

en structuur. De fotosynthesepigmenten zijn chlorofyl-a en -b en enkele carotenoïden. De reservestof is zetmeel. Als thallusorganisatie komen alle vijf hoofdtypen die binnen algen of wieren onderscheiden worden voor: flagellaat (eencellig of kolonies), coccaal (a-flagellaat, eencellig of kolonies), trichaal (draadvormig, onvertakt of vertakt), parenchymatisch (cellen in een tweedimensionaal weefsel), sifonaal (cellichaam meerkernig en niet in cellen opgedeeld) en daarnaast de ingewikkeldere organisatie van mossen en vaatplanten. De oude groenwieren (Chlorophyta) zijn geen monofyletische groep, omdat de landplanten het nauwst verwant zijn aan één van de deelgroepen ervan. Er worden vier klassen van groenwieren onderscheiden, voornamelijk op grond van details van de flagelverankering in de cel en het type cel- en kerndeling: Chlorophyceae, Ulvophyceae en de niet monofyletische 'Prasinophyceae' en 'Charophyceae'.

Op grond van de fylogenetische verwantschappen (LEWIS & MCCOURT 2004, zie stamboom) kunnen de Chlorophyceae en Ulvophyceae worden samengenomen als het fylum Chlorophyta sensu stricto, de Charophyceae vormen samen met de landplanten (Embryophyta) de Streptophyta. In andere systemen worden meer klassen onderscheiden, maar hier is gekozen voor het systeem van klassen en ordes zoals gepresenteerd in het recente handboek van Lee (2008). De Prasinophyceae vormen slechts een klein, heterogeen en waarschijnlijk polyfyletisch groepje eencellige flagellaten. Hiervan zijn wereldwijd circa 138 soorten beschreven (GUIRY & GUIRY 2010). Op basis van John et al. (2002) is het aantal soorten dat voor Nederland wordt verwacht ruim 40. Ze worden hier niet verder besproken. De groenwieren (Chlorophyta) in de huidige omgrenzing worden eerst besproken, gevolgd door een bespreking van de Streptophyta.

Plantae (supergroep) ► Viridiplantae ► Chlorophyta (fylum)

CHLOROPHYTA - GROENWIJEREN

JAN SIMONS

NEDERLAND ca. 970 gevestigd
WERELD ca. 4060 beschreven

De algen van de klassen Chlorophyceae en Ulvophyceae zijn micro- of macroscopisch en planktonisch of bentisch. Geflagelleerde cellen hebben twee of vier flagellen, en deze zijn apicaal ingeplant. Bij de Oedogoniales van de Chlorophyceae hebben de zoösporen vele flagellen die een eindje onder de top in een krans staan ingeplant. De morfologische verschillen tussen Chlorophyceae en Ulvophyceae zijn voornamelijk van cytologische aard en betreffen details van het flagelapparaat en cel- en kerndeling. De soorten van de Chlorophyceae leven voornamelijk in zoet water, en de klasse omvat negen in Nederland vertegenwoordigde ordes: Volvocales, Tetrasporales, Prasiolales, Chlorellales (Chlorococcales), Chlorosarcinales, Trebouxiales, Sphaeropleales, Chaetophorales en Oedogoniales. Vertegenwoordigers van de eerstgenoemde zes ordes zijn meestal éencellig of kolonievormend en coccaal of flagellaat, planktonisch of bodembewonend en microscopisch klein. Een uitzondering op het laatste is de macroscopische coccale alg *Hydrodictyon reticulatum* (waternetje) die massaal in drijvend flab kan voorkomen. Er zijn systemen waarbij de Trebouxiales opgevat worden als aparte klasse: de Trebouxiophyceae. De soorten van de laatstgenoemde drie ordes zijn meestal van draadvormige of parenchymatische organisatie. De Ulvophyceae zijn in Nederland vertegenwoordigd met de vier ordes Ulotrichales, Ulvales, Cladophorales en Caulerpales waarvan de meeste soorten marien zijn en van het trichale en sifonale thallustype.

Cyclus

Bij de Chlorophyceae komt het levenscyclustype haplobiontisch-haplont bij de planktonische microalgen het meeste voor. Dit houdt in dat er één vegetatieve haploïde fase is en dat alleen de zygote (cel ontstaan uit de fusie van twee gameten) diploïd is. Uit de bevruchte eicel (zygote) worden vaak bruin gekleurde en gestructureerde en dikwandige (zygo)sporen gevormd, waaruit na reductiedeling weer een nieuw haploïd individu groeit. Groeidelingen (snelle ongeslachtelijke vermenigvuldiging) vinden plaats

in de haploïde fase en kunnen tot algenbloei leiden. Bij de draadvormige vertegenwoordigers van de Chlorophyceae is het type diplobiontisch-isomorf gebruikelijk. Dit houdt in dat er twee zelfstandig levende fasen zijn van gelijk uiterlijk, en dat één daarvan haploïd is (de gametofyt) en de andere diploïd (de sporofyt). Ongeslachtelijke voortplanting is algemeen en geschiedt meestal door geflagelleerde zoösporen. Bij de Ulvophyceae komen zowel de diplobiontische cyclus voor (bij de Ulotrichales en Cladophorales) als de haplobiontische-diplontcyclus (als de haplobiontische haplont, alleen is hier de ene vegetatieve fase diploïd), deze laatste vooral bij de macroscopische zeealgen van de Caulerpales, zoals *Bryopsis* en *Codium*.

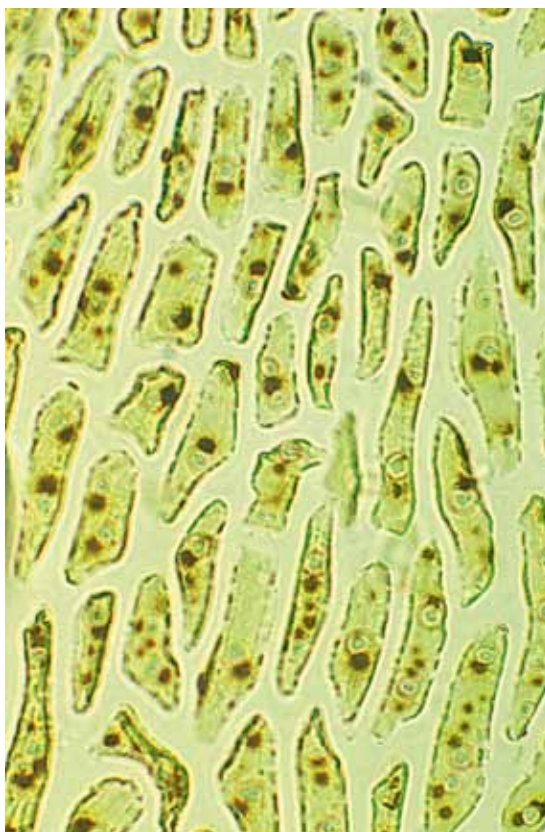


◀ *Bryopsis plumosa*

▶ *Monostroma grevillei*

▶▶ *Codium fragile*

▶▶ *Volvox globator*



Ecologie

Alle soorten zijn foto-autotroof; voor de fotosynthese wordt gebruik gemaakt van de pigmenten chlorofyl-a, -b en vier carotenoiden. De zoetwatersoorten van de Chlorophyceae en Ulvophyceae spelen, samen met soorten van de Charophyceae een grote rol in het ecologisch waterbeheer. Ze zijn sterk indicatief voor de voedselrijkdom (trofietoestand) van het water. Chlorophyceae en Ulvophyceae vormen zo, samen met andere algen of wieren, belangrijke indicatoren voor de kwaliteit en voedingstofgehaltes van de zoete wateren.

Diversiteit

Wereldwijd zijn er 3091 beschreven soorten Chlorophyceae en 969 Ulvophyceae (GUIRY & GUIRY 2010). Met name het plankton van de Volvocales en Chlorococcales is zeer soortenrijk, met in totaal 1265 bekende soorten (GUIRY & GUIRY 2010). In Nederland is het aantal soorten van de Chlorophyceae grotendeels niet goed gedocumenteerd, maar de schatting is dat er minstens 900 soorten voorkomen (A.M.T. Joosten pers. med.). Hieronder bevinden zich circa 200 bentische groenwiersoorten (SIMONS ET AL. 1999). Met name voor de vele planktonische soorten bestaan helaas geen dekkende Nederlandse determinatiewerken. En dit terwijl de planktonalgen veel gebruikt worden in de biologische waterbeoordeling (Kaderrichtlijn Water). Ook met de internationale flora's zijn veel vormen, met name de kleine soorten (<5 mm), moeilijk of niet op naam te brengen. De grote soortenrijkdom die hier aanwezig is, en die nog toeneemt met de verbeterende waterkwaliteit, is voor een groot deel een verborgen biodiversiteit (A.M.T. Joosten pers. med.). Van de overwegend mariene Ulvophyceae zijn in Nederland 65-70 soorten bekend (H. Stegenga pers. med.).

Voorkomen

Zoals al opgemerkt komen in meren en plassen heel veel planktonische soorten voor van de Chlorococcales en Volvocales. Deze planktongemeenschap is optimaal aanwezig in voorjaar en zomer. Op oever- en waterplanten van binnenwateren zijn de bentische soorten van de ordes Chaetophorales en Oedogoniales rijk vertegenwoordigd met bijvoorbeeld soorten uit de genera *Aphanochaete*, *Chaetophora*, *Bulbochaete*, *Oedogonium*, *Stigeoclonium* en *Ulothrix*. Deze algen vormen, tezamen met niet-plantaardige micro-organismen, de zogenaamde periphytongemeenschap: het aangroei op water- en oeverplanten en op houten of stenen beschoeiingen (SIMONS ET AL. 1999). Tot het soortenrijke en epifytische draadalgen-geslacht *Oedogonium* behoren ook soorten die na sterke groei losraken van het substraat en dan deel uitmaken van drijvend algenflab dat in het late voorjaar en zomer massaal kan voorkomen op voedselrijke plaatsen in kleine wateren als sloten en poelen. *Oedogonium* is ook een belangrijke component van de zogenaamde algenbaarden: lange algenslierten vooral op de bloem- en bladstengels van waterlelie *Nymphaea* en gele plomp *Nuphar lutea*. Een belangrijke zoet- en brakwatersoort is *Cladophora glomerata* die zeer algemeen voorkomt op aan golfslag blootgestelde oevers van meren, plassen, rivieren en kanalen. Op dergelijke plaatsen komen ook *Ulothrix*-soorten voor, vooral in de koudere seizoenen.

Naast de aquatische soorten komen vrij veel eencellige of kolonievormende coccale soorten (met name van de Chlorophyceae) voor in en op vochtige bodems en op boomschors. Voorbeelden zijn *Trebouxia*- en *Coccomyxa*-soorten die in korstmossen leven en vrijlevende soorten als *Apatococcus lobatus*, de belangrijkste soort van de bekende

groene aangroei op organische en anorganische substraten. De laatste jaren is op loofbomen steeds meer een oranje aangroei te zien van de carotenoïdenrijke draadalg *Trentepohlia aurea* (Ulvophyceae). Dit is mogelijk een exoot afkomstig uit (sub)tropische gebieden.

De zeewierien van de Ulvophyceae zijn algemeen langs de kust, met name in het zuidwesten van Nederland zoals in de Oosterschelde en het Grevelingenmeer. Het betreffen vaak draadvormige soorten van genera als *Chaetomorpha*, *Ulothrix*, *Urospora* en *Cladophora*. Ook zijn er parenchyma-

tische algen (*Ulva* en *Enteromorpha*) en sifonale algen als vederwier *Bryopsis* en viltwier *Codium*. Al deze soorten zijn op vast substraat gehecht of komen 'los' voor en kunnen forse afmetingen bereiken (bv. zeesla *Ulva*).

Determinatie

Planktonische soorten: Ettl 1983, Ettl & Gärtner 1988. Benthische zoetwatersoorten: Simons et al. 1999. Benthische en planktonische soorten: John et al. 2002. Mariene soorten: Brodie et al. (2007).

Plantae (supergroep) ► Viridiplantae ► Streptophyta

STREPTOPHYTA

JAN SIMONS & ERIK J. VAN NIEUKERKEN

NEDERLAND 2817 gevestigd (waarvan 250 exoten)
WERELD ca. 300.125 beschreven

De Streptophyta omvatten de landplanten en hun naaste verwanten: enkele groepen groenwieren, die er op het eerste gezicht nogal verschillend uitzien. Het onderscheid met de andere drie groenwierklassen zit deels in het type cel- en kerndeling en de tussenwandvorming. Daarnaast zijn de flagellen anders: ze zijn subapicaal in plaats van apicaal ingeplant en de wortel is asymmetrisch in plaats van symmetrisch, en op de plaats van waar de twee flagellen in de cel ontspringen bevindt zich een zogenaamde 'multi-layered structure' (MLS). Het unilaterale flagelapparaat en de MLS komen ook voor bij geflagelleerde voortplantingscellen (antherozoiden of spermatozoiden) van mossen, varenachtigen en enkele naaktzadige zaadplanten (bv. *Ginkgo* en *Cycas*). Bovendien zijn er sterke overeenkomsten in het patroon van kern- en celdeling. Naast de landplanten (Embryophyta) horen hier de volgende groepen van groenwieren bij: de eencellige (coccale kolonies) bodemalg *Chlorokybus atmophyticus* (wereldwijd één soort, niet van Nederland bekend, Chlorokybales), en draadvormige en parenchymatische soorten in vier ordes: Klebsormidiales (wereldwijd 48 soorten, acht soorten in Nederland), Zygnematales, Coleochaetales en Charales. De Coleochaetales (wereldwijd 18 soorten, vijf soorten in Nederland) zijn zeer bekend vanwege de vele biochemische en morfologische 'landplantadaptaties' die bij deze groep ontdekt zijn (Graham 1993). Lang



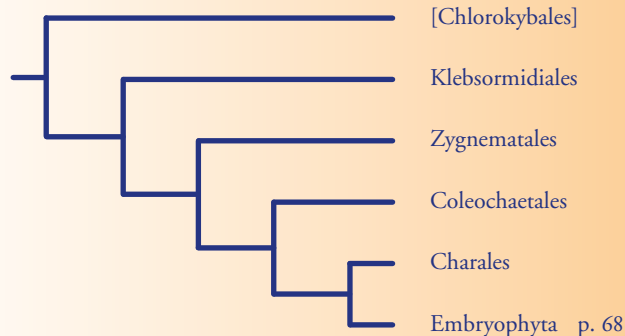
Zygnematales



Kranswieren - Charales



Landplanten - Embryophyta



werd deze groep gezien als de zustergroep van de landplanten, maar recente onderzoeken ondersteunen meer en meer de hypothese dat de echte kranswieren de zustergroep van de landplanten (Embryophyta) zijn (Lewis & McCourt 2004, Bhattacharya et al. 1998). De Zygnematales en Charales worden hierna apart besproken.

Plantae (supergroep) ► Viridiplantae ► Streptophyta ► Zygnematales (orde)

ZYGNEMATALES

JAN SIMONS

NEDERLAND 576 gevestigd
WERELD ca. 1830 beschreven

De Zygnematales omvatten de families Zygnemataceae, Mesotaeniaceae en Desmidiaceae. De Zygnemataceae zijn onvertakte draadalg met als bekendste genera *Spirogyra* (spiraalwier), *Zygnema* en *Mougeotia*. Tot de Mesotaeniaceae en Desmidiaceae behoren de eencellige coccale desmidiaceën of sieralgen. De Mesotaeniaceae zijn de zogenaamde saccoderme desmidiaceën (cel niet gesegmenteerd en celwand zonder poriën), en de Desmidiaceae de placoderme desmidiaceën (cel met twee duidelijke helften van ongelijke ouderdom, gescheiden door een cel-insnoering, en celwand met poriën en allerlei grote en kleine uitsteeksels). Deze placoderme desmidiaceën zijn

daardoor rijk gestructureerd en zeer fraai van vorm, vandaar de Nederlandse naam sieralgen. Zygnematales leven in zoet water.

Cyclus

Het overheersende type levenscyclus is haplobiontisch-haplont. De meeste soorten vertonen geslachtelijke voortplanting waarbij vrouwelijke gameten niet beweeglijk zijn en de mannelijke gameten wel (oögamie). Het geslachtelijk proces dat specifiek is voor de Zygnematales is conjugatie: de inhoud van de ene partnercel rondt zich af tot een amoëboïd beweeglijke gameet die door een verbindingsbuis