

Fucus, knotswier *Ascophyllum nodosum*, groefwier *Pelvetia canaliculata*) die in de getijdzone aspectbepalend zijn. Voor het zoete water worden slechts twee soorten genoemd (SIMONS ET AL. 1999). Het aantal bekende bruinwieren is in Nederland in enkele decennia flink toegenomen, mede door de vestiging van acht exoten. Er bestaat een kans dat bij een temperatuurstijging het aantal soorten verder zal toenemen; bij een stijging van 3°C van de gemiddelde (winter)temperatuur werden in 1994 14 soorten verwacht (STEGENGA 1994). Vier daarvan zijn na deze prognose al gearriveerd. Suikerwier *Saccharina latissima* (vroeger *Laminaria saccharina*)

komt nog maar met enkele exemplaren voor rond de mond van de Oosterschelde – waarschijnlijk is de hoge zomertemperatuur beperkend voor deze soort. Tevens bestaat de mogelijkheid dat de ‘gewone’ Fucales – die nu nog het aspect op een groot deel van de dijken bepalen – achteruit zullen gaan door temperatuurstijging. Een vermoedelijk verdwenen soort is hauwwier *Halidrys siliquosa* die jarenlang op één plek bij Strijenham (ZE) werd gevonden.

Determinatie

NEWTON 1931, FLETCHER 1987, COPPEJANS 1998.

Chromalveolata (supergroep) ► Stramenopila ► Heterokontophyta (fyllum) ► Bacillariophyceae (klasse)

BACILLARIOPHYCEAE - KIEZELWIENEN

HERMAN VAN DAM

NEDERLAND ca. 1700 gevestigd (waarvan een paar exoten),
nog ca. 800 verondersteld
WERELD ca. 15.000 beschreven

Kiezelwieren – ook kiezelalgen, kristalwieren of diatomeeën genoemd – zijn eencellige, microscopisch kleine wieren. De meeste soorten zijn 10-30 µm lang, maar sommige zijn minder dan 5 µm of meer dan 1 mm lang. De inhoud van de cel is meestal bruin(geel) van kleur, wat vooral in voor- en najaar goed zichtbaar is. Het meest opvallende kenmerk is de bouw van de celwand, die verkiezeld is. Dit kiezelwandje wordt in de cel gevormd en komt uiteindelijk buiten de plasmamembraan te liggen, als een extern skelet van kiezelzuur. Het skeletje bestaat uit twee delen (schaaltjes) die als doos en deksel op elkaar passen en waartussen één of enkele gordels aanwezig zijn. Een externe coating van organisch materiaal houdt de afzonderlijke delen bij elkaar. De aanmaak en het onderhoud van een dergelijke celwand kost minder energie dan voor celwanden van organisch materiaal. De schaaltes kunnen allerlei vormen hebben en op heel verschillende wijze versierd zijn met patronen van lijnen en stippels. Er zijn twee basisvormen van schaaltes, waardoor er twee klassieke hoofdgroepen onderscheiden worden: de centrische kiezelwieren (‘Centrales’) met een ronde (radiaire) basisvorm en de pennate kiezelwieren (‘Pennaes’) met een langwerpige (bipolaire) basisvorm. Veel pennate kiezelwieren hebben op beide schaaltes in de lengterichting een lange sleuf (raphe). Hierdoor kan gelatineus materiaal (bestaand uit polysacchariden) uitgestoten worden zodat de vaak bentische pennate kiezelwieren zich

over het substraat kunnen verplaatsen met een soort rupsbandsysteem. Veel soorten worden steeds als losse cellen aangetroffen, maar andere zijn georganiseerd in kolonies, die (taxon-specifiek) draad-, lint-, zigzag-, waaier-, ster- of boomvormig kunnen zijn. Zulke kolonies worden bijgehouden door gelei (polysacchariden), dat door de cellen wordt uitgescheiden. Kiezelwieren komen algemeen voor in zout, brak en zoet water en daarnaast zijn er verscheidene terrestrische soorten (VAN DAM & MERTENS 2010, VAN DEN HOEK ET AL. 1995).

Cyclus

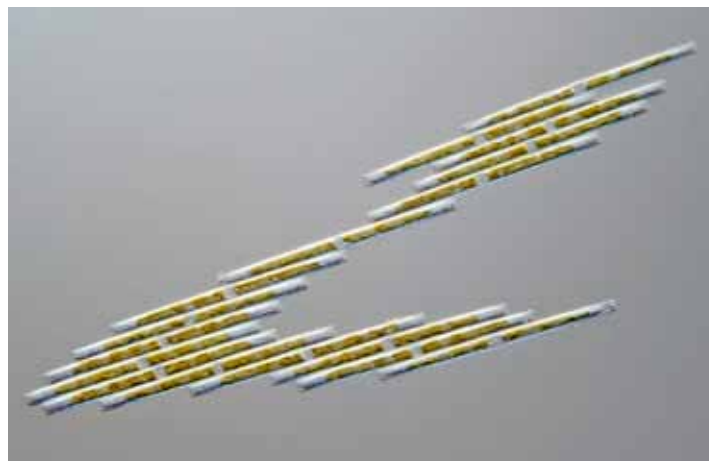
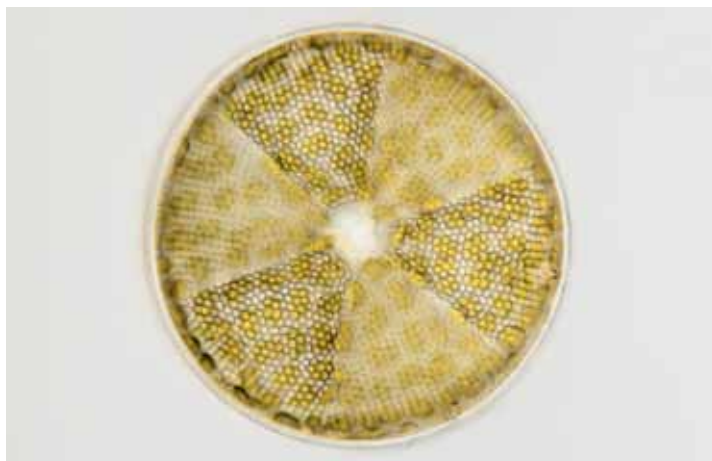
Kiezelwieren kennen een diplonte levenscyclus en vermenigvuldigen zich in hoofdzaak door vegetatieve celdeling. Hierbij deelt de cel in twee dochtercellen. In de meeste gevallen worden de twee schaaltes van de moedercel het ‘dekseltje’ van de dochtercellen en maakt elk dochtercel zelf een nieuw ‘doosje’. Hierdoor blijft de ene dochtercel even groot als de moedercel, maar is de andere wat kleiner. Het gevolg hiervan is dat er in de populatie meer en meer kleinere cellen komen. Dit gaat echter niet onbeperkt door; er is een minimale grootte die soorten kunnen hebben. Cellen die deze kritische grens bereiken delen niet langer en stappen over op geslachtelijke voortplanting. Bij de pennate kiezelwieren ontstaan uit de diploïde cellen door meiose haploïde gameten van gelijke vorm, die samen



Actinoptychus senarius



Bacillaria paxillifer





▲ Aangroei van kieselwieren op onder de waterspiegel gelegen delen van rietstengels.

een zygote produceren, die overgaat in een auxospore. Bij de centrale kieselwieren ontstaan uit de vegetatieve cellen haploïde eicellen of haploïde spermatozoïden. Door versmelting van een eicel en een spermatozoïde ontstaat een zygote, waaruit de auxospore voortkomt. De auxospore is een ruststadium, waauit na verloop van tijd door mitose gewone kieselwiercellen ontstaan. Veel soorten kunnen zich verschillende keren per dag delen. Daardoor is hun groeisnelheid hoog en kan de soortensamenstelling zich snel aanpassen aan veranderende milieuomstandigheden (VAN DEN HOEK ET AL. 1995, WERNER 1977).

Ecologie

De meeste kieselwieren zijn autotroof en gebruiken voor de fotosynthese de chloroplasten chlorofyl-a en -c en fucoxanthine als accessoir pigment. Mineralen en voedingsstoffen, waarvan stikstof-, fosfor- en siliciumverbindingen het belangrijkste zijn, worden uit het water opgenomen. Veel soorten zijn niet strikt autotroof, maar geheel of gedeeltelijk heterotroof, waarbij organisch materiaal wordt afgebroken en als bouwstof worden gebruikt. Deze soorten komen bij voorkeur voor in sterk organisch belaste wateren, zoals rioolwaterzuiveringen of door kroos *Lemna* gedomineerde sloten (CHOLNOKY 1968). Enkele planktonische soorten kunnen de filters van drinkwaterproductiebedrijven verstoppen en kunnen ook voor reuk- en smaakoverlast zorgen (VAN DER WERFF 1951). Gevaarlijker zijn sommige soorten uit geëutrofiëerde kustwateren die neurotoxinen afscheiden. Er zijn daardoor al dodelijke slachtoffers gevallen onder garnalen, krabben, schelpdieren, vissen, vogels en mensen (VILLAC ET AL. 1993). Tegenover de enkele schadelijke effecten staan zeer veel nuttige eigenschappen. Kieselwieren verzorgen bijna de helft van de primaire productie van de wereldzeeën en staan zo aan de basis van de voedselketen (VAN DEN HOEK ET AL. 1995). Restanten van de celinhoud zijn belangrijke componenten van aardolie, waarvan de meeste economieën voor een groot deel afhankelijk zijn (RAMACHANDRA ET AL. 2009). De kieselrestanten van afgestorven kieselwieren hebben zich op sommige plaatsen in zee, maar ook in zoet water, tijdens duizenden jaren opgehoopt tot tientallen meters dikke pakketten. Als deze

lagen door geologische processen boven water zijn gekomen is daaruit door ontwatering en compactie diatomeeënnaarde, diatomiet of kiezelgoer ontstaan, zoals bij Renkum (GE). Klassiek is het gebruik van kiezelgoer als thermische isolator, filtermateriaal in de voedingsindustrie en zwembaden, polijstmiddel (onder andere tandpasta en sommige verfsoorten), vulstof voor dynamiet en kattenbakken, insectenverdelgingsmiddel en substraat voor de hydrocultuur van planten (www.wikipedia.org). Bij kweek van kieselwieren in afvalwater zijn per hectare drogestofopbrengsten bereikt die tienmaal hoger zijn dan voor snijmaïs en driemaal hoger dan voor aardappelen en suikerbieten. De olie uit de kieselwieren kan worden gebruikt als biobrandstof, maar ook in voedingsmiddelen (omega-3-vetzuren) (RAMACHANDRA ET AL. 2009). Een andere recente ontwikkeling is het gebruik in nanotechnologie: er zijn ontwikkelingen op het gebied van het gebruik in optische systemen, computerchips, zonnecellen, analytische chemie en farmacologie (GORDON ET AL. 2008).

Omdat de ecologie van veel kieselwieren relatief goed bekend is worden ze veel gebruikt als indicatoren, zowel in de geologie, palaeoecologie en waterkwaliteitsonderzoek (VAN DAM ET AL. 1994, SMOL & STOERMER 2010). Met kieselwieren in sedimenten en uit herbariumcollecties zijn reconstructies gemaakt van de geschiedenis van waterverzuring en eutrofiëring (VAN DAM ET AL. 1988, KIRILOVA ET AL. 2010). Veel van de milieu-reconstructies van holocene en laat-pleistocene afzettingen die gebruikt zijn voor het maken van de geologische kaart van Nederland, zijn gebaseerd op kieselwierenonderzoek (VOS & DE WOLF 1993). In de archeologie worden kieselwieren in het papier van antieke boeken en meegebakken diatomeeën in potscherven gebruikt voor het bepalen van de herkomst van het materiaal (JANSMA 1977). In forensisch onderzoek geven kieselwieren soms aanwijzingen over verdrinking als doodsoorzaak en over de plaats en de wijze waarop delicten zich hebben afgespeeld (HÜRLIMANN ET AL. 2007). De bijzondere bouw en vormenrijkdom zijn een bron van inspiratie voor kunstenaars en architecten (BACH & BURKHARDT 1984, HAECKEL 1899-1904).

Diversiteit

Wereldwijd zijn er naar schatting 10.000-20.000 beschreven soorten, maar wellicht zijn er in totaal zo'n 80.000-200.000 soorten (CHAPMAN 2009). De laatste decennia wordt steeds duidelijker dat morfologisch (vrijwel) identieke soorten toch genetische verschillen vertonen. Als daarmee rekening wordt gehouden kunnen de aantallen soorten nog wel een factor vijf tot tien hoger zijn (MANN & DROOP 1996, VANORMELINGEN ET AL. 2008). Uit Nederland zijn nu ongeveer 1700 soorten en 350 variëteiten bekend, waaronder enkele exoten (H. van Dam & F.A.C. Kouwets pers. obs.). Er worden echter voortdurend nieuwe taxa aangetroffen en volgens conservatieve schattingen komen hier waarschijnlijk ongeveer 2.500 soorten en 500 variëteiten voor (H. van Dam & F.A.C. Kouwets pers. obs.). Ongeveer vijf taxa zijn beschreven aan de hand van Nederlands materiaal, waaronder *Thalassiosira levanderi* en *Navicula vandamii* var. *mertensiae*.

Voorkomen

Temperatuur en licht hebben grote invloed op de soortensamenstelling en de hoeveelheden kieselwieren. Zoutgehalte, zuurgraad/alkaliniteit en nutriënten (fosfor, silicium,

stikstof) hebben ongeveer in afnemende volgorde van belangrijkheid ook een grote invloed. Vooral in het zoute water komen veel planktonische soorten voor. In het zoete water is het aantal planktonsoorten minder, maar ze kunnen wel massaal aanwezig zijn (planktonbloei). Na het uitputten van het kiezelzuur, dat nodig is voor de opbouw van de celwand, stort de bloei vaak in en komen er bijvoorbeeld groenwieren of cyanobacteriën voor in de plaats (VAN DAM & MERTENS 2010, SOININEN 2007). Langs de kust komen de soorten bentisch voor op allerlei substraten; bijvoorbeeld op stenen, maar ook op macroscopische algen en zandkorrels. Op wadplaten vormen de kiezelwieren vaak een bruin gekleurde dunne film. Via de raphe kunnen ze op en neer bewegen, met snelheden tot 25 µm/s. Hierdoor kunnen ze steeds de juiste combinatie van hoeveelheid beschikbaar licht en vochtgehalte opzoeken. De polysacchariden stabiliseren het wad, doordat ze de zand- en kleideeltjes bij elkaar houden (KROMPKAMP ET AL. 2006). In het zoete en brakke water is het benthos veel soortenrijker dan het plankton. Een aantal soorten leeft op of in de bovenste laag van de modderbodem. Veel soorten leven ook aangehecht op bladeren en stengels van waterplanten, bijvoorbeeld riet *Phragmites australis*, dat vaak bruin ziet van de kiezelwieren. Een kale stengel wordt in het voorjaar eerst gekoloniseerd door plat aangehechte soorten. In een paar weken tot maanden ontwikkelt zich een steeds complexere en soortenrijkere structuur. In de loop van de zomer wordt deze vaak weer tenietgedaan door vraat van macrofauna, waaraan slechts enkele zeer vast aangehechte soorten weten te ontsnappen. Een aantal kiezelwiersoorten is niet aan water gebonden; ze leven in moerassen (bijvoorbeeld in veenmoskussens), in natte of droge bodems en zelfs op muren (VAN DEN HOEK ET AL. 1995). In Nederland komen enkele exoten voor, waarvan sommige met ballastwater of schelpdieren uit de Stille Oceaan



hier gekomen zijn, zoals *Biddulphia sinensis* een eeuw geleden en *Coscinodiscus wailesii* 30 jaar geleden (CADÉE & HEGEMAN 1991). De schijnbare vooruitgang van de meeste soorten is een direct gevolg van betere inventarisatie. Een aantal soorten uit (matig) voedselarme wateren is de afgelopen eeuw door verzuring en vermessing sterk achteruitgegaan, maar het is nog niet zeker of hierdoor ook soorten uit ons land zijn verdwenen (VAN DAM & MERTENS 2008).

▲ *Licmophora flabellata*

Determinatie

HENDEY 1964, KRAMMER & LANGE-BERTALOT 1986-1991, LANGE-BERTALOT 1993, HASLE & SYVERTSEN 1997, WITKOWSKI ET AL. 2000, KRABERG ET AL. 2010. VAN DAM & MERTENS 2010 geven een vollediger lijst van noodzakelijke determinatieliteratuur.

Chromalveolata (supergroep) ► Alveolata

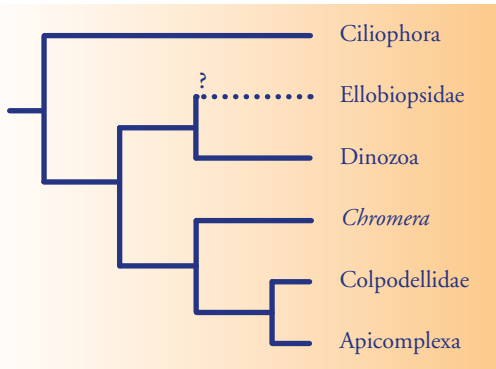
ALVEOLATA

ERIK J. VAN NIEUKERKEN

De Alveolata omvatten autotrofe en heterotrofe eencelligen, met een grote variatie aan vorm en levenswijze. De fyta Ciliophora, Dinozoa en Apicomplexa hebben vooral kenmerken van het ribosomale gen r8S gemeen (o.a. MOORE ET AL. 2008), en verder de zogenaamde submembraneuze blaasjes, alveoli (vandaar de groepsnaam), die waarschijnlijk wor-

den gebruikt voor de opslag van calcium. Tot voor kort werden de Dinoflagellata nog tot de planten gerekend en beide andere fyta tot de dierlijke Protozoa.

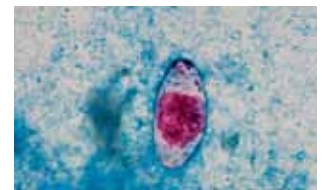
Tot de Alveolata behoort nog een aantal kleine groepen waarvan niets bekend is over het voorkomen in Nederland: Ellobiopsidae (wereldwijd 17 beschreven soorten, parasieten en symbionten van kreeftachtigen), *Chromera* (één beschreven soort) en Colpodellidae (wereldwijd zeven beschreven soorten). We behandelen hieronder de Ciliophora, Dinozoa en Apicomplexa apart.



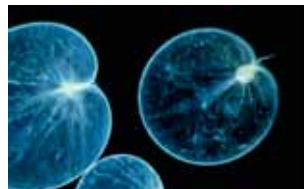
NEDERLAND ca. 670 gevestigd, 33 verondersteld, nog vele verwacht
WERELD ca. 12.130 beschreven



Trilhardiertjes - Ciliophora



Apicomplexa



Dinozoa