

Gallen in *Vaucheria*-draden (Algen-Xanthophyceae)

door

W. F. PRUD'HOMME VAN REINE
(Rijksherbarium, Leiden)

Inleiding

In oktober 1970 ontving ik van de heer H. G. van der Weijden, inventarisatie-assistent van het Staatsbosbeheer, enige wieren ter determinatie. Een van de monsters, afkomstig uit een slootje in de polder „het Oude land van Strijen” in de Hoekse Waard, bestond uit een mengsel van draden van *Vaucheria*-soorten, voor een deel bezet met zeer opvallende, tot 1 mm grote gallen. Het materiaal kon bij 4°C enige tijd worden voortgekweekt en er ontstonden fructificatie-organen. Het bleek hierbij te gaan om dikke draden van *V. dichotoma* (L.) Ag., waarop antheridiën en dunne draden van *V. racemosa* (Vauch.) DC. (= *V. waltzii* Rothert) met zowel antheridiën als oögonien. De gallen kwamen alleen op de dunne draden voor.

Nu bezitten we in Nederland voor het determineren van gallen het uitstekende gallenboek van DOCTERS VAN LEEUWEN. De tweede druk hiervan (1957) vermeldt, dat gallen op *Vaucheria spec.* worden veroorzaakt door het raderdiertje *Proales wernecki* (Ehrenberg). Nadere gegevens over het voorkomen in Nederland zijn niet opgenomen. Ook in het gallenherbarium van Docters van Leeuwen, dat in het Rijksherbarium wordt bewaard, ontbreekt deze gal. Voor de zekerheid keek ik nog even in de eerste druk (ALTA & DOCTERS VAN LEEUWEN, 1946) en daar staat op p. 97: „Dr. J. Heimans deelde mij mede dat hij deze gal in Nederlands materiaal had waargenomen”. Gelukkig kon Prof. Heimans mij meer gegevens verschaffen. Hij bezit een tekening van het oorspronkelijke materiaal, dat hij op 21-4-1916 verzamelde uit een sloot bij Bantam (dicht bij de weg van 's-Graveland naar Bussum en ongeveer tegenover Walden). Op de tekening is de soort *Vaucheria terrestris* genoemd, maar omdat het om steriel materiaal ging, kan Prof. Heimans voor deze naam niet instaan. Het materiaal kon, ondanks zorgvuldig zoeken in het Hugo de Vries-laboratorium in Amsterdam, niet worden teruggevonden. Prof. Heimans wees mij ook op een publicatie (HOFKER, 1918) waarin de gallen op *Vaucheria* nader zijn beschreven. Deze gallen werden gevonden op *Vaucheria dichotoma* uit een sloot bij Leiden. Enkele gallen werden afgebeeld en een vrij ruwe schets van het raderdiertje dat de gallen veroorzaakt is bijgevoegd.

Literatuurgegevens

Wat is er bekend van deze gallen en hun veroorzakers? Aanvankelijk was het niet eenvoudig om iets te vinden, maar bij nader onderzoek bleek dat er al heel wat over deze vrij opvallende vormen is gepubliceerd.

Reeds in 1787 werd door VAHL in de Flora Danica (pl. 949) een afbeelding gegeven die waarschijnlijk een *Vaucheria* met gallen voorstelt. VAUCHER (1803) die als eerste duidelijke beschrijvingen van *Vaucheria*-soorten heeft gegeven (hij noemde als wetenschappelijke naam *Ectosperma*), kende de gallen al, heeft ze ook afgebeeld en wist dat ze door een dier worden veroorzaakt.

Het raderdiertje dat meestal als veroorzaker van deze gallen wordt genoemd, *Proales wernecki*, werd in 1834 door EHRENBERG voor het eerst beschreven (toen onder de naam *Notommata wernecki*). Dit diertje (of nauw-verwante soorten) werd nader beschreven door BALBIANI (1878), DEBRAY (1890), ROTHERT (1896, a en b) en WEIDNER (1952). HEERING (1907) gaf een goed overzicht van de literatuur die tot die tijd over de gallen is verschenen. Nieuwere gegevens komen van GABRIEL (1922, a en b), BOCK (1952 en 1954), WEBER (1960, fraaie foto's) en CHRISTENSEN (1969).

De gallen

In het materiaal afkomstig uit de Hoekse Waard zaten verschillende gallen. Het meest algemeen zijn gallen met een smalle basis en brede top, waarbij uit de hoekpunten een aantal lange of korte kleurloze uitsteeksels ontspringen (fig. 1, a-e). In een bepaald stadium kan aan de top van een of meer uitsteeksels een opening ontstaan waardoor de jonge raderdiertjes kunnen ontsnappen (fig. 1, e). Deze gallen worden in de literatuur gehoornde gallen genoemd. Daarnaast kunnen kleinere, meer spoelvormige gallen voorkomen, die alleen één terminale pore krijgen (fig. 1, e). Deze gallen zijn veel minder algemeen.

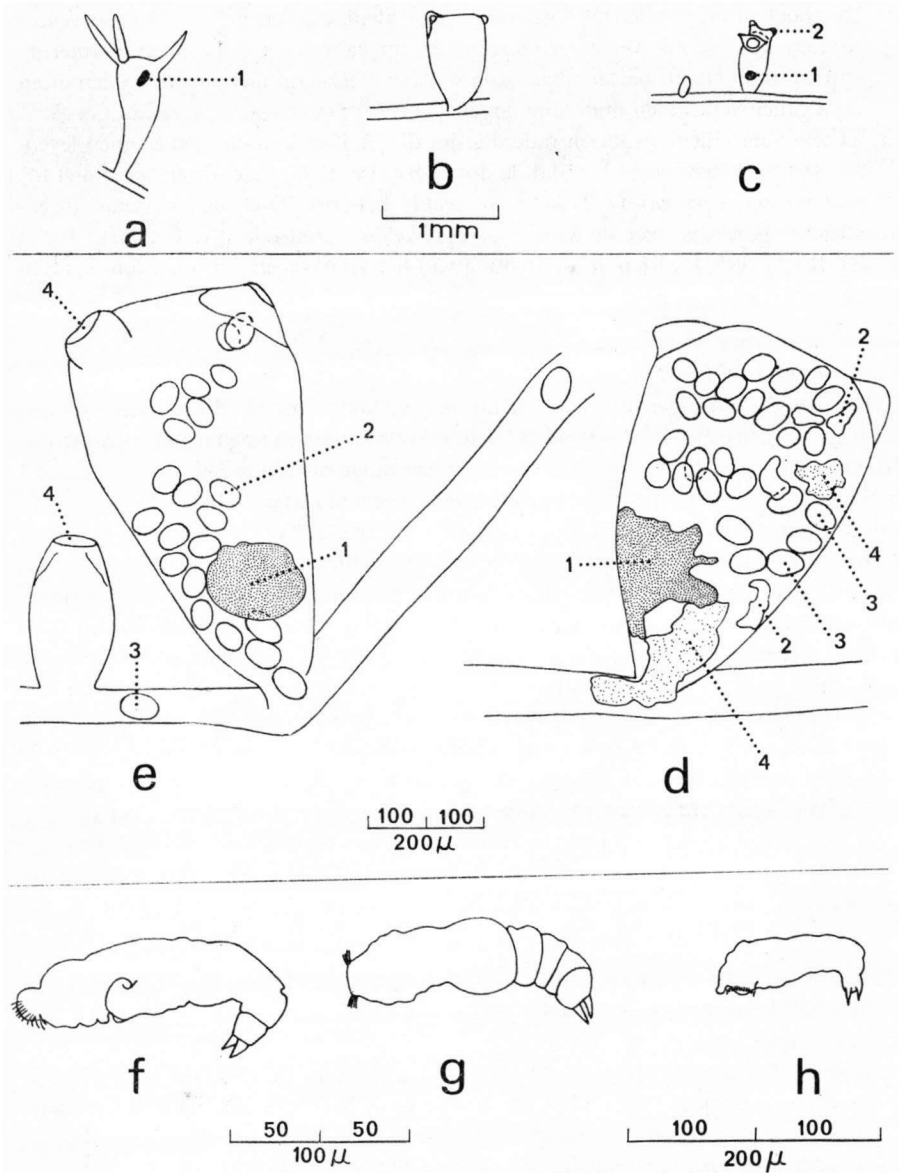


Fig. 1. Gallen en galvormers in *Vaucheria racemosa*. a-c: gehoornde gallen; 1=raderdier, 2=opening; d: gehoornde gal met eieren; 1=overblijfselen van het oude raderdier, 2=jong raderdier, 3=ei, 4=protoplasmaresten met chlorofyl; e: gehoornde gal en spoelvormige gal; 1=raderdier, 2=ei, 3=ei buiten de gal, 4=opening; f-h: jonge raderdier (geschetst).

Uit literatuurgegevens blijkt dat het verschil in vorm van de gallen op drie manieren kan worden verklaard, namelijk:

a) In de gallen voltrekken zich verschillende processen van de levenscyclus (GABRIEL, 1922b).

- b) De spoelvormige gallen zijn gewone, maar kleingebleven gallen. De *Vaucheria*-soorten kunnen elk verschillend reageren op aantasting door het raderdierkje. CHRISTENSEN (1969) beeldde b.v. drie soorten *Vaucheria* met *Proales*-gallen af en deze gallen verschillen onderling nogal.
- c) Er zijn verschillende soorten raderdierkjes die in *Vaucheria*-draden kunnen leven. ROTHERT (1896a) meent b.v. dat de door DEBRAY (1890) beschreven soort niet tot *Notommata wernecki* (= *Proales wernecki*) behoort. Ook de enigszins tegenstrijdige gegevens over de al of niet bestekelde eieren (zie b.v. GABRIEL, 1922b en BOCK, 1954) wijzen in de richting van het voorkomen van meerdere soorten raderdierkjes.

De gastheerplanten

Vaucheria's zijn algen die bestaan uit vele vertakte draden. Binnen deze draden kunnen we geen cellen onderscheiden, maar de vele kernen en nog talrijkere chromatoforen liggen tegen de binnenwand van de buisvormige draden in het protoplasma. Er zijn meestal grote centrale vacuoles aanwezig, die gevuld zijn met vloeistof. *Vaucheria*'s kunnen zich op allerlei manieren voortplanten. Bij vegetatieve voortplanting komen al of niet beweeglijke, vrij grote sporen voor. Bij geslachtelijke voortplanting zien we (al of niet op één draad) de mannelijke antheridiën en de vrouwelijke oogoniën ontstaan. De antheridiën bevatten vele beweeglijke mannelijke gameten, die ontsnappen door een of meer poriën. Soms worden zij in de richting van het oogonium gespoten. In het oogonium bevindt zich een grote onbeweeglijke vrouwelijke gameet, de eicel. Een bevruchte eicel vormt vaak een dikke wand en kan als z.g. oöspore een lange tijd in rust blijven voordat een nieuwe plant wordt gevormd. Er zijn in Nederland zeker 25 *Vaucheria*-soorten bekend (SIMONS & VROMAN, 1968), waarvan vele in gebieden met min of meer brakwater voorkomen. Alleen de soorten die in een zoet of bijna zoet milieu voorkomen, schijnen te worden aangetast door *Proales wernecki* en eventuele verwanten. In de literatuur worden de volgende soorten als gastheerplant genoemd:

Vaucheria racemosa (Vauch.) DC., o.a. door VAUCHER (1803), ROTHERT (1896, als *V. waltzii*), HEERING (1907, als *V. uncinata*), CHRISTENSEN (1969, p. 22: de favoriete gastheerplant van *Proales wernecki*!).

Vaucheria canalicularis (L.) T. Christensen, o.a. door EHRENBERG (1834, als *V. caespitosa*), BOCK (1952 en 1954, als *V. geminata*), WEIDNER (1952, als *V. geminata*) en CHRISTENSEN (1969).

Vaucheria dichotoma (L.) Martius, o.a. door HOFKER (1918).

Vaucheria bursata (O. F. Müll.) C. Ag., o.a. door DEBRAY (1890, als *V. sessilis*) en CHRISTENSEN (1969).

Vaucheria terrestris (Vauch.) DC., o.a. door BALBIANI (1878), DEBRAY (1890) en HEIMANS (ongepubl., naam onzeker).

Vaucheria dillwynii (Web. & Mohr) C. Ag., o.a. door DEBRAY (1890, als *V. pachyderma*, ander raderdierkje?; soms geen gallen ondanks aantasting).

Vaucheria aversa Hassall, o.a. volgens GABRIEL (1922, ander raderdierkje?; het lukte Gabriel niet om de meeste hierboven genoemde *Vaucheria*-soorten met jonge dieren te infecteren).

Vaucheria rugosa Bock (1954, misschien een synoniem van een der eerder genoemde soorten, b.v. *V. bursata*).

Volgens SIMONS & VROMAN (1968) zijn *Vaucheria racemosa* (als *V. waltzii*), *Vaucheria canalicularis* (als *V. woroniniana*), *Vaucheria dichotoma*, *Vaucheria bursata* (als *V. sessilis*), *Vaucheria dillwynii* (als *V. pachyderma*) en *Vaucheria aversa* in Nederland gevonden. Bijna alle gastheerplanten zijn dus uit ons land bekend.

Het raderdiertje

Proales wernecki (Ehrenberg) is een raderdiertje dat in jonge staat goed kan zwemmen. In mijn preparaten heb ik verscheidene jonge diertjes zien rondzwemmen nadat ze door de openingen in de gallen waren ontsnapt. In fig. 1, f-h heb ik geprobeerd te schetsen hoe ze er uit zagen. Opvallend waren, naast de trilharen, de twee duidelijke tenen achteraan.

Het is nog steeds niet bekend hoe de jonge dieren weer in de *Vaucheria*-draden dringen. Binnen het genus *Proales* hebben de mannelijke dieren meestal nauwelijks of geen kaken. De mannetjes van *Proales wernecki* schijnen echter goed ontwikkelde kaken te hebben. Volgens ROTHERT (1896b) is het best mogelijk dat de vegetatiepunten der *Vaucheria*-draden worden afgebeten en dat het jonge raderdiertje daarna in de draad dringt. Dit is echter nog nooit waargenomen.

GABRIEL (1922a) schrijft dat de jonge dieren in de vacuolen van draden van *Vaucheria* rondzwemmen of er wormachtig doorheen kruipen. Ze inspecteren daarbij alle uitstulpingen en roeren daarbij met de trilharen de protoplasma-lagen en de chromatoforen door elkaar. Daarna kunnen de jonge raderdiertjes de uitstulpingen (of fructificatieorganen, of jonge zijtakjes) weer verlaten. De uitstulpingen kunnen na het bezoek op 3 manieren reageren, nl.

- a) Gewoon doorgroeien (dit komt voor bij oudere fructificatieorganen en langere zijtakken).
- b) Stoppen met de groei (dit is zo bij de meeste jongere fructificatieorganen).
- c) Vorming van gallen (bij zeer jonge fructificatieorganen en zeer korte zijtakjes).

Een eenmaal gevormde gal kan door het jonge dier weer worden verlaten. Soms kan een ander exemplaar in de reeds gevormde gal kruipen en zelden komen er twee exemplaren in één gal voor. Volgens WEBER (1960) stopt een door het raderdiertje verlaten gal zijn ontwikkeling weer.

ROTHERT (1896b) vermeldt, dat in langere draden nu enkele dwarswanden kunnen ontstaan, waardoor het stuk met de gal wordt afgescheiden van de rest van de plant. In de draden vinden we steeds een laag chlorofylkorrels, maar in de gallen meestal meerdere lagen. De vrouwelijke raderdiertjes gaan zich nu voeden met de chlorofylkorrels (over het leven van de mannetjes is niets bekend). Omdat de diertjes geen anus hebben, worden de afvalprodukten als zwarte korrels in het maag-darmkanaal opgeslagen. De dieren zwellen sterk op en gaan eieren leggen, tot een vijftigtal toe. In dit stadium is het raderdiertje bij geringe vergroting als een zwarte bewegende punt in de gallen waar te nemen.

De eieren en vooral de structuur van hun wanden, zijn door verscheidene auteurs beschreven. Meestal kenden de auteurs de publicaties van hun voorgangers niet of niet voldoende en men werkte in verschillende soorten *Vaucheria*. De resultaten zijn dan ook niet te vergelijken. Zelf heb ik alleen gladde eieren gezien en deze worden reeds door BALBIANI (1878) genoemd als zomereieren. De jonge dieren komen na 4-7 dagen

uit de eieren. Het ouderdier is dan al dood en slechts de zwarte korreltjes van de afvalprodukten uit het maag-darmkanaal zijn nog in de gallen te vinden. De toppen der uitsteeksels van de gallen verslijmen en het slijm wordt verder afgebroken door bacteriën. Na enige tijd kunnen de jonge dieren de gallen verlaten.

Daarnaast wordt in de literatuur vermeld dat verschillende vormen van gestekelde eieren (z.g. winterieren) kunnen voorkomen. Deze eieren komen na een kortere of langere rustperiode uit.

Over de levenscyclus van het raderdier *Proales wernecki*, levend in de alg *Vaucheria racemosa*, bestaat nog veel onzekerheid. Zijn er verwante soorten raderdieren die in andere *Vaucheria*-soorten leven, of reageren de gastheerplanten verschillend op dezelfde soort galvormers? En hoe komt het raderdiertje in de plant en wat doet hij daar precies? Ondanks de vele waarnemingen die al zijn gedaan, blijft er nog veel onduidelijk. Het verdient daarom aanbeveling om nog beter naar deze unieke samenwerking van raderdiertje en alg te gaan kijken.

Opmerking: In de literatuur komen de namen *Proales wernecki*, *P. werneckii*, *Vaucheria walzi* en *V. walzii* door elkaar voor. In de tekst heb ik steeds *Proales wernecki* en *Vaucheria walzii* gebruikt. In de literatuuropgaven heb ik de oorspronkelijke schrijfwijze niet veranderd.

Literatuur

- ALTA, H. & W. M. DOCTERS VAN LEEUWEN, 1946. Gallenboek, p. 97. Amsterdam.
- BALBIANI, G., 1878. Observations sur le Notommate de Werneck et sur son parasitisme dans les tubes des Vauchéries. Ann. Sci. nat. Zool. sér. 6, 7(2), p. 1-40 & planche 4.
- BOCK, W., 1952. Beobachtungen an *Vaucheria* des fränkischen Raumes. Nachr. Naturw. Mus. Aschaffenburg 35, p. 1-14 & Tafel VII & VIII.
- , 1954. *Vaucheria rugosa* nov. sp. und Rotatoriengallen. Nachr. Naturw. Mus. Aschaffenburg 42, p. 49-55 & Tafel VII & VIII.
- CHRISTENSEN, T., 1969. *Vaucheria* collections from Vaucher's region. Biol. Skr. 16(4), p. 1-36.
- DEBRAY, F., 1890. Sur Notommata *Werneckii* Ehrb. parasite des Vauchériées. Bull. Sci. Fr. Belg. 22, p. 222-242 & planche XI.
- DOCTERS VAN LEEUWEN, W. M., 1957. Gallenboek, 2e druk, p. 93. Zutphen.
- EHRENBERG, C. G., 1834. Dritter Beitrag zur Erkenntniss grosser Organisation in der Richtung des kleinsten Raumes. Abh. Preuss. Akad. Wiss. 1833, p. 216-217.
- GABRIEL, C., 1922a. Cécidies de *Vaucheria aversa* produites par *Notommata werneckii*. C. R. Soc. Biol. Paris 86, p. 453-455.
- , 1922b. La ponte de *Notommata werneckii* dans les galles de *Vaucheria aversa*. C. R. Soc. Biol. Paris 86, p. 696-698.
- HEERING, W., 1907. Die Süßwasseralgen Schleswig-Holsteins 2. Chlorophyceae (Allgemeines-Siphonales). Jb. Hamburg. Wiss. Anst. 24, Beih. 3, p. 126-128.
- HOFKER, J., 1918. Een eigenaardige galvorming. Natura 1918, p. 75.
- ROTHERT, W., 1896a. Zur Kenntniss der in *Vaucheria*-Arten parasitirenden Rotatorie *Notommata Wernecki* Ehr. Zool. Jb., Abt. Syst. 9, p. 673-713.
- , 1896b. Ueber die Gallen der Rotatorie *Notommata Wernecki* auf *Vaucheria Walzi* n. sp. Jb. Wiss. Bot. 29, p. 525-594 & Tafel VIII & IX.
- SIMONS, J. & M. VROMAN, 1968. Some remarks on the genus *Vaucheria* in the Netherlands. Acta Bot. Neerl. 17, p. 461-466.
- VAHL, M., 1787. Flora Danica 6 (fasc. 16), tab. 949.
- VAUCHER, J. P., 1803. Histoire des conferves d'eau douce. Genève, p. 9-36, planches II & III.
- VOIGT, M., 1957. Rotatoria, Die Rädertiere Mitteleuropas I, p. 243.
- WEBER, M., 1960. Rädertiergallen an der Schlauchalge *Vaucheria*. Mikrokosmos 49, p. 97-102.

WEIDNER, H., 1952. *Proales wernecki*, ein in *Vaucheria* parasitierendes Rotator. Nachr. Naturw. Mus. Aschaffenburg 35, p. 39–46 & Tafel V.

Summary

Vaucheria racemosa (Vauch.) DC. with galls caused by the rotifer *Proales wernecki* (Ehrenb.) was found in a small ditch in the polder "het Oude land van Strijen" in the "Hoekse Waard" (prov. Z.-Holland), in the autumn of 1970. A survey of the literature is given.