

volgende groepen onderscheiden: Tubilinea (waaronder de echte amoeben in Tubilinida en de Arcellinida), Flabellinea en Variosea (PAWLOWSKI & BURKI 2009), maar het is onzeker of de groep in zijn geheel monofyletisch is. Amoeben omvatten zowel vrijlevende soorten in zee, zoet water, of in de bodem op het land, als parasitaire vormen.

Cyclus

De voortplanting is doorgaans ongeslachtelijk door deling. Onder ongunstige omstandigheden vormen veel soorten cysten, die langdurige droogte kunnen doorstaan. Bij Arcellinida is aangetoond dat in de cysten meiose kan plaatsvinden, waardoor wellicht toch geslachtelijke voortplanting voorkomt (MEISTERFELD 2000A).

Ecologie

Amoeben leven van allerlei dood of levend organisch materiaal dat door de cel door middel van fagocytose kan worden opgenomen, zoals bacteriën, fungi (waarvan de hyfen geperforeerd worden), kleine algen en andere eencelligen.

Diversiteit

De omvang van deze groep is wat lastig vast te stellen omdat veel soorten die vroeger onder de amoeben werden gerangschikt, verhuisd zijn naar andere groepen zoals de Heterolobosea (Excavata), Cercozoa (Chromalveolata) of de kleine unikonta fyla hierna (o.a. PAWLOWSKI & BURKI 2009). Wereldwijd zijn ten minste 1300 soorten beschreven (ADL ET AL. 2007). In Nederland zijn ten minste 150 soorten gemeld: Siemensma (1987) meldt 54 vrijlevende soorten die hiertoe behoren, Dresscher (1976) meldt circa 100 soorten Arcellinida. *Trichamoeba sinuosa* is beschreven op grond van Nederlands materiaal.



Voorkomen

Amoeben komen overal voor waar het vochtig is, van vochtig mos tot in de open oceaan, en er zijn ook heel wat parasieten bij dier en mens. Arcellinida leven uitsluitend in zoet water en vooral veel in mos, zoals *Sphagnum* (in Nederland onderzocht door HOOGENRAAD 1934). De testa blijft na de dood intact, en daarmee kan de aanwezigheid van soorten vaak later nog vastgesteld worden, ook fossiel. In de bodem kunnen wel 1 tot 100 miljoen Arcellinida per m² voorkomen en jaarlijks een biomassa van 1 tot 200 gram produceren (MEISTERFELD 2000A).

Determinatie

HOOGENRAAD & DE GROOT 1940, HARNISCH 1968, VAN ESSEN 1968, RAINER 1968, GROSPIETSCH 1972, PAGE 1976, 1988, SIEMENSMA 1987, PAGE & SIEMENSMA 1991, MEISTERFELD 2000A.

▲
Nebela

Unikonta (supergroep) ► Opisthokonta

OPISTHOKONTA

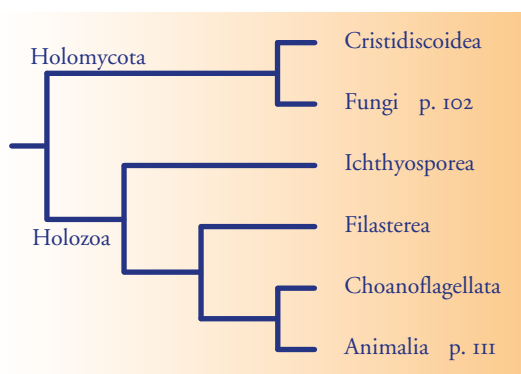
ERIK J. VAN NIEUKERKEN

Opisthokonta worden gekenmerkt doordat de ene flagel aan de achterkant van de cel is ingeplant; bovendien hebben ze de vorm van de mitochondriën gemeen. Er vindt momenteel veel grootschalig moleculair onderzoek plaats naar de verwantschapsrelaties tussen de schimmels en dieren, waarbij vooral de vraag is welke groepjes eencelligen als zustergroep van de hoofdgroepen beschouwd kunnen worden en de biologisch relevante vraag hoe dan de meercelligheid is ontstaan (MINGE ET AL. 2009, RUIZ-TRILLO 2007, 2008, SHALCHIAN-TABRIZI ET AL. 2008, STEENKAMP ET AL. 2006). De Opisthokonta bestaan uit de Holomycota met de Nucleariidae (Cristidiscoidea) en de schimmels (Fungi), en de Holozoa met de Ichthyosporea, Filasterea, Choanoflagellata en de dieren (Animalia). De eencellige groepen worden hier kort besproken, waarna de schimmels (Fungi) en dieren (Animalia) volgen.

CRISTIDISCOIDEA (NUCLEARIIDAE)

Een kleine groep amoeben (wereldwijd acht beschreven soorten) met draadvormige pseudopodiën, die in zoet water of in de bodem leven. Bij moleculair onderzoek blijken ze de zustergroep van de Fungi te vormen (STEEKAMP ET AL. 2006).

NEDERLAND ruim 38.000 gevestigd (waarvan ca. 805 exoten)
WERELD ca. 1.570.000 beschreven



In Nederland komen drie soorten uit het genus *Nuclearia* voor (SIEMENSMA 1981, 1987). Voor determinatie zie ook Page & Siemensma (1991).

ICHTHYOSPOREA

Een kleine groep (wereldwijd 24 beschreven soorten) van eencellige parasieten van gewervelde dieren (Vertebrata), geleedpotigen (Arthropoda) en weekdieren (Mollusca).

Sommige soorten zijn echter vrijlevend, amoëboïd, soms met een flagel. De levenscyclus is nog grotendeels onbekend. Deze groep is pas recent ontdekt als aparte clade, verwant aan dieren en schimmels. Hij wordt ook wel Mesomycetozoa genoemd. De eerder bekende soorten werden beschouwd als schimmels, algen of protozoën (MENDOZA ET AL. 2002). De ontdekking van deze groep en het volgende fylum is van belang om het ontstaan van de dieren te verklaren (RUIZ-TRILLO ET AL. 2008, SHALCHIAN-TABRIZI ET AL. 2008). Enkele voorbeelden van Ichthyosporia zijn: *Amphibiocystidium ranae*, een parasiet van kikkers die mogelijk in ons land voorkomt; *Ichthyophonus hoferi*, een wijdverspreide visparasiet (in zee en zoet water); *Pseudoperkinsus tapetis*, een commensaal in tweekleppigen; en *Psorospermium haeckeli* in zoetwaterkreeften. *Rhinosporidium seeberi* veroorzaakt rhinosporidiosis bij de mens. Dit is een ziekte die vooral endemisch is in India en omstreken, maar ook in Nederland is waargenomen op mensen die daarvandaan kwamen.

FILASTEREA

Dit is een pas in 2008 opgericht fylum voor twee of drie soorten eencelligen, *Ministeria vibrans* en *Capsaspora owczarzaki*, die gezamenlijk de zustergroep vormen van de choanoflagellaten plus dieren (SHALCHIAN-TABRIZI ET AL. 2008). Tussen deze groepen bestaan grote overeenkomsten in een groot aantal eiwitten die onder andere te maken hebben met cel-

aanhechting en communicatie tussen de cellen. Juist deze eigenschappen hebben de ontwikkeling van meercellige dieren mogelijk gemaakt (SHALCHIAN-TABRIZI ET AL. 2008, RUIZ-TRILLO ET AL. 2007, 2008). *Ministeria vibrans* is een vrijlevende soort in zee, beschreven van Zuid-Engeland, en zou in de Noordzee voor kunnen komen. *Capsaspora* is een symbiont van tropische zoetwaterlongslakken (*Biomphalaria*).

CHOANOFLAGELLATA - CHOANOFLAGELLATEN

De choanoflagellaten vormen een groep van eencelligen met één flagel die wordt omgeven door een trechtervormige kraag van tentakeltjes (microvilli). Er zijn zowel vastzittende soorten als planktonische, soms met een lorica ('huisje') van kiezel; sommige soorten vormen kolonies. Choanoflagellaten komen in zee en zoet water voor. Er is een opvallende gelijkheid tussen deze eencellige organismen en de trilhaarcellen (choanocyten) van de sponzen (Porifera), waardoor al lang gediscussieerd werd over de mogelijkheid dat choanoflagellaten 'voorouders' van sponzen zouden zijn. Op grond van de moleculaire analyses kan nu gesteld worden dat de choanoflagellaten de zustergroep van de meercellige dieren zijn (SHALCHIAN-TABRIZI ET AL. 2008). Wereldwijd zijn ongeveer 120 soorten beschreven (ADL ET AL. 2007). In Nederland zijn circa 16 soorten vastgesteld (DRESSCHER 1976). Ze kunnen onder andere gedetermineerd worden met Leadbeater & Thomsen (2000).

Unikonta (supergroep) ► Opisthokonta ► Fungi

FUNGI - SCHIMMELS

EEF ARNOLDS, THOM KUYPER, JOOST J.A. STALPERS & AAD J. TERMORSHUIZEN

NEDERLAND ruim 10.300 gevestigd (waarvan ca. 150 exoten)
WERELD ca. 100.000 beschreven

De echte schimmels behoren tot het rijk van de Fungi of Eumycota. Vaak worden ook vertegenwoordigers van de supergroep Chromalveolata (zie boven, o.a. Oomycota) en de hierboven behandelde Eumycetozoa tot het werkveld van de mycologie gerekend.

De schimmels worden verdeeld in zes fyln, onderscheiden op grond van de sporenvormende structuren (KIRK ET AL. 2008):

Microsporidia, chytridiomyceten (Chytridiomycota), zygomyceten (Zygomycota), glomeromyceten (Glomeromycota), ascomyceten (Ascomycota) en basidiomyceten (Basidiomycota). Over de eerste vier groepen is in Nederland relatief weinig bekend. De glomeromyceten vormen een betrekkelijk soortenarme groep (ca. 160 beschreven soorten wereldwijd), maar zijn ecologisch van groot belang omdat deze schimmels endomycorrhiza vormen met het overgrote deel van de landplanten. Ze zijn fossiel gevonden in de wortels van de meest oorspronkelijke groep van vaatplanten, de Rhyniophyta (ca. 400 miljoen BP; BONFANTE & GENRE 2008).

Het grootste fylum wordt gevormd door de ascomyceten of zakjeszwammen (Ascomycota), waarbij de sporen worden gevormd binnenin 'zakjes' (asci). Tot deze groep behoren bekende paddenstoelen als bekerzwammen *Peziza*, morieljes *Morchella* en truffels *Tuber*, maar ook tal van microscopisch kleine plantenparasieten en bakkersgist *Saccharomyces cerevisiae*. Een grote groep ascomyceten, namelijk de korstmossen (Lichenes), leeft obligaat of een groot deel van hun levenscyclus in symbiose met algen of cyanobacteriën. Deze groep schimmels wordt hier bij de soortaantallen wel meegenomen, maar verder in dit boek in een afzonderlijke tekst behandeld.

De basidiomyceten of steeltjeszwammen (Basidiomycota) zijn de tweede zeer omvangrijke groep binnen de schimmels. Hier worden sporen gevormd op uitsteeksels (sterigmen) aan de buitenzijde van meestal knotsvormige cellen. Slechts een paar basidiomyceten zijn geassocieerd met algen en wor-

