



De taxonomie van sieralgen: huidig kennisniveau en pleidooi voor een inhaalslag

Frans Kouwets

fac.kouwets@tiscali.nl

Desmid taxonomy: current level of knowledge and plea for catching up

Compared to other groups of algae, knowledge of the taxonomy of desmids is lagging behind. The number of taxonomists working on this group is very limited, the relevant literature is very fragmented and recent, critical monographs are virtually absent. In order not to increase the taxonomic confusion, we need to catch up. It is important that an integrated, so-called polyphasic approach is used. Developments in other groups of algae can serve as an example.



De Candolle

Inleiding

Het begrip taxonomie (taalkundig feitelijk correct: taxinomie) is een samentrekking van de Griekse woorden *táxis* (τάξις) dat opstelling of rangschikking betekent en *nómos* (νόμος), dat regel of gebruik betekent. De term is in 1813 geïntroduceerd door de Zwitserse wetenschapper Augustin Pyramus de Candolle in een – naar mijn idee wat warrige – poging de botanische wetenschap in te delen in een aantal afzonderlijke

disciplines. Als omschrijving van de term geeft hij (in vertaling uit het Frans): de theorie van het classificeren toegepast op het plantenrijk (De Candolle, 1813, p. 19). Taxonomie vormt een onderdeel van de beschrijvende botanie, waaronder ook de kennis met betrekking tot botanische synoniemen valt.

De term taxonomie in haar oorspronkelijke betekenis vertoont overlap met de term systematiek die vooral bekend is van het werk van Linnaeus en waarmee speciaal het indelen van organismen op basis van evolutionaire verwantschap wordt aangeduid. In het huidige betoog zal ik taxonomie als onderdeel van de systematiek beschouwen, waarbij de nadruk ligt op



Linnaeus

het identificeren, beschrijven en benoemen van organismen, dat laatste volgens de regels van de nomenclatuur zoals vastgelegd in de International Code of Nomenclature (ICN, Turland et al., 2018). Een onderzoeker die zich met de taxonomie van

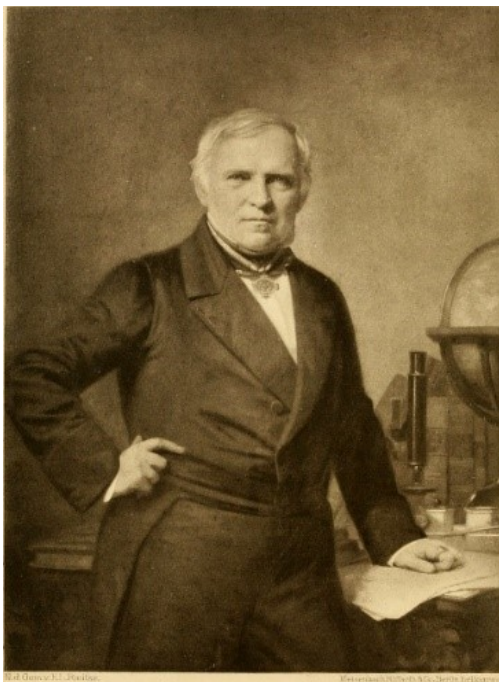


een bepaalde groep organismen bezighoudt wordt taxonoom genoemd.

Bij de indeling van organismen staat de soort (Latijn: species) centraal, en het basis principe van de systematiek, zoals voorgesteld door Linnaeus in zijn standaardwerk *Systema naturae* (de tiende, meest invloedrijke druk verscheen in 1758-1759), is dat verwante soorten worden samengenomen in een geslacht (genus), verwante geslachten in een familie, verwante families in een orde enz. Kende Linnaeus nog slechts soorten, geslachten, ordes en klassen, tegenwoordig is het aantal niveaus, met allerlei sub- en supra-varianten, schier oneindig. Als algemene naam voor een eenheid in de systematische verwantschaps-rangorde (taxonomische groep) is door de Nederlandse botanicus Herman Lam in 1948 de term taxon (meervoud: taxa) voorgesteld (zie Lam, 1957), een term die direct algemene acceptatie ondervond. De indeling op hogere taxonomische niveaus (families, ordes, klassen) zal hier verder buiten beschouwing worden gelaten. Zoals we later zullen zien leverde de indeling in infra- (of ook wel intra-) specifieke niveaus (subspecies, varietas, forma) grote taxonomische problemen op.

Algemene ontwikkelingen in de taxonomie van micro-organismen

Een taxonoom heeft als belangrijkste taak het maken van onderscheid tussen verschillende



Ehrenberg

vormen op soortniveau of lager, en het beslissen of de betreffende vormen op basis van de

waargenomen kenmerken de status van apart taxon verdienen en zo nodig als nieuw beschreven dienen te worden. Het bepalen van het taxonomische niveau (soort of lager) wordt aan het inzicht van de beschrijvende auteur(s) overgelaten. De genusnaam geeft direct de plaats in het systeem aan; voor een nieuw genus dient een indicatie omtrent de plaats gegeven te worden.

De ontwikkeling van de taxonomie van micro-organismen houdt gelijke tred met de ontwikkeling van verschillende microscoop technieken sinds het eenvoudige microscoop van Antoni van Leeuwenhoek uit de tweede helft van de 17^e eeuw. De eerste serieuze pogingen een overzicht van de bekende soorten te geven dateren uit de eerste helft van de 19^e eeuw (zie bijvoorbeeld Ehrenberg, 1838, Kützing, 1849, Von Nägeli, 1849, Pritchard, 1861).

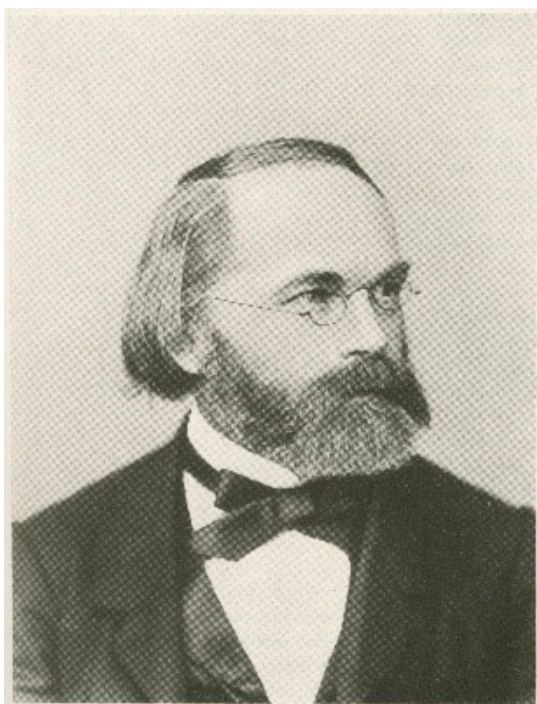


Kützing

In de daaropvolgende jaren wordt wereldwijd een toenemend aantal soorten beschreven uit uiteenlopende algengroepen, als onderdeel van inventarisaties van kleinere en grotere gebieden, vaak ook als resultaat van grote expedities. Aanvankelijk worden soorten onderscheiden op hun uiterlijk (morfologie) en gezien als onveranderlijk (de evolutieleer moest nog gestalte krijgen; Darwins eerste editie van "On the origin of species" werd gepubliceerd in 1859), en aan variabiliteit van de individuele soort wordt weinig



aandacht geschonken: variëteiten worden beschouwd als toevallige afwijkingen. Een enkele, vaak kleine figuur (of soms zelfs géén) volstaat, alhoewel drukkosten hier ook een rol kunnen spelen; soms worden daarentegen geheel verschillende vormen op één taxonomische hoop gegooid. Ecologische gegevens worden vaak niet of nauwelijks verstrekt, en vormen van ver uiteen gelegen gebieden worden aan elkaar gerelateerd. Morfologische details van de verschillende soorten zijn vaak gebrekkig beschreven en/of weergegeven: een gevolg van zowel de kwaliteit van de optiek als onbekendheid met de taxonomische betekenis.



Von Nägeli

Met de komst van de evolutietheorie veranderde de status van variëteiten (vooral bij botanici) en subspecies (vooral bij zoölogen): ze verschillen minder van de soort dan “echte” soorten onderling en waren feitelijk soorten in wording. Bij soorten met een grote morfologische variabiliteit vormen de variëteiten een aaneengesloten reeks met deze variabele vormen (“morfae”), als duidelijk voorbeeld van de evolutionaire oorsprong van soorten.

In de loop van de 20^e eeuw hebben steeds betere optiek en het beschikbaar komen van transmissie en scanning elektronenmicroscopie (respectievelijk TEM en SEM) geleid tot de inzet van nieuwe kenmerken om verwante vormen beter te kunnen onderscheiden. Met moderne moleculaire technieken kan dat onderscheid vervolgens

worden bevestigd, en deze ontwikkelingen schrijden nog steeds voort. Een integrale (“polyfasische”) aanpak lijkt het antwoord op de vaak complexe taxonomie van deze micro-organismen.



Pritchard

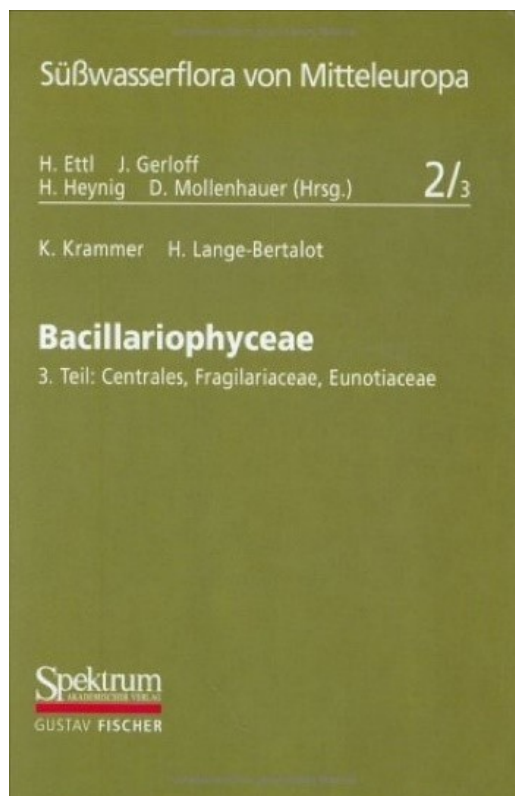
Recente ontwikkelingen bij enkele belangrijke algengroepen (exclusief sieralgen)

Een dergelijke aanpak heeft de taxonomie van Cyanophyceae (cyanobacteriën, blauwwieren) hevig opgeschud en een groot aantal soorten is nu redelijk goed gekarakteriseerd (Komárek & Anagnostidis, 1999, 2005; Komárek, 2013; zie ook Komárek, 2016). Het is evenwel duidelijk dat nog veel twijfelachtige vormen nader onderzoek behoeven. Morfologische verschillen tussen klonen van een soort zijn mede een gevolg van het feit dat deze prokaryoten geen “traditionele” seksuele voortplanting hebben. Details van de ultrastructuur van de schaaltsjes die de cellen van Chrysophyceae (goudwieren) omhullen maken een nauwkeurige soortomschrijving mogelijk (zie bijvoorbeeld Kristiansen & Preisig, 2007). Op een vergelijkbare wijze heeft ultrastructuur onderzoek de taxonomie van Dinophyceae (pantserwieren) in hoge mate verduidelijkt (Moestrup & Calado, 2018). Ook de taxonomie van enkele complexe groepen Chlorophyceae (groenwieren) zoals het verzamelgenus *Scenedesmus* is inzichtelijker geworden sinds de ultrastructuur van de celwand



kon worden bestudeerd (zie bijvoorbeeld Hegewald & Braband, 2017).

De meest in het oog springende vooruitgang werd geboekt bij de taxonomie van de Bacillariophyceae (diatomeeën, kiezelwieren), een groep die ook belangrijk was bij de waterkwaliteitsbeoordeling.



Süßwasserflora

Nadat Krammer & Lange-Bertalot de toenmalige stand van de taxonomie van deze groep – voornamelijk gebaseerd op het werk van Hustedt (o.a. 1930) – hadden vastgelegd in de derde editie van de “Süßwasserflora von Mitteleuropa” (1986-1991) is met behulp van bovengenoemde nieuwe technieken intensief onderzoek gedaan aan een groot aantal soorten uit uiteenlopende genera. Dit heeft geleid tot het opdelen van verzamelgenera in een groot aantal kleinere genera en de beschrijving van veel nieuwe soorten. Gedetailleerde SEM en morfometrische studies aan de structuur van kiezelschaaltjes van lichtmicroscopisch morfologisch niet of nauwelijks te onderscheiden vormen – vaak ook aan de hand van type-materiaal – toonden aan dat traditionele soorten vaak meerdere zogeheten cryptische soorten omvatten, die op basis van “nieuwe” kenmerken waren te onderscheiden, veelal ook lichtmicroscopisch (zie ook Bickford et al., 2006). Dit onderzoek wijst uit dat het totaal aantal te onderscheiden soorten veel hoger is dan eertijds gedacht, en het maakt

daardoor ook een gedetailleerdere waterkwaliteitsbeoordeling mogelijk. Inmiddels zijn verschillende indices ontwikkeld aan de hand waarvan op basis van de soortensamenstelling een uitspraak over de waterkwaliteit kan worden gedaan. Dit ecologisch belang is mede een garantie voor verder onderzoek.

Historische taxonomie van sialgalen

Vanwege hun grote vormenrijkdom gepaard aan een vaak fraai en steeds symmetrisch uiterlijk trokken sialgalen (jukwieren, Desmidiaceae) reeds bij de vroegste microscopisten de aandacht. De in de eerste decennia van de 19^e eeuw door verschillende auteurs in Europa verzamelde gegevens werden samengevat in de in 1848 door John Ralfs gepubliceerde monografie “The British Desmidiæ” (toen overigens ook nog de zogeheten coccale groenwiergenera *Scenedesmus*, *Ankistrodesmus* en *Pediastrum* omvattend). Van de in Engeland aangetroffen soorten zijn bovendien figuren bijgevoegd, de meeste van de hand van



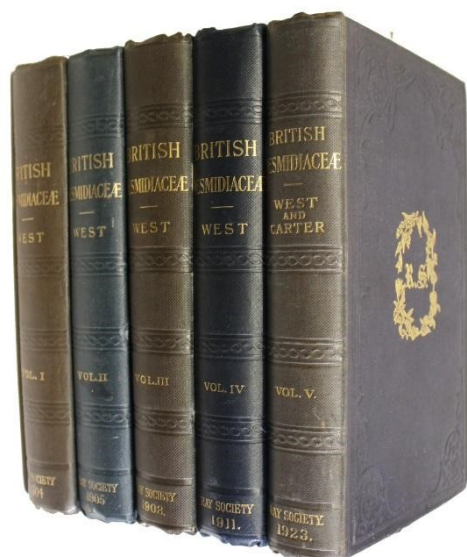
Ralfs

Edward Jenner. Deze figuren zijn gedetailleerder en betrouwbaarder dan wat tot dan toe was gepubliceerd en brachten serieus onderzoek naar deze groep in een versnelling, resulterend in het vijfdelige standaardwerk “A monograph of the



British Desmidiaceae” van de hand van vader en zoon William en George West (1904-1924), waarbij het laatste deel feitelijk postuum door Nellie Carter was samengesteld op basis van de door de Wests nagelaten gegevens.

Zoals boven al aangegeven verandert in deze periode ook de houding ten opzichte van vormen die in enigerlei mate afwijken van de “typische” vorm. Ralfs beschreef 162 soorten en daarnaast van 29 van die soorten in totaal 32 variëteiten, zonder deze een eigen naam te geven. De Wests beschreven in hun flora 699 soorten, plus 436 variëteiten en 110 vormen (“formae”), alle met een eigen naam. De status van die infraspecifieke taxa is gaandeweg gewijzigd. Bijvoorbeeld Wille (1879) beschouwde soorten en variëteiten als



De vijfdelige monografie van W. en G.S. West

valide taxa, en markeerde als zodanig nieuw beschreven vormen als “n. sp.” en “n. var.”, elk met een eigen naam. Daarnaast werden formae als van de soort afwijkende vormen gezien zonder taxonomische status, zoals de vele “Form. *minor*”, “Form. *major*”, etc., die ook bij andere auteurs te vinden zijn en aangeven dat het soortbegrip in die tijd afweek van het huidige; “minor” en “major” zijn geen namen maar onderdeel van de beschrijving (zie ook de uitgebreide discussie in Kouwets 2008). In veel gevallen werd ook volstaan met het vermelden van “forma” (hier zou “morfa” feitelijk een betere benoeming zijn). Om het allemaal nog verwarrender te maken werd in Engelstalige literatuur eveneens simpelweg het woord “form” gebruikt, zonder verdere taxonomische consequenties. Bovendien

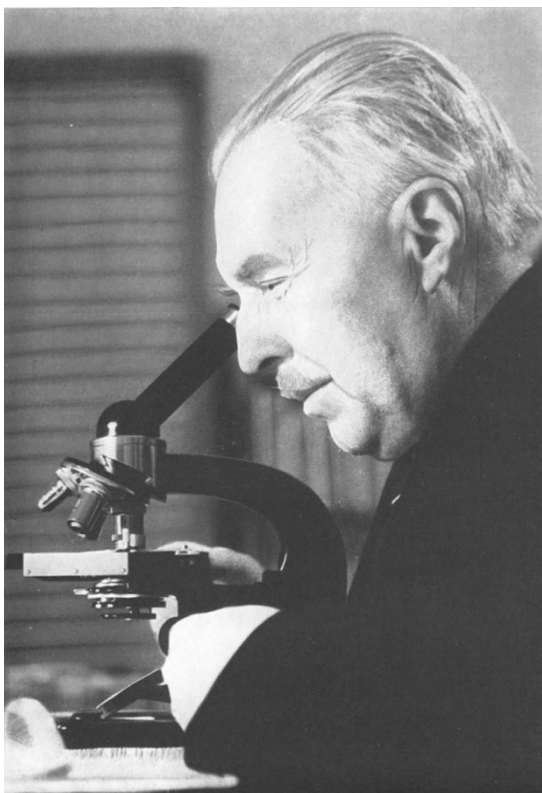
beschreven vaak meerdere auteurs van één en dezelfde soort elk een eigen “forma *minor*” etc. Het geregeld ontbreken van figuren maakt herkenning van dergelijke vormen vrijwel onmogelijk. Anderzijds werd door bijvoorbeeld Raciborski (1889) bij het beschrijven van een nieuwe variëteit ook de oorspronkelijke soort, tegenwoordig aangeduid als nominaat variëteit, voorzien van een eigen naam zoals “var. *genuina*”. Latere auteurs beschouwden de “statusloze” formae veelal wel als geldige taxa, en “naamloze” formae kregen vaak een naam die verwees naar de oorspronkelijke auteur. Tenslotte werden nieuwe vormen regelmatig op basis van een oppervlakkige gelijkenis als variëteit toegevoegd aan reeds bestaande soorten. Ecologie en biogeografie speelden hierbij geen enkele rol. Als gevolg hiervan vond een wildgroei aan infraspecifieke taxa plaats bij de sialgen die geen vergelijk kent bij andere algengroepen. Deze taxonomische verwarring werkte ook door op genus niveau: sialgen kennen verhoudingsgewijs weinig genera, en het grootste genus *Cosmarium* is duidelijk slechts een verzameling vormen die geen enkel gemeenschappelijk kenmerk hebben dat ze als genus onderscheidt van andere genera. Onderzoek van Lütkenmüller (1902, zie ook Mix, 1972) en Carter (1919-1920) aan respectievelijk celwand en chloroplast van een groot aantal genera heeft hierin nauwelijks verandering gebracht maar waren vooral van belang voor de hogere taxonomische niveaus.

Taxonomie van sialgen in de 20^e eeuw: status quo

Evenals bij andere algengroepen is ook bij sialgen gepoogd de sinds het verschijnen van de flora van de Wests verkregen taxonomische kennis te ordenen en een overzicht te geven van de bestaande soorten. Pogingen om voor de bovengenoemde serie “Süßwasserflora von Mitteleuropa” ook de sialgen te bewerken – er zijn vanaf de eerste editie verschillende, ook Nederlandse, auteurs benaderd – zijn tot op heden steeds stukgelopen (zie ook de volgende paragraaf). De meeste overzichtswerken die de afgelopen decennia zijn verschenen betreffen regionale flora’s die slechts de mening van de auteur weergeven zonder kritische beschouwing van de taxonomie van de opgenomen soorten. Het gebrek aan goed gedefinieerde, onderscheidende kenmerken en het feit dat (daardoor) van veel taxa slechts gebrekkige beschrijvingen en ontoereikende afbeeldingen voorhanden zijn heeft ertoe geleid dat taxa die algemeen als dubieus



worden gekenschetst steeds weer, en vaak in andere gedaante, in floristische werken opduiken. Veel moderne auteurs verwijzen niet naar de oorspronkelijke publicaties bij het bespreken van taxa, maar naar latere publicaties die meer in overeenstemming lijken met hun eigen vondsten, op die manier zorgend voor stevige “taxonomic drift”. Bekende voorbeelden zijn *Cosmarium abbreviatum*, *C. bioculatum*, *C. crenatum*, *C. impressulum*, *C. laeve*, *C. phaseolus*, *C. tenue*. In een aparte bijdrage wordt het voorbeeld van *C. bioculatum* elders in deze aflevering verder uitgewerkt (Kouwets, 2021).



Krieger

Twee auteurs springen in het oog: Willy Krieger en Jiří Růžička. Krieger (1933-1939) is de auteur van de sieralgen delen van de tweede editie van “Dr. L. Rabenhorst’s Kryptogamen-Flora von Deutschland, Österreich und der Schweiz”, een met de Süßwasserflora vergelijkbare serie. Hij geeft geen taxonomische discussies maar geeft wel een verwijzing naar alle (wereldwijd) beschreven vormen die zijns inziens synoniem met het besproken taxon zijn. De figuren zijn redelijk gedetailleerd en – vaak naar andere auteurs – van eigen hand. Op basis van de door Krieger nagelaten aantekeningen brengt Johannes Gerloff vervolgens een flora van het genus *Cosmarium* uit, en dan alleen de gladwandige vormen (Krieger & Gerloff

1962-1969). Ook hier worden uitgebreide verwijzingen naar andere auteurs gegeven en lange lijsten met synoniemen. Er is duidelijk een poging gedaan de erkende soorten te koppelen aan eerder beschreven vormen. Hier wreekt het ontoereikende soortbegrip zich echter in dramatische vorm: veel oppervlakkig gelijkende taxa zijn op één hoop gegooid (gelumpt), waarbij de weinige beschikbare kenmerken zoals afmetingen en apicaal aanzicht vaak geheel werden genegeerd. Een en ander heeft geleid tot vaak onwaarschijnlijk lange lijsten “synoniemen”. Soorten zijn samengevoegd schijnbaar zonder te checken op grond van welke kenmerken ze ooit zijn onderscheiden, inclusief de ecologie. Bovendien zijn de bijgevoegde figuren niet heel accuraat door Kriegers student Dieter Mollenhauer overgenomen uit de literatuur en geregeld samengesteld uit meerdere afzonderlijke figuren. Aangezien vrijwel steeds slechts één figuur per taxon is gegeven is de soortvariabiliteit niet verbeeld. Met name kleinere taxa zijn met deze flora daarom nauwelijks met zekerheid op naam te brengen, en veel floristische publicaties – ook recente – zijn daarom helaas vervuild met twijfelachtige namen.



Růžička

Růžička (1977-1981) publiceerde “Die Desmidiaceen Mitteleuropas”, en is de eerste



auteur die een poging doet de taxonomie van de behandelde soorten uitgebreid en kritisch te behandelen, teruggaand tot de oorspronkelijke publicaties. Daarbij baseerde hij zich op de regels van de nomenclatuur, inclusief het monothetisch soortbegrip (zie Kouwets, 2008). Dit is een grote vooruitgang ten opzichte van de andere flora's, maar toch is ook Růžička in veel gevallen behoudend en niet snel genegen twijfelachtige vormen terzijde te schuiven. Helaas is hij nooit toegekomen aan de behandeling van de genera *Cosmarium* en *Staurastrum*, alhoewel een kopie van het manuscript bevattende de gladwandige *Cosmarium* vormen in het bezit is van ondergetekende. Ook daarin wordt genoemde lijn echter doorgezet en is de taxonomie van veel soorten uiterst twijfelachtig.

Net als bij de kiezelwieren is aan de hand van sialgalen een beoordelingssysteem ontwikkeld voor de kwaliteit van water en natuur (Coesel, 1998). De betrouwbaarheid van dergelijke beoordelingssystemen staat of valt uiteraard met de betrouwbaarheid van de determinaties. Bij de beoordeling op basis van de voorkomende sialgalen worden infraspecifieke taxa "herleid" tot de bijbehorende soort, zodat onderbouwing van de taxonomische status van dergelijke vormen belangrijk is. In geval ze toch als afzonderlijke soorten worden opgevat tellen ze immers volledig mee bij de beoordeling. Dit wordt des te belangrijker wanneer de ecologie van de verschillende infraspecifieke vormen meer afwijkt. Soorten waarvan wordt gesteld dat ze een brede ecologische amplitude hebben bestaan vaak uit een groep sterk op elkaar gelijkende soorten met elk een eigen ecologie.

Een herziene taxonomie van sialgalen: wat is nodig?

Helaas zijn moderne onderzoekstechnieken nog slechts mondjesmaat ingezet bij het bestuderen van de taxonomie van sialgalen op het niveau van genus en lager. Neuhaus & Kiermayer (1981, 1983) onderzochten met SEM vorm en verdeling van poriën in de celwand. Eveneens op basis van SEM gebruikte Coesel (1984) kenmerken van de celwand voor het onderscheid tussen verschillende kleine vormen en Kouwets & Coesel (1984) gebruikten SEM en TEM om de taxonomische positie van enkele *Penium* soorten te verifiëren. In een serie recente publicaties is SEM gebruikt om een beter beeld te krijgen van de celwandsculptuur in een aantal slecht bekende en nieuwe soorten (Šťastný & Kouwets, 2012; Van Westen, 2015; Van Westen & Coesel, 2018, 2020; Van Geest & Coesel,

2019). Een en ander heeft echter nauwelijks geleid tot het opstellen van nieuwe algemeen bruikbare kenmerken om verwante taxa te onderscheiden (zie bijvoorbeeld ook Couté & Tell, 1981, die weliswaar veel foto's geven, maar zonder duidelijke synthese). In dit opzicht is de sialgalenatlas van Drenthe (M.C. van Westen, in voorbereiding) een interessante ontwikkeling: daarin worden op enkele uitzonderingen na ook SEM foto's van de behandelde taxa gegeven en besproken. Ook bij het item "Sialgal van de maand", onderdeel van de website www.desmids.nl van de Nederlandse werkgroep sialgalen, wordt veelvuldig gebruik gemaakt van SEM foto's.

Moleculair onderzoek, voornamelijk aan de hand van reeds beschikbare cultures en daarop gebaseerde sequenties, heeft aangetoond dat de huidige families en genera van sialgalen feitelijk niet houdbaar zijn: de grote genera moeten worden gesplitst in vele kleinere. Het lijkt aannemelijk dat dit, net als bij andere algengroepen, slechts kan plaatsvinden op basis van een combinatie van morfologische en moleculaire kenmerken (Gontcharov & Melkonian, 2011, en daarin geciteerde literatuur). Nadeel van de tot nu toe gevolgde methode is dat waarschijnlijk geen kritische controle van de gebruikte sialgalen-stammen heeft plaatsgevonden. Een enkele jaren geleden gestart groot project om alle uit Europa bekende soorten sialgalen te verzamelen en moleculair te onderzoeken ten behoeve van de Süßwasserflora is voorlopig stukgelopen op het onvermogen de verschillende verzamelde vormen juist op naam te brengen, zodat we in een cirkel gevangen lijken te zitten. Een hoofdpijndossier wordt gevormd door de verzamelsoorten: een groep op elkaar gelijkende vormen met nauwelijks morfologische verschil-kenmerken, deels als infraspecifieke taxa opgehangen aan één vaak slecht beschreven soort (bijvoorbeeld *Cosmarium botrytis*, met meer dan 40 infraspecifieke taxa). Men is het er wel over eens dat het hier verschillende taxa betreft maar het onderscheid tussen die taxa is op basis van lichtmicroscopisch zichtbare morfologie alléén niet scherp te maken zodat aanvullende technieken nodig zijn. Een combinatie van morfologisch en moleculair onderzoek heeft bij een selectie van soorten uit enkele kleinere genera al tot interessante resultaten geleid (zie bijvoorbeeld Neustupa et al., 2014, en daarin geciteerde literatuur). Overigens kunnen klonen van een soort morfologische verschillen tonen als gevolg van het feit dat seksuele voortplanting bij veel soorten



sporadisch voorkomt of zelfs afwezig lijkt (vergelijkbaar met de blauwwieren). Anderzijds kan de morfologie van de bij seksuele voortplanting gevormde zygosporie bij op elkaar gelijkende soorten sterk verschillen.

Allereerst moet dus duidelijk worden welke van de beschreven taxa betrouwbaar op naam kunnen worden gebracht, welke taxa daarbij een ander taxonomisch niveau verdienen en welke taxa voorlopig buiten beschouwing moeten worden gelaten in afwachting van meer informatie. Met de recent verschenen flora van de Europese *Staurastrum* en *Staurodesmus* soorten (Coesel & Meesters, 2013) is hiermee een begin gemaakt. Naast de erkende soorten worden grote aantallen twijfelachtige en uitgesloten taxa opgesomd. Toch is dit primair een determinatiewerk, zonder gedetailleerde taxonomische bespiegelingen zoals de auteurs ook zelf aangeven. Bij een soortgelijk project, de bewerking van het genus *Cosmarium* voor het West Palaearctische gebied (Kouwets, in voorbereiding) leidde een kritische analyse ertoe dat de helft van de ongeveer 600 uit het gebied beschreven soorten als twijfelachtig moest worden bestempeld omdat er geen betrouwbaar concept bestaat en ze bij gebrek aan gegevens niet ondubbelzinnig zijn te karakteriseren. Daarnaast zijn er zo'n 200 nieuwe soorten opgenomen, waaronder enkele bestaande en betrouwbare variëteiten die op soortniveau werden geclassificeerd. De overige, vele honderden variëteiten en formae, zowel van betrouwbare als van dubieuze soorten, werden veelal eveneens als onbetrouwbaar gedefinieerd, of synoniem geacht aan de nominaatvorm. Hierdoor wordt nogmaals benadrukt dat infraspecifieke taxa de taxonomie eerder vertroebelen dan verhelderen.

Wat vervolgens opvalt is dat bij taxonomisch onderzoek aan sialgen vrijwel géén gebruik wordt gemaakt van typemateriaal, veelal bewaard in de vorm van exsiccata. Ook niet gepubliceerde tekeningen van auteurs van bepaalde soorten kunnen informatie verschaffen over het soortconcept (zie bijvoorbeeld Kouwets, 1984). Een gedegen inventarisatie van wat voorhanden en bruikbaar is (feitelijk alles wat behoort tot de in de International Code of Nomenclature gedefinieerde "protologue") is daarom noodzakelijk. Problematische soorten zullen aan de hand van typemateriaal nader moeten worden gedefinieerd; bij afwezigheid daarvan zullen dergelijke vormen als nieuwe soort (met een eigen type!) moeten worden beschreven.



Exsiccaat van *Euastrum concinnum*

Na het "opschonen" van de soortenlijst en het (op)nieuw beschrijven van twijfelachtige vormen zal een combinatie van morfologisch en moleculair onderzoek uit moeten wijzen in hoeverre cryptische soorten deel uitmaken van de sialgenflora. Als voorbeeld kan een recent gecombineerd morfologisch en moleculair onderzoek betreffende het vóórkomen van het genus *Synura* op Newfoundland (Škaloud et al., 2020) dienen. Dat toonde aan dat één derde van het totale aantal van 27 soorten door beide technieken werd gedetecteerd, en de rest door ofwel morfologisch, ofwel moleculair onderzoek, waaronder diverse nog onbeschreven cryptische soorten. Bij klassiek morfologisch onderzoek waren dus verschillende soorten gemist. Het ligt in de lijn der verwachting dat ook voor sialgen het aantal soorten als gevolg van dergelijk gecombineerd onderzoek zal toenemen, mogelijk zelfs aanzienlijk. Dat onderzoek moet dan tevens nieuwe moleculaire informatie en taxonomische kenmerken opleveren om de verschillende verzamelgenera te splitsen. Te denken valt bij dit laatste aan pore-patronen in combinatie met celwand sculptuur, (variabiliteit van) de exacte vorm en plaatsing van celwand ornamentatie, maar ook vorm van de chloroplast en aantallen pyrenoïden en hun plaatsing, etc. Tenslotte kan de ecologie van de verschillende (nieuwe) soorten



nader worden gedefinieerd en gebruikt voor verdere onderbouwing van het beoordelingssysteem.

Aan dit polyfasische onderzoek zal een zekere strategie ten grondslag moeten liggen: lukraak monsteren of sequensen wat toevallig voorhanden is zal niet de gewenste informatie leveren. Er zal steeds een samenhangende groep vormen moeten worden gedefinieerd waarvan vervolgens zoveel mogelijk gegevens moeten worden vergaard. Op basis van betrouw- en controleerbare gegevens kan dan de sieralgen taxonomie opnieuw worden ingericht.

Literatuur

- Bickford, D., D.J. Lohman, N.S. Sodhi, P.K.L. Ng, R. Meier, K. Winker, K.K. Ingram & I. Das, 2006.** Cryptic species as a window on diversity and conservation. *Trends in Ecology and Evolution* 22: 148-155
- Carter, N., 1919a.** Studies on the chloroplasts of desmids. I. *Annals of Botany* 33: 215-254
- Carter, N., 1919b.** Studies on the chloroplasts of desmids. II. *Annals of Botany* 33: 295-304
- Carter, N., 1920a.** Studies on the chloroplasts of desmids. III. *Annals of Botany* 34: 265-285
- Carter, N., 1920b.** Studies on the chloroplasts of desmids. IV. *Annals of Botany* 34: 303-319
- Carter, N., 1923.** A monograph of the British Desmidiaceae. Ray Society, London. Vol. V: 21+300 pp.
- Coesel, P.F.M., 1984.** Taxonomic implications of SEM revealed cell wall sculpturing in some small-sized desmid species (Chlorophyta, Conjugatophyceae) *Acta Botanica Neerlandica* 33: 385-398
- Coesel, P.F.M., 1998.** Sieralgen en Natuurwaarden. Wetenschappelijke Mededelingen van de KNNV. Stichting Uitgeverij KNNV Utrecht, Vol. 224, 56 pp.
- Coesel, P.F.M. & J. Meesters, 2013.** European flora of the desmid genera *Staurostrum* and *Staurodesmus*. KNNV Publishing, Zeist, The Netherlands, 357 pp.
- Couté, A. & G. Tell, 1981.** Ultrastructure de la paroi cellulaire des Desmidiacées au microscope électronique à balayage. *Nova Hedwigia, Beiheft* 68: 228 pp.
- De Candolle, A.P., 1813.** Théorie élémentaire de la botanique, ou exposition des principes de la classification naturelle et de l'art de décrire et d'étudier les végétaux. A Paris, Chez Déterville, Libraire; A Montpellier, Imprimerie de Jean Martel, 8+500 pp.
- Ehrenberg, C.G., 1838.** Die Infusionsthierehen als vollkommene Organismen - Ein Blick in das tiefere organische Leben der Natur nebst einem Atlas von vierundsechzig Kupfertafeln gezeichnet vom Verfasser. Leopold Voss, Leipzig, 23+548 pp.
- Gontcharov, A.A. & M. Melkonian, 2011.** A study of conflict between molecular phylogeny and taxonomy in the Desmidiaceae (Streptophyta, Viridiplantae): analyses of 291 rbcL sequences. *Protist* 162, 253-267
- Hegewald, E. & A. Braband, 2017.** A taxonomic revision of Desmodesmus serie Desmodesmus (Sphaeropleales, Scenedesmeaceae). *Fottea, Olomouc* 17 (2): 191-208.
- Hustedt, F., 1930.** Bacillariophyta. Süßwasserflora von Mitteleuropa (A. Pascher, Hrsg.) Heft 10. Jena, 466 pp.
- Komárek, J., 2013.** Cyanoprokaryota 3rd part: Heterocytous Genera. Süßwasserflora von Mitteleuropa (B. Büdel, L. Krienitz, G. Gärtner, M. Schagerl, Hrsg.) Band 19/3. Springer Spektrum-Verlag, Berlin Heidelberg, XVIII + 1130 pp.
- Komárek, J., 2016.** A polyphasic approach for the taxonomy of cyanobacteria: principles and applications. *European Journal of Phycology* 51 (3): 346-353
- Komárek, J. K. & Anagnostidis, 1999.** Cyanoprokaryota 1. Teil: Chroococcales. Süßwasserflora von Mitteleuropa (H. Ettl, G. Gärtner, H. Heynig, D. Mollenhauer, Hrsg.) Band 19/1. Gustav Fischer, Jena, Stuttgart, Lübeck, Ulm, X + 548 pp.
- Komárek, J. & K. Anagnostidis, 2005.** Cyanoprokaryota 2. Teil/2nd Part: Oscillatoriales. Süßwasserflora von Mitteleuropa (B. Büdel, L. Krienitz, G. Gärtner, M. Schagerl, M., Hrsg.) Band 19/2. Elsevier, Spektrum Akademischer Verlag, München, IV + 759 pp.
- Kouwets, F.A.C., 1984.** The taxonomy, morphology and ecology of some smaller *Euastrum* species (Conjugatophyceae, Desmidiaceae). *British Phycological Journal* 19: 333-347
- Kouwets, F.A.C., 2008.** The species concept in desmids: the problem of variability, infraspecific taxa and the monothetic species definition *Biologia* 63: 877-883
- Kouwets, F.A.C., 2021.** *Cosmarium bioculatum* L.A. de Brébisson ex J. Ralfs 1848: voorbeeld van een problematisch taxon. *Desmidiologische Mededelingen* 6: 37-39
- Kouwets, F.A.C. & P.F.M. Coesel, 1984.** taxonomic revision of the conjugatophycean family Peniaceae on the basis of cell wall ultrastructure. *Journal of Phycology* 20: 555-562
- Krieger, W., 1933-1937.** Die Desmidiaceen Europas mit Berücksichtigung der außereuropäischen Arten, 1. Teil. Dr. L. Rabenhorst's Kryptogamen-Flora von Deutschland, Österreich und der Schweiz (R. Kolkwitz, Hrsg.). Dreizehnter Band Conjugatae, erste Abteilung, Akademische Verlagsgesellschaft M.B.H., Leipzig. Lieferung 1 (1933): 1-223; Lieferung 2 (1935): 225-375; Lieferung 3-4 (1937): 377-712
- Krieger, W., 1939.** Die Desmidiaceen Europas mit Berücksichtigung der außereuropäischen Arten, 2. Teil. Dr. L. Rabenhorst's Kryptogamen-Flora von Deutschland, Österreich und der Schweiz (R. Kolkwitz, Hrsg.). Dreizehnter Band Conjugatae, erste Abteilung, Akademische Verlagsgesellschaft M.B.H., Leipzig. Lieferung 1 (1939): 1-117
- Krieger, W. & J. Gerloff, 1962-1969.** Die Gattung *Cosmarium*. J. Cramer Verlag, Weinheim. Lieferung 1 (1962): I-XVII+1-112; Lieferung 2 (1965): 113-240; Lieferung 3/4 (1969): 241-410
- Kristiansen, J. & H.R. Preisig, 2007.** Chrysophyte and Haptophyte Algae 2. Teil/2nd part: Synurophyceae. Süßwasserflora von Mitteleuropa (B. Büdel, L. Krienitz, G. Gärtner, H.R. Preisig, M. Schagerl, Hrsg.) Band/Volume 1, 2. Aufl./2nd ed. Springer, Spektrum Akademischer Verlag, Berlin Heidelberg, VIII + 252 pp.



- Kützing, F.T., 1849.** Species Algarum. F.A. Brockhaus, Lipsiae. VI+922 pp.
- Lam, H.J., 1957.** What is a taxon? Taxon 6 (8): 213-215.
- Lütkemüller, J., 1902.** Die Zellmembran der Desmidiaceen. Cohn, Beiträge zur Biologie der Pflanzen 8: 347-414
- Mix, M., 1972.** Die Feinstruktur der Zellwände bei Mesotaeniaceae und Gonatozygaceae mit einer vergleichenden Betrachtung der verschiedenen Wandtypen der Conjugatophyceae und über deren systematischen Wert. Archiv für Mikrobiologie 81: 197-220
- Moestrup, Ø. & A.J. Calado, 2018.** Dinophyceae. Süßwasserflora von Mitteleuropa (B. Büdel, G. Gärtner, L. Krienitz, M. Schagerl, Hrsg.) Band/Volume 6. Springer Spektrum, Berlin Heidelberg, XII + 560 pp.
- Neuhaus, G. & O. Kiermayer, 1981.** Formation and distribution of cell wall pores in desmids. Cytomorphogenesis in plants (O. Kiermayer, Hrsg.). Springer Verlag, Wien, New York, 215-228
- Neuhaus, G. & O. Kiermayer, 1983.** Raster-elektronenmikroskopische Untersuchungen an Desmidiaceen: die Poren und ihre Verteilungsmuster. Nova Hedwigia 36 (1982): 499-568
- Neustupa, J., J. Štátný & P. Škaloud, 2014.** Splitting of Micrasterias fimbriata (Desmidiales, Viridiplantae) into two monophyletic species and description of Micrasterias compereana sp. nov. Plant Ecology and Evolution 147: 405-411
- Pritchard, A., 1861.** A history of Infusoria, including the Desmidiaceae and Diatomaceae, British and foreign. Whittaker and co., London. 12+968 pp., 40 Pl.
- Raciborski, M., 1889.** Nowe Desmidyje (New desmid species) [In Polish]. Pamiętnik Akademii Umiejętności W. Krakowie, Wydział Matematyczno-Przyrodniczy 17: 73-113
- Ralfs, J., 1848.** The British Desmidieae. Reeve, Benham and Reeve, London. 22+226 pp.
- Škaloud, P., M. Škaloudová, I. Jadrná, H. Bestová, M. Pusztai, D. Kapustin & P.A. Siver, 2020.** Comparing morphological and molecular estimates of species diversity in the freshwater genus *Synura* (Stramenopiles): a model for understanding diversity of eukaryotic microorganisms. Journal of Phycology 56(3): 574-591
- Štátný, J. F.A.C. & Kouwets, 2012.** New and remarkable desmids (Zygnematophyceae, Streptophyta) from Europe: taxonomical notes based on LM and SEM observations. Fottea 12: 293-313
- Turland, N.J., J.H. Wiersema, F.R. Barrie, W. Greuter, D.L. Hawksworth, P.S. Herendeen, S. Knapp, W.-H. Kusber, D.-Z. Li, D. Marhold, T.W. May, J. McNeill, A.M. Monro, J. Prado, M.J. Price & G.F. Smith, 2018.** International Code of Nomenclature for algae, fungi, and plants (Shenzhen Code) adopted by the Nineteenth International Botanical Congress Shenzhen, China, July 2017. Regnum Vegetabile (S.R. Gradstein, ed.) Vol. 159. Koeltz Botanical Books, Glashütten, 28+254 pp.
- Van Geest, A. & P.F.M. Coesel, 2019.** Some new and interesting desmids (Streptophyta, Desmidiales) from ephemeral puddles in the urban and industrial areas of Amsterdam (Netherlands). Phytotaxa 387: 119-128
- Van Westen, M.C., 2015.** Taxonomic notes on desmids from the Netherlands. Phytotaxa 238: 230-242
- Van Westen, M.C. & P.F.M. Coesel, 2018.** Taxonomic notes on desmids from the Netherlands II, with a description of six new species. Phytotaxa 385: 1-12
- Van Westen, M.C. & P.F.M. Coesel, 2020.** Taxonomic notes on desmids from the Netherlands III, with a description of five new species. Phytotaxa 443: 107-115
- Von Nägeli, C., 1849.** Gattungen einzelliger Algen physiologisch und systematisch bearbeitet. Friedrich Schulthess, Zürich, 8+139 pp.
- West, W. & G.S. West, 1904-1912.** A monograph of the British Desmidiaceae. Ray Society, London. Vol. I (1904): 36+224 pp., Vol II (1905): 9+204 pp., Vol. III (1908): 15+274 pp., Vol IV (1912): 14+194 pp.
- Wille, J.N.F., 1879.** Ferskvandsalger fra Novaja Semlja samlede af Dr F. Kjellman paa Nordenskiöld's Expedition 1875. Öfversigt af Kongl.Vetenskaps-Akademiens Förhandlingar 1879: 13-74