

Eukarya (domein) ► Unikonta (supergroep)

UNIKONTA

ERIK J. VAN NIEUKERKEN



Amoebozoa

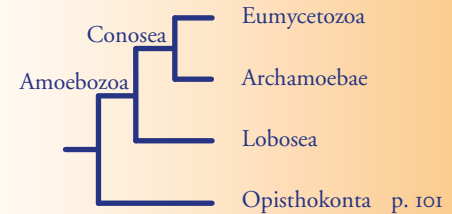


Opisthokonta

Dit is verreweg de soortenrijkste supergroep van de eukaryoten en omvat naast enkele groepen van amoebachtige eencelligen (o.a. Amoebozoa), de Opisthokonta, die onder andere de schimmels (Fungi) en de meercellige dieren (Animalia of Metazoa) omvatten. De Unikonta worden met name door DNA-kenmerken gekarakteriseerd, maar Unikonta genoemd omdat de meeste in het flagellate stadium – indien aanwezig – slechts één flagel (zweepstaart) hebben. Bij dieren is

NEDERLAND ca. 38.490 gevestigd (waarvan ca. 805 exoten)
WERELD ca. 1.589.655 beschreven

dat de spermatozoïde, die overigens secundair weer meer flagellen kunnen hebben. De Unikonta bestaan uit de hoofdgroepen Amoebozoa en Opisthokonta.



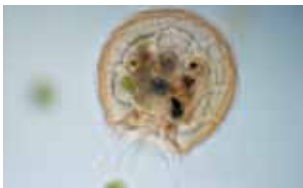
Unikonta (supergroep) ► Amoebozoa (fylum)

AMOEOBOZOA

ERIK J. VAN NIEUKERKEN & MARCO ROOS



Slijmzwammen - Eumycetozoa



Arcellinida

Eencelligen zonder celwand (behalve bij sporen), met brede schijnvoetjes of pseudopodiën. De voeding gebeurt door middel van fagotrofie: de cel stulpt zich om de prooi, die vervolgens wordt verteerd. Soms vormen de eencelligen een plasmodium (zie bij slijmzwammen). Vroeger werden alle eencelligen met pseudopodiën ondergebracht bij de Sarcodina, maar die groep blijkt nu geheel polyfyletisch te zijn. Veel amoeben zijn recent overgebracht naar andere supergroepen, vooral de Heterolobosea (Excavata) en Cercozoa (Rhizaria), andere Sarcodina met axopodiën (smalle schijnvoetjes), zoals radiolariën en sommige zonnediertjes behoren nu ook tot de Rhizaria en Stramenopila (PAWLOWSKI & BURKI 2009). Behalve amoeben behoren toch ook enkele flagellate eencelligen tot de Amoebozoa (MINGE ET AL. 2009). De classificatie en fylogenie van de Amoebozoa is nog volop in beweging. Hier wordt een

NEDERLAND ruim 410 gevestigd
WERELD ca. 2370 beschreven

voorlopige eenvoudige indeling gevolgd (ADL ET AL. 2005, MINGE ET AL. 2009, PAWLOWSKI & BURKI 2009, SHADWICK ET AL. 2009).

De Amoebozoa worden verdeeld in de echte amoeben (Lobosea), de Archamoebae, en de slijmzwammen (Eumycetozoa). De laatste twee lijken het nauwst verwant te zijn, en vormen samen de Conosea (zie stamboom). De Archamoebae zijn amoeben zonder mitochondriën. De meeste soorten leven in de darm van zoogdieren (Mammalia), veel bij de mens, zoals de onschadelijke *Entamoeba coli*. De schadelijke *E. histolytica* veroorzaakt amoebendysenterie. Andere soorten zijn vrijlevend. Wereldwijd zijn er circa 30 soorten beschreven (www.biolib.cz). In Nederland komen ongeveer zes soorten voor in de genera *Entamoeba* en *Endolimax*. De echte amoeben en slijmzwammen worden hieronder apart besproken.

Unikonta (supergroep) ► Amoebozoa (fylum) ► Eumycetozoa (klasse)

EUMYCETOZOA - SLIJMZWAMMEN

BLANCA VAN DEN HEUVEL & MARCO ROOS

NEDERLAND ruim 255 gevestigd, nog 14 verwacht
WERELD 1035 beschreven

De Eumycetozoa vormen een groep van merkwaardige organismen waarvan de taxonomische positie altijd onderwerp van wetenschappelijk dispuut is geweest. Ze werden in het verleden veelal ingedeeld bij de Fungi op basis van morfologische kenmerken. Toen er DNA-gegevens beschikbaar kwamen, bleek al snel dat slijmzwammen en Fungi geen directe gemeenschappelijke voorouder hebben. Het grootste verschil tussen slijmzwammen en Fungi is de celwand: celwanden van Fungi bestaan uit chitine, slijmzwammen kennen gedurende het overgrote deel van hun levenscyclus geen celwand, en wanneer een celwand wordt gevormd (met name bij de sporen) bestaat die niet uit chitine. Tegenwoordig worden slijmzwammen als onderdeel van het grote parafyletische geheel van protisten gezien. Sommige auteurs beschouwen ze daarbinnen als een apart eukaryoot rijk, maar de huidige consensus is een plaats binnen een van

de grote eukaryote clades, namelijk de Amoebozoa. Dit wordt mede gebaseerd op een aantal morfo-biologische kenmerken, zoals de fagotrofe voedingswijze, amoëboïde voortbeweging en afwezigheid van een stevige celwand (behalve bij de sporen).

Slijmzwammen bezitten een vegetatief stadium in de vorm van een plasmodium. Deze plasmodia kunnen op verschillende wijze ontstaan: door aggregatie van individuele amoëboïde cellen, door versmelting van amoëboïde cellen of flagellaten of door deling van celkernen zonder deling van cytoplasma.

Slijmzwammen zijn binnen de Amoebozoa gekarakteriseerd door gesteelde sporendragende vruchtlichamen. Tot de slijmzwammen behoren drie groepen: Dictyostela, Myxomycota (of Myxogastria) en Protostelia (ten minste één soort in Nederland, wereldwijd met 45 beschreven soor-

ten, ca. 150 geschat; ADL ET AL. 2007, STEPHENSON 2010). De eerste twee kennen veelsporige vruchtlichamen en zijn ieder monofyletisch. Deze twee worden daarom hieronder ook verder beschreven. De status van de derde groep wordt recent ondergraven (FIORE-DONNO ET AL. 2010, SHADWICK ET AL. 2009); de vertegenwoordigers worden alle gekenmerkt door eensporige vruchtlichamen, wat wordt gezien als een evolutionair tussenstadium naar meersporigheid. Ook wordt momenteel betwijfeld of de eerste twee samen en ook al deze drie groepen tezamen een monofyletische groep vormen binnen de Amoebozoa. Enkele groepen die vroeger tot de slijmzwammen werden gerekend blijken te behoren tot de Rhizaria - Cercozoa (nl. de Plamodiophoraceae) en de Excavata – Heterolobosea (nl. de Acrasida, een groep lijkend op de cellulaire slijmzwammen).

DICTYOSTELA - CELLULAIRE SLIJMZWAMMEN

Cellulaire slijmzwammen worden gekenmerkt door een aggregatieplasmodium of pseudoplasmodium gevormd uit haploïde, amoëboïde cellen; deze slijmzwammen zijn dan ook nauw verwant aan de echte amoëben. De celwand van de sporen is gevormd uit cellulose. Er zijn geen flagellate stadia gekend. Cellulaire slijmzwammen zijn terrestrisch.

Cyclus

De levenscyclus van cellulaire slijmzwammen is haplontisch met een zygotische meiose. Uit de sporen kiemen haploïde amoëben die na een voedingsperiode met snelle vegetatieve vermenigvuldiging elkaar aantrekken en op die manier een aggregatieplasmodium vormen. In dit plasmodium zullen op een gegeven moment twee amoëben versmelten tot een zygote, waaromheen een macrocyst gevormd worden. Hierbij trekt de zygote andere amoëben aan. De amoëben rond de zygote vormen een beschermende wand van cellulose. Binnen deze wand vindt meiose plaats. Daarop vindt een aantal mitosen plaats waarbij talrijke haploïde sporen gevormd worden. De mitose is 'normaal', dus met centriolen en een kernwand die desintegreert. Ongeslachtelijke voortplanting gebeurt door encytering van individuele amoëben tot microcysten tijdens ongunstige periodes. Ook groepen van amoëben kunnen encyteren tot een sorocarp en zo overleven.

Ecologie

Cellulaire slijmzwammen voeden zich met bacteriën door fagocytose, waarbij de celwand de bacteriën dus omsluiten en opnemen.

Diversiteit

Wereldwijd zijn er 89 soorten beschreven (STEPHENSON 2010). Uit Nederland zijn vertegenwoordigers van deze groep nog niet gemeld, maar er worden ongeveer 14 soorten verwacht (SWANSON ET AL. 1999).

Voorkomen

Dictyostela komen algemeen voor in bodems en strooisel in bossen, vooral in de tropen.

Determinatie

STEPHENSON 2010.



MYXOMYCOTA (MYXOGASTRIA) - ECHTE SLIJMZWAMMEN

Echte slijmzwammen bezitten een diploïd, meerkernig fusieplasmodium. De celwand van de sporen bevat cellulose en galactosamine. De reservestof in de sporen is glycogeen. De flagellate stadia zijn gekenmerkt door twee zweepflagellen waarbij één flagel vaak sterk gereduceerd of soms zelfs afwezig is. De plasmodia van de Myxomycota bezitten geen celwand maar zijn omgeven door een dunne slijmschede. Het plasmodium is vaak een waaiervormig met protoplasmatische buizen gevormd uit licht verdikt protoplasma. De plasmodia zijn ook vaak felgekleurd; de pigmenten zijn echter totaal verschillend van de pigmenten in de Fungi. De systematiek van de Myxomycota is gebaseerd op de complexiteit van de vruchtlichamen. De volgende orden bezitten vaak bleek gekleurde vruchtlichamen: Liceales zonder capillitium en columella (*Lycogala*, *Cribraria*); Echinosteliales met columella; Trichiales zonder columella, met capillitium (*Trichia*). De volgende orden hebben vruchtlichamen die vaak feller gekleurd of opvallend gevormd zijn: Physarales met zwarte tot violet of roze sporen, peridium bevat vaak kalk (*Didymium*, *Fuligo*, *Badhamia*); Stemonitales met vaak grote vruchtlichamen die aan het substraat vastzitten met een hypothallus (*Stemonites*, *Comatruchia*, *Lamproderma*). Echte slijmzwammen zijn terrestrisch.

Cyclus

De Myxomycota zijn diplo-haplonten met een heteromorfe generatiewissel. De haploïde fase wordt gekenmerkt door vrijlevende amoëben of flagellaten; de diploïde fase wordt gekenmerkt door een fusieplasmodium. Uit de sporen kiemen haploïde flagellaten of amoëben die een tijdlang vrij leven; flagellaten kunnen overgaan in amoëben en omgekeerd (haploïde fase). De individuele vrijlevende amoëben of flagellaten afkomstig uit de sporen kunnen encyteren tot microcysten. Afhankelijk van de ouderdom van de cellen of onder invloed van welbepaalde milieuomstandigheden versmelten twee amoëben/flagellaten tot een

▲ Gewone boomwrat
Lycogala epidendrum

diploïde amoebozygote. Door opeenvolgende kerndelingen in de zygoten ontstaat een plasmodium; verschillende plasmodia kunnen met elkaar versmelten. Dit plasmodiale stadium is de diploïde fase. Het plasmodium of de individuele amoeben/flagellaten voeden zich fagotroof met bacteriën, gistcellen, schimmelsporen of detrituspartikels. Het plasmodium kan ook rechtstreeks voedingsstoffen uit het omringende medium opnemen via diffusie. Het plasmodium groeit aan door assimilatie van opgenomen voedsel in het cytoplasma; er vinden dus geen celdelingen plaats.

Onder bepaalde omstandigheden vormt het plasmodium vruchtlichamen. In deze vruchtlichamen worden weer cellen gevormd waarvan bepaalde differentiëren tot sporen. In de sporen ondergaan de diploïde kernen een meiose (reductiedeling). De mitose is normaal, dus met centriolen en een celwand die desintegreert; de chromosomen zijn uitzonderlijk klein. Drie van de vier haploïde kernen verdwijnen zodat uit elke spore één haploïde flagellaat/amoebe kiemt. De vruchtlichamen worden óf door een deel van het plasmodium gevormd (dit vruchtlichaam wordt dan het sporangium genoemd), óf door het gehele plasmodium.

Ecologie

Echte slijmzwammen zijn heterotrofe organismen die detritus, bacteriën, gisten en fungi(sporen) opnemen. Slijmzwammen kunnen zich langzaam voortbewegen en laten vaak een slijmspoor achter.

Diversiteit

Wereldwijd zijn er circa 900 beschreven soorten (ADL 2007). In Nederland zijn 254 soorten gemeld (VAN HOOFF 2006). Er zijn

verschillende soorten beschreven aan de hand van Nederlandse exemplaren door N.E. Nannenga-Bremekamp.

Voorkomen

Er worden vier habitats met een verschillende soortensamenstelling onderscheiden. (i) Rottend hout, waar 30-70% van alle soorten leeft, vooral in gematigde en boreale klimaatzones. De meeste van deze soorten vormen grote, macroscopische plasmodia. Ze hebben meestal een duidelijke seizoensvoorkeur in de vorming van sporen. (ii) De bast van levende bomen en struiken, waar bijna alle soorten slechts zeer kleine plasmodia vormen. (iii) De bovenste bodemlaag, waar ze leven op afgevallen blad en andere afgevallen plantendelen. Ze vormen veelal grote plasmodia, maar zijn moeilijk te vinden. Ook deze soorten hebben meestal een duidelijk seizoensgebonden piek in sporenvorming. (iv) Op uitwerpselen van herbivore zoogdieren en vogels; dit zijn gespecialiseerde organismen en er zijn relatief weinig soorten. Daarnaast is er een aantal specifieke habitats, zoals in mossen, waarschijnlijk gerelateerd aan cyanobacteriën, en hoog in de bergen op plantenresten in de buurt van smeltwater (NOVOZHILOV ET AL. 2000). Algemeen werd aangenomen dat de soorten wijde verspreidingen kennen en een aantal zelfs (bijna) kosmopolitisch zijn. Recent is echter aangetoond dat de verspreiding van echte slijmzwammen bepaald wordt door verschillen in klimaat en vegetaties op wereldschaal en ecologische variatie in bepaalde habitats op lokale schaal (STEPHENSON ET AL. 2008).

Determinatie

NANNENGA-BREMEKAMP 1979, 1983, ING 1999, STEPHENSON 2010.

Unikonta (supergroep) ► Amoebozoa (fyllum) ► Lobosea (klasse)

LOBOSEA (LOBOSE AMOEBAE, GYMNAMOEBAE) - AMOEBEN

ERIK J. VAN NIEUKERKEN

NEDERLAND ruim 150 gevestigd
WERELD ruim 1300 beschreven

▼
Amoeba proteus

▶▶
Arcella gibbosa

De klasse Lobosea omvat de 'echte' amoeben, eencelligen met lobvormige pseudopodiën (ook lobopodia genoemd), vaak naakt ('Gymnamoebae'), maar veel soorten, zoals de Arcellinida, ook met een huisje (testa) van organisch materiaal, of soms ook voorzien van minerale deeltjes (kiezel,

kalk). De testa heeft één opening. Lobosea hebben geen flagellaat stadium. De lengte van de soorten varieert van enkele micrometers tot wel 5 mm. Er zijn één, twee of meer celkernen. De indeling en verwantschappen van de amoeben is nog sterk in beweging. Onder andere worden de

