

teert pantserwieren. *Parvilucifera* is bekend uit een groot deel van Europa (FIGUEROA ET AL. 2008) en hier te verwachten, *Rastrimonas* is beschreven uit Frankrijk en komt wellicht

ook in Nederland voor. Perkinsozoa werden eerst tot de Apicomplexa of Sporozoa gerekend, maar blijken nauwer verwant aan de Dinoflagellata.

Chromalveolata (supergroep) ► Alveolata ► Dinozoa (fylum) ► Dinoflagellata (subfylum)

DINOFLAGELLATA - PANTSERWIEREN

REINOUW P.T. KOEMAN & JAN SIMONS

NEDERLAND ca. 250 gevestigd, nog ca. 30 verondersteld

WERELD ca. 2100 beschreven

Eencellige of kolonievormende (waarbij de cellen tot draaden zijn gerangschikt) wieren die meestal twee flagellen bezitten. Ongeveer de helft van het aantal soorten heeft een met celluloseplaten verstevigde celwand, vandaar de naam pantserwieren. Een andere Nederlandse naam is dinoflagellaten. De cellen van veel gepantserde soorten hebben een mediane groeve (cingulum) en loodrecht daarop een kortere en bredere longitudinale groeve (sulcus). In het cingulum bevindt zich een golvende en brede transversale flagel en in de sulcus loopt een kortere 'gewone' flagel die ventraal een stukje uit de cel steekt. Dit maakt een snelle en roterende beweging mogelijk. De cellen kunnen verschillende lange uitsteeksels hebben (bv. *Ceratium*-soorten). De celinhoud van autotrofe soorten is meestal geelbruin gekleurd, maar enkele soorten hebben afwijkende kleuren (bv. blauw-groen), veroorzaakt door anders gekleurde endosymbiotische algen. De pantserwieren worden onderverdeeld in drie klassen: Dinophyceae, Noctiluiphyceae en Syndiniophyceae. Het evolutionaire ontstaan van pantserwieren is ingewikkeld. Er zijn soorten waarbij zelfs sprake is van tertiaire endosymbiose: de opname van een heterokonte cel (die al ontstaan is door secundaire symbiose) door een autotrofe eukaryote cel, daarbij de plaats innemend van de oorspronkelijke secundaire endosymbiont. Pantserwieren komen in zout, brak en zoet water voor.

Cyclus

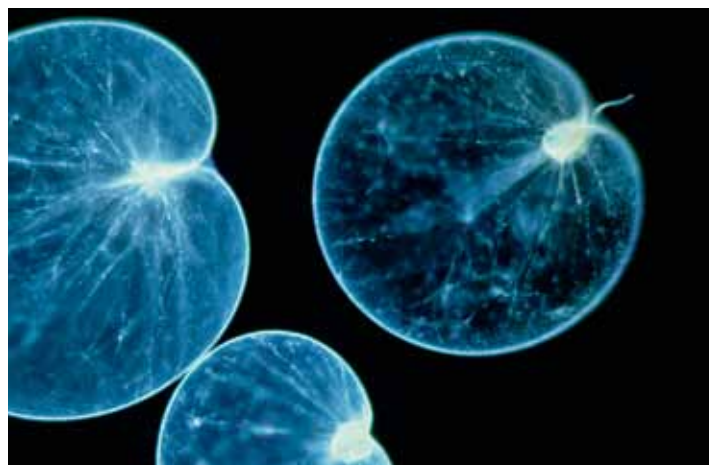
Voor zover onderzocht, is het levenscyclustype haplobiontisch-haplont, wat betekent dat deze algen alleen een haploïde vegetatieve fase kennen. Bij geslachtelijke voortplanting kunnen vegetatieve cellen kleinere gameten produceren die dezelfde vorm hebben als de oudercel. De zygote kan zich omvormen tot een dikwandige rustcel (cyste of hypnozygote). Zulke cysten kunnen ook rechtstreeks uit vegetatieve cellen gevormd worden.

Ecologie

Ongeveer de helft van de soorten is foto-autotroof waarbij gebruikt wordt gemaakt van een pigmentatie bestaande uit chlorofyl-a, -c2 en naast fucoxanthine enkele speciale carotenoïden (bv. peridinine). De andere helft is mixotroof, dat wil zeggen dat ze tegelijkertijd autotroof en heterotroof-fagotroof (organische deeltjes zoals bacteriën en andere organismen opnemend) zijn. Verscheidene soorten zijn ook volledig heterotroof en dan door het ontbreken van pigmenten kleurloos. In het mariene milieu komen enkele kleurloze soorten voor die parasitair leven op kiezelwieren of zoöplankton (bv. raderdieren), maar ook op vissen. Er zijn mariene mixotrofe soorten die andere organismen, zoals kiezelwieren, kunnen vangen, opnemen en verteren. Zij doen dit op twee verschillende manieren: door het uitsteken van een lange slijmerige tentakel waarlangs de 'prooi' door een celopening naar binnen geleid wordt of door het insluiten van de prooi met een cytoplasmatische uitstulping (pallium). In het laatste geval is eerst contact gemaakt met de prooi door het uitschieten van een lang en dun filament, een soort vangdraad. In zomerse omstandigheden en bij bepaalde nutriëntencondities kunnen bepaalde soorten rode bloei veroorzaken, waarbij toxische stoffen worden uitgescheiden die vooral bij schelpdieren of bij vissen spier- en zenuwverlammingen kunnen veroorzaken. Toxische soorten uit de Noordzee zijn onder andere *Alexandrium tamarense*, *A. minutum*, *Dinophysis acuminata* en *Azadinium spinosum*. De fotosynthetiserende soorten vormen op de kiezelwieren (Bacillariophyceae) na de grootste groep van primaire producenten in zee. Ze vormen dus een onmisbare schakel in aquatische voedselketens. Er zijn mariene soorten die lichtflitsen uitzenden (bioluminescentie) door de werking van een luciferine-luciferase-systeem bij irritatie van de cel. Zo wordt het lichten van de zee – wat als een sprookjesachtig verschijnsel ervaren kan

◀◀ *Ceratium hirundinella*

▼
Zeevonk
Noctiluca scintillans



worden – veelal veroorzaakt door het 's zomers massaal voorkomen van de kleurloze zeevonk *Noctiluca scintillans*.

Diversiteit

Wereldwijd zijn er ongeveer 2100 beschreven soorten (WAGGONER & SPEER 1998). In Nederland zijn ongeveer 250 soorten bekend, hiervan zijn er ongeveer 50 nog niet (voldoende) beschreven (KOEMAN ET AL. 2009, R.P.T. Koeman pers. obs.). Het gaat hierbij om 195 mariene soorten uit het kustgebied (KOEMAN ET AL. 2009) en circa 55 zoetwatersoorten (R.P.T. Koeman pers. obs., mede gebaseerd op JOHN ET AL. 2002). Daarnaast worden ongeveer 30 soorten (nog) niet herkend (JOHN ET AL. 2002).

Voorkomen

Pantserwieren komen met name in de relatief ondiepe kuststreken voor en minder in de diepe open zee. Vlak langs de kust wordt de diversiteit vooral bepaald door kiezel-

wieren, maar iets verder uit de kust zijn de pantserwieren talrijker (samen met de Haptophyta). Sommige soorten kunnen over grote afstanden in de waterkolom op en neer bewegen; ze bevinden zich overdag meestal op grotere dieptes dan 's nachts. Dit is een fototaxische respons gestuurd door de lichtintensiteit die waargenomen wordt met een rode oogvlek of stigma. Ondanks intensieve monitoringsprojecten, waarbij regelmatig monsters geanalyseerd worden van het Nederlandse kustgebied en Noordzee tot 235 km ten noordwesten van Terschelling, zijn er geen duidelijke patronen in diversiteit aan te wijzen. Wel zijn er enkele zuidelijke soorten als *Coolia monotis* en *Peridinium quinquecorne* die in Zuidwest-Nederland toenemen, mogelijk als gevolg van klimaatverandering.

Determinatie

Mariene soorten: TOMAS 1997, HOPPENRATH ET AL. 2009, KRABERG 2010.

Zoetwatersoorten: ETTL ET AL. 1990, JOHN ET AL. 2002.

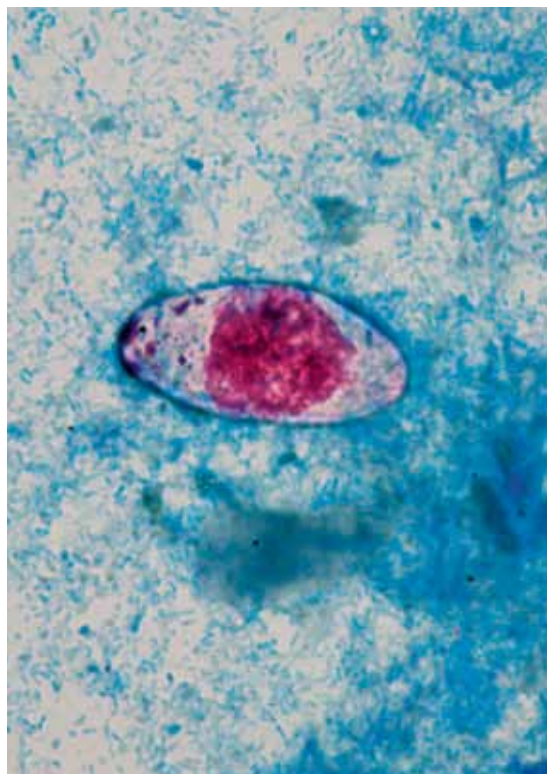
Chromalveolata (supergroep) ► Alveolata ► Apicomplexa (fylum)

APICOMPLEXA (SPOROZOA) - SPORENDIERTJES

ERIK J. VAN NIEUKERKEN

NEDERLAND ruim 20 gevestigd, honderden verwacht
WERELD ca. 5000 beschreven

Eencellige parasieten met eenvoudige bouw, maar ingewikkelde levenscycli. De naam Apicomplexa is afgeleid van het apicale complex aan het celuiteinde, een ingewikkeld complex van celorganellen. Alle soorten zijn parasieten; gastheren zijn zowel gewervelden als ongewervelden en sommige hebben gastheerwisseling met ingewikkelde levenscycli (bv. tussen mug en zoogdier: *Plasmodium*). De naam coccidiën wordt voor veel sporendiertjes gebruikt. Sporendiertjes leven in hun gastheren in zee, zoet water en op land.



► Oöcyst van *Isospora belli*, de veroorzaker van isosporiasis in menselijke ontlasting

Cyclus

Sporendiertjes hebben een haplodiplonte levenscyclus. Zowel de haploïde als de diploïde fase kan zich ongeslachtelijk vermeerderen door snelle deling (schizogonie), waarbij de kern zich door mitose in veel kernen splitst, zonder dat de cel groeit. Deze veelkernige cel deelt zich vervolgens op in veel infectueuze cellen, de sporen (waarvoor verschillende termen bestaan), waarmee de soort zich kan verspreiden. Geslachtelijke voortplanting treedt op door versmelting van een mannelijke en vrouwelijke gametocyt. De levenscyclus kent een afwisseling van verschillende stadia, vaak met gastheerwisseling tussen een gewerveld en een ongewerveld dier. De cyclus van de malariaparasiet *Plasmodium* is een van de bekendste voorbeelden: de mens wordt geïnfecteerd door haploïde sporozoïeten die de mug *Anopheles* injecteert. De sporozoïeten verdwijnen in de lever, waar ze zich door schizogonie vermenigvuldigen. De hier uit komende sporozoïeten besmetten rode bloedcellen, waar weer schizogonie optreedt: de hier uit komende 'sporen' heten merozoïeten, die wederom bloedcellen besmetten, waarna de cyclus weer voortduurt. Dit gebeurt in erupties om de circa 48 uur, die overeenkomen met koortsaanvallen. Na enkele cycli differentiëren merozoïeten in mannelijke en vrouwelijke gametocyten, die weer door een vrouwelijke mug worden opgezogen. In het spijsverteringsstelsel van de mug versmelten de gametocyten tot de zygote, die daarna transformeert in een oöcyst, een dikwandig resistent stadium. Deze leidt via meiose en schizogonie weer tot de vele sporozoïeten die via het speeksel van de mug de mens (of een ander zoogdier) infecteert.

Ecologie

De groep is economisch van zeer groot belang, met name vanwege de verschillende soorten malariaparasieten *Plasmodium*, maar ook *Toxoplasma* (toxoplasmose) en *Babesia*