia. *Bull. Coun. Scient. Ind. Res. Melb.* 235: 64pp.
- Manghnani, V. et al. 1998. Advection of upwelled water in the form of plumes off Oman during the Southwest Monsoon. *Deep-Sea Research II* 45: 2027-2052.
- McCune, B. & Mefford, M.J. 1999. Multivariate Analysis of Ecological Data. Version 4.0.

- Millar, A.J.K. 1990. Marine red algae of the Coffs Harbour Region, northern New South Wales. *Australian Systematic Botany* 3: 293-593.
- Muylle, J. 1999. Taxonomische en biogeografische studie van het genus *Padina* (Dictyotales, Phaeophyceae) in de westelijke Indische oceaan. Licentiaatsscriptie Universiteit Gent.
- Naidu, P. 1998. Driving forces of Indian summer monsoon on Milankovitch and sub-Milankovitch time scales: A review. *Journal of the Geological Society of India* 52(3): 257-272.
- Nam, K.W., Maggs, C.A. & Garbary, D.J. 1994. Resurrection of the genus *Osmundea* with an emendation of the generic delineation of *Laurencia* (Ceramiales, Rhodophyta). *Phycologia* 33(5): 384-395.
- NCBI. 2004. GenBank. Elektronische publicatie. <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/gquery/gquery.fcgi>. Laatst bezocht op 16 augustus 2004.
- Neff, U., Burns, S.J., Mangini, A., Mudelsee, M., Fleitmann, D. & Matter, A. 2001. Strong coherence between solar variability and the monsoon in Oman between 9 and 6 kyr ago. *Nature* 411 (6835): 290-293.
- Newton, L. M. 1953. Marine algae. *The John Murray expedition 1933-34. Scientific reports. The British Museum, London.* 9(3): 395-420.
- Nizamuddin, M. & Campbell, A. C. 1995. *Glossophorella*, a new genus of the family Dictyotaceae (Dictyotales-Phaeophyceae) and its ecology from the coast of the Sultanate of Oman. *Pakist. J. Bot.* 27(2): 257-262.
- Norris, R.E. 1987. A re-evaluation of *Ptilophora* Kützing and *Beckerella* Kylin (Gelidiales, Rhodophyceae) with a review of South African species. *Botanica Marina* 30: 243-258.
- Norris, R.E. & Aken, M.E. 1985. Marine benthic algae new to South Africa. *S.-Afr. Tydskr. Plantk.* 51: 55-65.
- Okamura, K. 1933. *Icones of Japanese algae. Vol. 7.* Kazamashobo, Tokyo, Japan.
- Ormond, R. F. G. & Banaimoon S. A. 1994. Ecology of intertidal macroalgal assemblages on the Hadramout coast of southern Yemen, an area of seasonal upwelling. *Marine Ecology Progress Series* 105: 105-120.
- Page, R.D.M. 2001. Treeview version 1.6.6.
- Piechura, J. & Sobajh, O. A. G. 1986. Oceanographic Conditions of the Gulf of Aden. *Scientific Investigations of the Gulf of Aden Series A: Oceanography* 2: 1-15.

- Pinet, P. 1992. *Oceanography*. West Publishing Company, St. Paul. 571 pp.
- Pixera Corporation. 2000. Viewfinder Lite Version 1.0.
- Posada, D. & Crandall, K.A. 1998. Modeltest: testing the model of DNA substitution. *Bioinformatics* 14(9): 817-818
- PREMIER Biosoft. 2004. NetPrimer. Elektronische publicatie. <http://www.premierbiosoft.com/netprimer>. Laatst bezocht op 16 augustus 2004.
- Rostek, F. *et al.* 1997. Sea surface temperature and productivity records for the past 240 kyr in the Arabian Sea. *Deep-Sea Research II* 44(6-7): 1461-1480.
- Saccharomyces* Genome Database. 2004. Web Primer. Elektronische publicatie. <http://genome-www2.stanford.edu/cgi-bin/SGD/web-primer>. Laatst bezocht op 16 augustus 2004.
- Saito, Y. 1967. Studies on Japanese species of *Laurencia*, with special reference to their comparative morphology. *Mem. Fac. Fish., Hokkaido Univ.* 15(1): 1-81.
- Saito, Y. & Womersley, H. B. S. 1974. The southern Australian species of *Laurencia*. *Australian Journal of Botany* 22: 815-874.
- Santelices, B. 1999. Taxonomic status of the species originally ascribed to the genus *Pterocladia* (Gelidiales, Rhodophyta). *Taxonomy of Seaweeds* 7: 71-80.
- Santelices, B. & Homersand M. 1997. *Pteroclediella*, new genus in the Gelidiaceae (Gelidiales, Rhodophyta). *Phycologia* 36(2): 114-119.
- Savidge, G., Lennon, J. & Matthews, A.J. 1990. A shore-based survey of upwelling along the coast of Dhofar region, southern Oman. *Continental Shelf Research* 10(3): 259-275.
- Schaminée, J.H.J., Stortelder, A.H.F. & Westhoff, V. 1995. *De vegetatie van Nederland. Deel 1. Inleiding tot de plantensociologie - grondslagen, methoden en toepassingen*. Opulus press, Leiden. 296pp.
- Schils, T. 1997. De macrowieren van Saldanha Bay en Langebaan Lagoon, Zuid-Afrika. Licentiaatsscriptie Universiteit Gent.
- Schils, T. & Coppejans E. 2002. Gelatinous red algae of the Arabian Sea, including *Platoma heteromorphum* sp. nov. (Gigartinales, Rhodophyta). *Phycologia* 41 (3): 254-267.
- Schils, T. & Coppejans, E. 2003. Phytogeography of upwelling areas in the Arabian Sea. *Journal of Biogeography* 30(9): 1339-1356.

- Schott, A. *et al.* 2002. The shallow overturning circulation of the Indian Ocean. *Progress in Oceanography* 53: 57-103.
- Sheppard, C., Price, A. & Roberts, C. 1992. *Marine ecology of the Arabian region*. Academic Press Ltd., London. 359 pp.
- Shi, W. *et al.* 2000. The Oman upwelling zone during 1993, 1994 and 1995. *Deep-Sea Research II* 47: 1227-1247.
- Shimada, S., Hiraoka, M., Serisawa, Y. & Horiguchi, T. 2004. Phylogenetic studies in the genus *Codium* (Chlorophyta) from Japan. *The Japanese Journal of Phycology* 52(supplement): 35-39.
- Shimada S. & Masuda M. 1999. Japanese species of *Pterocladia* Santelices et Hommersand (Rhodophyta, Gelidiales). *Taxonomy of Economic Seaweeds* 8: 167-181.
- Shimada, S., Horiguchi, T. & Masuda, M. 2000. Confirmation of the status of three *Pterocladia* species (Gelidiales, Rhodophyta) described by K. Okamura. *Phycologia* 39(1): 10-18.
- Silva, P.C. 1959. *Codium* (Chlorophyta) in the Tropical Western Atlantic. *Nova Hedwigia* 1: 497-536.
- Silva, P.C. The genus *Codium* (Chlorophyta) in South Africa. *Journal of South African Botany* 25(2): 103-165.
- Silva, P.C., Basson, P. & Moe, R. Catalogue of the Benthic Marine Algae of the Indian Ocean. Elektronische publicatie. <http://ucjeps.berkeley.edu/rlmoe/tioc/iocloc.html>. Laatst bezocht op 16 augustus 2004.
- Silva, P. C., Basson, P. W. & Moe, R. L. 1996. Catalogue of the benthic marine algae of the Indian Ocean. *Univ. Calif. Publ. Bot.* 79: 1-1259.
- Stegenga, H., Bolton, J.J. & Anderson, R.J. 1997. *Seaweeds of the South African West Coast*. University of Cape Town. 655pp.
- Swofford, D.L. 2003. PAUP*. Phylogenetic Analysis Using Parsimony (*and Other Methods). Version 4. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- Tamburini, F. *et al.* 2003. Sedimentary phosphorous record from the Oman margin: New evidence of high productivity during glacial periods. *Paleoceanography* 18(1): art. nr. 1015.
- ter Braak, C.J.F. 1988. *CANOCO - a FORTRAN program for canonical community ordination by (partial) (detrended) (canonical) correspondance analysis, principal component analysis and redundancy analysis. Version 2.1. Manual*. TNO, Wageningen.

- Wagner, F.S. 1954. Contributions to the morphology of the Delesseriaceae. *Univ. Calif. Publ. Bot.* 27: 279-346.
- Wilson S. C. 2000. Northwest Arabian Sea and Gulf of Oman. In: Sheppard, C. *Seas at the Millennium: an environmental evaluation. Vol. II.* pp. 17-33. Elsevier Science, Amsterdam.
- Womersley, H.B.S. 1984. *The marine benthic flora of southern Australia. Part I: Chlorophyta.* Adelaide, Australië. 329 pp.
- Womersley, H.B.S. 1987. *The benthic marine flora of southern Australia. Part II.* Adelaide, Australië. 484 pp.
- Womersley, H.B.S. 1994. *The marine benthic flora of southern Australia - Rhodophyta - Part IIIA: Bangiophyceae and Florideophyceae (Acrochaetiales, Nemaliales, Gelidiales, Hildenbrandiales and Gigartinales sensu lato).* Canberra, Australië. 508 pp.
- Womersley, H.B.S. 1996. *The marine benthic flora of southern Australia - Rhodophyta - Part III B.* Canberra, Australië. 392 pp.
- Womersley, H.B.S. 1998. *The marine benthic flora of Southern Australia. Part III C: Rhodophyceae, Ceramiaceae, Dasyaceae.* Canberra, Australië. 533 pp.
- Woolcott, G.W., Knoller, K. & King, R.J. 1999. Phylogeny of the Bryopsidaceae (Bryopsidales, Ulvophyceae, Chlorophyta): cladistic analyses of morphological and molecular data. Niet gepubliceerd.
- Wynne, M.J. & Banaimoon, S. A. 1990. The occurrence of *Jolyna laminarioides* (Phaeophyta) in the Arabian sea and the Indian Ocean and a new report of *Melanothamnus somalensis* (Rhodophyta). *Botanica Marina* 33: 213-218.
- Wynne, M.J. 1998. *Champia gigantea* and *Lomentaria strumosa* (Rhodymeniales): Two new red algae from the Sultanate of Oman. *Botanica Marina* 41(6): 571-580.
- Wynne, M.J. & Jupp B. P. 1998. The benthic marine algal flora of the Sultanate of Oman: New records. *Botanica Marina* 41 (1): 7-14.
- Wynne, M.J. 1999. *Pseudogrinnellia barrattiae* gen. et sp. nov., a new member of the red algal family Delesseriaceae from the Sultanate of Oman. *Botanica Marina* 42(1): 37-42.
- Wynne, M.J. 1999. New records of benthic marine algae from the Sultanate of Oman. *Contr. Univ. Michigan Herb.* 22: 198-208.

- Wynne, M.J. & De Clerck, O. 1999. First Reports of *Padina antillarum* and *P. glabra* (Phaeophyta-Dictyotaceae) from Florida, with a Key to the Western Atlantic Species of the Genus. *Caribbean Journal of Science* 35(3-4): 286-295.
- Wynne, M.J. 2000. Further connections between the benthic marine algal floras of the northern Arabian Sea and Japan. *Phycological Research* 48: 211-220.
- Wynne, M.J. 2001. New records of benthic marine algae from the Sultanate of Oman, northern Arabian Sea. II. *Nova Hedwegia* 72(3-4): 347-374.
- Wynne, M.J. 2001. New records of benthic marine algae from the Sultanate of Oman, northern Arabian Sea. III. *Contr. Univ. Michigan Herb.* 23: 389-406.
- Wynne, M.J. 2001. *Stirnia prolifera* gen. et sp. nov. (Rhodymeniales, Rhodophyta) from the Sultanate of Oman. *Botanica Marina* 44(2): 163-169.
- Wynne, M.J. & Leliaert, F. 2001. *Pedobesia simplex* (Kützinger) comb. nov. (Chlorophyta), a new name for *P. lamourouxii* and its first report from the Indian Ocean. *Cryptogamie Algologie* 22(1): 3-14.
- Wynne, M.J. 2002. *Turbinaria foliosa* sp. nov. (Fucales, Phaeophyceae) from the Sultanate of Oman, with a census of currently recognized species in the genus *Turbinaria*. *Phycological Research* 50(4): 283-293.
- Wynne, M.J. 2002. A description of *Plocamium fimbriatum* sp. nov. (Plocamiales, Rhodophyta) from the Sultanate of Oman, with a census of currently recognized species in the genus. *Nova Hedwegia* 75(3-4): 333-356.
- Wynne, M.J. & de Jong, Y. S. D. M. 2002. *Dipterocladia arabiensis* sp. nov. (Dasyaceae, Rhodophyta) from the Sultanate of Oman. *Botanica Marina* 45(1): 77-86.
- Wynne, M.J. 2003. *Centroceras secundum* sp. nov. (Ceramiaceae, Rhodophyta) from the Sultanate of Oman. *Nova Hedwegia* 77(1-2): 125-137.
- Wynne, M.J. 2003. *Leveillea major* sp. nov. (Rhodomelaceae, Rhodophyta) from the Sultanate of Oman. *Botanica Marina* 46 (4): 357-365.
- Wynne, M.J. 2003. *Jolyna furcata* sp. nov. (Scytosiphonales, Phaeophyceae) from the Sultanate of Oman. *Cryptogamie Algologie* 24(1): 51-61.
- Wynne, M.J. *Gelidium omanense* sp. nov. (Gelidiaceae, Rhodophyta) from the Sultanate of Oman. *Botanica Marina* 47: 64-72.
- Yoshida, T. 1998. *Marine Algae of Japan*. Uchida Rokuhulo Publishing, Tokyo. 1222pp.

