

HOOFDSTUK 5 OVERZICHT VAN DE NEDERLANDSE BIODIVERSITEIT

JINZE NOORDIJK
ERIK J. VAN NIEUKERKEN
ROY M.J.C. KLEUKERS

Het bijeenbrengen van kennis over de hele Nederlandse biodiversiteit is alleen mogelijk met de hulp van een groot aantal specialisten. In totaal hebben ongeveer 100 experts een enquête over 'hun' soortgroep ingevuld of zelf een tekst geschreven. De namen van de experts staan vermeld bij de groepsteksten. De enquête was gebaseerd op de vragenlijst die ontwikkeld was voor de voorloper van dit boek: *Biodiversiteit in Nederland* (zie KOOMEN ET AL. 1995). Voor sommige groepen was geen specialist beschikbaar. In die gevallen heeft de redactie de teksten samengesteld uit de literatuur. De beschikbare informatie over de Nederlandse biodiversiteit is sterk versnipperd over talloze publicaties. Binnen het Nederlands Soortenregister (www.nederlandsesoorten.nl) is deze informatie grotendeels al bijeengebracht en gestandaardiseerd en voor dit boek is hier dan ook ruim gebruik van gemaakt. De website werd ontwikkeld door NCB Naturalis en EIS-Nederland, in samenwerking met specialisten uit de PGO's en andere instituten. Het Ministerie van LNV ondersteunt dit initiatief. De informatie die voor dit boek verzameld is zal ook weer via het Soortenregister digitaal toegankelijk gemaakt worden. In het hierna volgende hoofdstuk wordt een samenvatting gegeven van de groepsteksten. Daarbij is een tabel opgenomen met de soortenaantallen van alle hoofdgroepen.

DE NEDERLANDSE SOORTEN

Voor het bepalen van de soortenaantallen hebben we enkele uitgangspunten gehanteerd. Deze sluiten aan bij het Nederlands Soortenregister.

Geografie

We gaan uit van het Nederlands grondgebied. Voor de soorten van land en zoet water vormt de Nederlandse grens een duidelijke afbakening. Voor de mariene soorten ligt het wat ingewikkelder. Het Nederlands deel van het Continentaal Plat is de officiële landsgrens, maar voor verscheidene groepen is (zeer) weinig bekend over de soorten die in de diepere gedeeltes van de Noordzee voorkomen, laat staan of ze daar ook daadwerkelijk voortplanten of alleen maar langs zwemmen of drijven. Voor verscheidene groepen kon om deze reden alleen betrouwbare informatie vergaard worden over het voorkomen binnen de twaalf-mijlszone.

Periode

Alle soorten die levend in Nederland zijn aangetroffen sinds 1758 doen mee. Dit is het jaar van de publicatie van de tiende editie van *Systema Naturae* van Carl Linnaeus, het startpunt van de biologische nomenclatuur en daarmee van de serieuze natuurstudie in ons land. Door dit uitgangspunt vallen fossiele en subfossiele soorten af.

Tuinen en dierentuinen

Er worden alleen soorten opgenomen die zich op eigen kracht handhaven in Nederland. Daarmee worden soorten

uitgesloten die onder directe supervisie van de mens staan, denk aan huisdieren, dierentuindieren, kamer-, tuin- en kasplanten. Dit lijkt een duidelijk criterium, maar er ontstaat toch een grijs gebied. Zo nemen we insecten die specifiek gebonden zijn aan tuinplanten in het algemeen wel op, maar parasieten van dierentuindieren niet.

Status voorkomen

De soorten die voldoen aan bovenstaande criteria zijn opgenomen in de tellingen. Van alle soorten is de status van het voorkomen bepaald, om onderscheid te kunnen maken tussen bijvoorbeeld de merel *Turdus merula* die al eeuwenlang in ons land voorkomt en boktorren die af en toe geïmporteerd worden en zich niet vestigen. Hiertoe werden de soorten op twee criteria beoordeeld.

1. De duur van voorkomen in ons land

Indien een soort zich minstens tien jaar achter elkaar heeft voortgeplant, dan wordt deze **Gevestigd** genoemd. De overige soorten zijn **Niet-gevestigd**. Ook soorten die in het verleden meer dan tien jaar in ons land voorkwamen, maar inmiddels weer verdwenen zijn, vallen in de categorie gevestigd. De inschatting of een soort gevestigd is, is



◀ Het Nederlandse grondgebied.

gebaseerd op waarnemingen of het oordeel van de expert. Omdat de niet-gevestigde soorten hier komen als toevallige dwaalgasten of door incidentele import, wordt aan deze groep relatief weinig aandacht besteed. In enkele gevallen vormen de niet-gevestigde soorten echter een belangrijk deel van onze biodiversiteit, bijvoorbeeld de wintergasten onder de vogels en zeedieren die een significant gedeelte van hun leven in het Nederlands deel van de Noordzee doorbrengen, maar zich elders voortplanten. Deze soorten worden wel uitgebreid behandeld in de verschillende groeps-teksten.

In het Nederlands Soortenregister werden gevestigde soorten overigens ook wel 'inheems' genoemd, maar hier zijn we van afgestapt omdat deze term teveel verwarring oproep.

2. De wijze van binnenkomst in ons land

Op eigen kracht (**Oorspronkelijk**) of door de mens binnengebracht (**Exoot**). Onder de gevestigde soorten vallen dus ook exoten, namelijk diegene die zich minstens tien jaar achter elkaar hebben voortgeplant.

Veronderstelde soorten

In sommige gevallen is wél aangetoond dat er verscheidene soorten in Nederland voorkomen, maar zijn deze nog niet op naam gebracht omdat bijvoorbeeld niemand serieus onderzoek doet aan de betreffende groep. Soms gaat het om soorten die wel op naam gebracht zijn, maar nog niet gemeld zijn in een publicatie. Dit noemen we veronderstelde soorten en deze worden wel genoemd in de overzichtstabel in het volgende hoofdstuk.

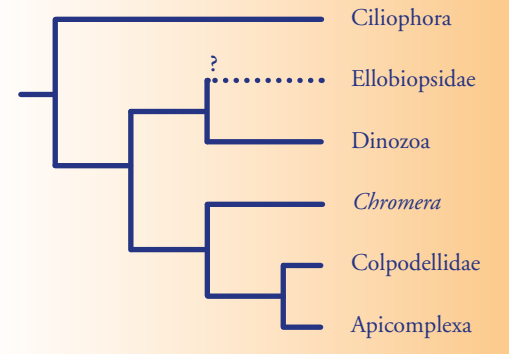
Verwachte soorten

Soorten die nog niet zijn aangetoond in ons land, maar waarvan de specialist verwacht dat deze in ons land (kunnen) voorkomen of in de nabije toekomst hier terecht zou kunnen komen. Dit oordeel is vaak gebaseerd op literatuur uit onze buurlanden België, Duitsland en het Verenigd Koninkrijk. De verwachte soorten worden niet opgeteld bij het overzicht van onze biodiversiteit.

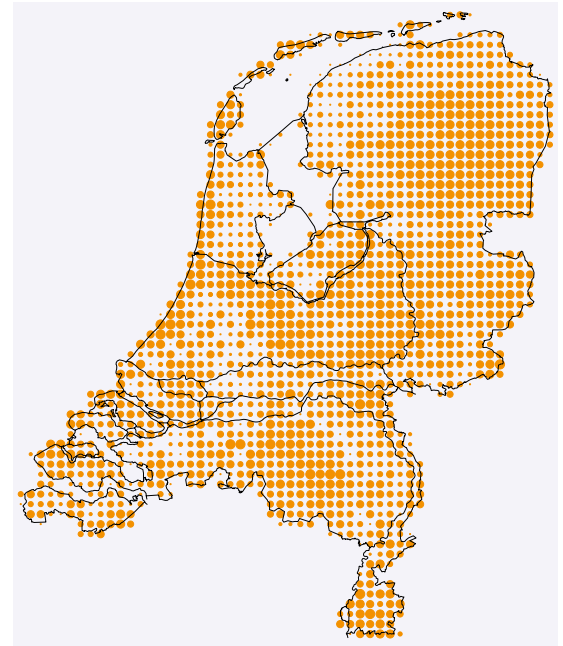
OPBOUW GROEPSBESPREKING

Voor elke groep heeft de tekst een vaste opbouw. Indien er bij bepaalde informatie geen bronnen genoemd worden, dan is de informatie afkomstig van de auteur van de groepstekst. De teksten zijn in het algemeen gericht op de Nederlandse situatie, als dat niet het geval is dan wordt dat expliciet genoemd. Als de teksten namelijk ook rekening zouden moeten houden met de situatie in bijvoorbeeld de tropen, dan zou dat een wezenlijke uitbreiding van de beschrijvingen betekenen. Hier kunnen de vertegenwoordigers van de verschillende groepen namelijk nogal afwijkend zijn in uiterlijk, gedrag en voorkomen, denk aan bloedzuigende vlinders, 20 cm lange miljoenpoten, terrestrische bloedzuigers, etc. De bespreking begint met een balkje met een samenvatting van de taxonomische indeling. Dan volgen de wetenschappelijke en Nederlandse groepsnaam en daaronder de

auteur(s) van de bespreking. Rechts staat het aantal gevestigde soorten in Nederland, met tussen haakjes het aantal exoten, en het totaal aantal beschreven soorten in de wereld. De tekst begint met een beschrijving van het uiterlijk en eventueel een verdere taxonomische indeling van de groep. In sommige gevallen wordt een **stamboom** getoond. Een nadere toelichting over de stambomen is te vinden in hoofdstuk 4. Het uiterlijk wordt geïllustreerd met kleurenfoto's of soms met tekeningen.



De algemene levenscyclus wordt besproken onder **Cyclus** en het voedsel van de vertegenwoordigers van deze groep, de schadelijkheid en het nut voor mensen onder **Ecologie**. Onder **Diversiteit** worden de soortenaantallen voor Nederland en de wereld toegelicht. De wereldaantallen zijn vaak afgeleid uit literatuuroverzichten; de recente publicatie van Chapman (2009) was hierbij een zeer bruikbare bron. In enkele gevallen is de Nederlandse specialist tevens de wereldspecialist die ook voor dit getal een schatting maakt. Ook het aantal verwachte soorten voor de wereld (dus het aantal soorten dat nog niet beschreven is) is vaak afkomstig



Voorbeeld stamboom.

Voorbeeld diversiteitskaartje.

Voorbeeld titelbalkje.

Animalia ► Arthropoda (fylum) ► Pancrustacea (subfylum) ► Copepoda (subklasse)

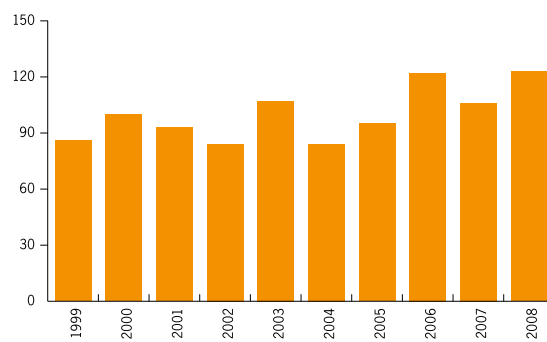
COPEPODA - ROEIPOOTKREEFTJES

WIM VERVOORT

NEDERLAND 280 gevestigd (waarvan enkele exoten), nog 25 verwacht
WERELD ca. 11.500 beschreven

uit literatuurbronnen of soms een schatting door de auteurs zelf. Endemische soorten of soorten die op grond van Nederlandse exemplaren beschreven zijn krijgen soms speciale aandacht. Onder **Voorkomen** worden vervolgens patronen in soortenrijkdom en talrijkheid voor Nederland besproken. Indien er iets over bekend is, worden de gebieden met de hoogste soortenrijkdom genoemd en worden situaties aangehaald waarin vertegenwoordigers van de groep zeer talrijk kunnen voorkomen. Ook veranderingen in de soortensamenstelling worden geïllustreerd aan de hand van verdwenen soorten en soorten die nieuw zijn voor Nederland (vaak sinds 1980). Onder **Determinatie** worden de belangrijkste determinatiewerken weergegeven.

Voor enkele groepen is er een waarnemingendatabase beschikbaar van een werkgroep of expert. In die gevallen wordt het aantal waargenomen soorten per 5x5km-hok getoond in een **diversiteitskaartje**. Voor sommige goed onderzochte groepen, zoals broedvogels en dagvlinders geven de kaarten daadwerkelijk een goede indruk van de soortenrijkdom.



▶ Voorbeeld trenddiagram.

Voor minder goed onderzochte groepen geven de kaartjes eerder aan waar gebieden liggen die goed onderzocht zijn. Bij soortgroepen die in het Netwerk Ecologische Monitoring (NEM) zijn opgenomen wordt een samenvattend **trenddiagram** getoond. Hierin wordt een gemiddelde trend voor de soortgroep aangegeven.

BIOTA - LEVEN

ERIK J. VAN NIEUKERKEN & MARCO ROOS

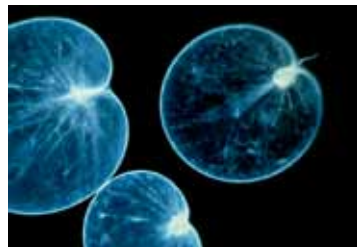
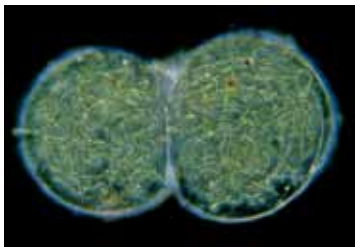
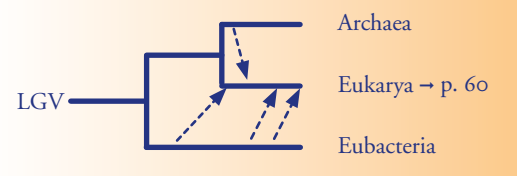
NEDERLAND ca. 47.800 gevestigd (waarvan ca. 1100 exoten)
WERELD ca. 1.950.970 beschreven

Levende organismen worden gekenmerkt door cellulaire organisatie. De basale kenmerken van al het leven zijn de mogelijkheid om kopieën te maken van het eigen DNA en zich zo voort te planten, en daarnaast om de informatie uit het DNA te vertalen via RNA naar eiwitten en enzymen. Met deze definitie worden virussen uitgesloten: die zijn niet in staat zelf hun DNA of RNA te kopiëren, maar hebben daar hun gastheercellen voor nodig. Ook is het vrijwel zeker dat virussen niet monofyletisch zijn: ze zijn vermoedelijk verschillende keren ontstaan uit 'ontsnapte' stukken DNA of RNA van levende organismen. Over het ontstaan van het leven heerst nog veel onzekerheid. Een bruikbare theorie is dat er een evolutie was vanuit een RNA-organisme, via RNA plus eiwitten, naar DNA en RNA plus eiwitten. De 'Laatste Gemeenschappelijke Voorouder' (LGV in stamboom) van de groepen bacteriën was vrijwel zeker al een prokaryotisch cellulair organisme met DNA, RNA en eiwitten (BECERRA ET AL. 2007).

De drie hoofdgroepen van het leven, ook wel domeinen genoemd, zijn de echte bacteriën (Eubacteria), archaeobacteriën

(Archaea) en eukaryoten (Eukarya). De onderlinge relaties zijn moeilijk te bepalen, maar vaak wordt aangenomen dat de archaeobacteriën zustergroep van de eukaryoten zijn. Volgens recent onderzoek aan grote aantallen genen

zit het nog wat ingewikkelder en bestaat het genoom van eukaryoten uit ten minste twee sets conservatieve eiwitcoderende genen, namelijk een set die meer verwant is aan genen van archaeobacteriën (genen die informatieprocessen regelen) en een set die meer verwant is aan genen van echte bacteriën (genen die operationele processen regelen). De laatste zijn mogelijk afkomstig van endosymbiose (YUTIN ET AL. 2008). Daarnaast hebben eukaryoten mitochondriën (celorganellen die de respiratie verzorgen en ATP als energiedrager leveren) met een eigen set DNA. Het DNA hiervan is verwant aan dat van de α -proteobacteria en daarom vrijwel zeker afkomstig uit een endosymbiotische relatie tussen de voorouder zonder mitochondriën en een α -proteobacterium.

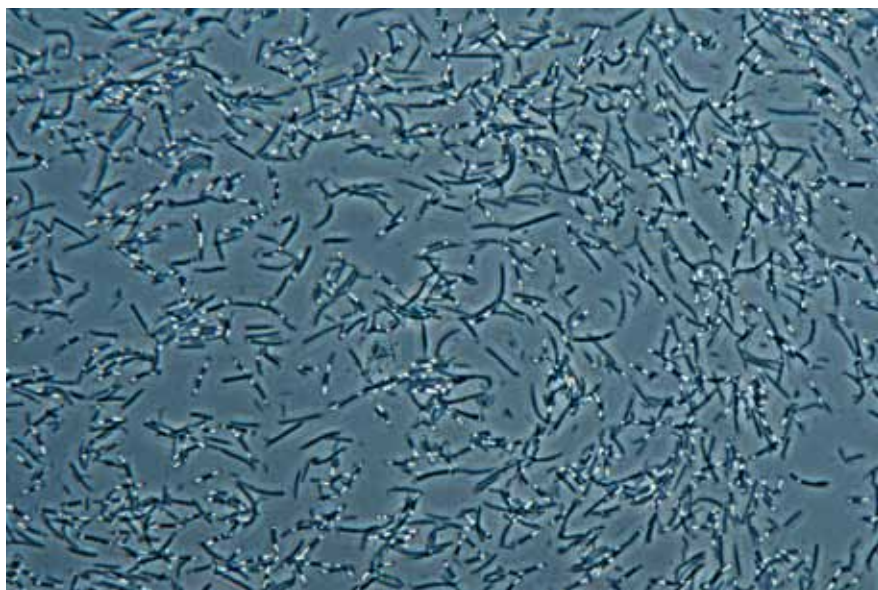


EUBACTERIA & ARCHAEA - BACTERIËN

ERIK J. VAN NIEUKERKEN & MARCO ROOS

Microscopisch kleine eencellige organismen, soms kolonievormend, zonder celkern of organellen. Bacteriën vormen morfologisch de eenvoudigste levensvormen en worden vaak prokaryoten genoemd omdat ze geen kern of andere celorganellen bezitten. Hoewel ze in organisatie op elkaar lijken, zijn de Eubacteria en Archaea wezenlijk verschillende organismen. Het belangrijkste verschil wordt gevormd door de bouw van het celmembraan: bij Eubacteria en alle eukaryoten bestaat dit uit vetten (lipiden) die door middel van zogenaamde esterverbindingen aan een alcohol gebonden zijn. De membraan vormt een dubbele laag. Bij de Archaea zijn de (andersoortige) vetten gebonden aan de alcoholen door een zogenaamde etherverbinding, een totaal andere chemische verbinding. De membraan vormt meestal een stevige enkele laag. Ook de vorm van de ribosomen (de eiwitfabriekjes van de cel) is wezenlijk anders in beide groepen. De pas in de jaren 1970 afgescheiden Archaea omvatten vooral groepen met extreme levenswijze, meestal anaëroob levend. Ze werden ontdekt in de hete zwavelbronnen van Yellowstone National Park (vs), in de zeer hete hydrothermale bronnen in de diep-

▼
Bacteriën onbepaald



NEDERLAND ten minste 1000 Eubacteria en 100 Archaea gevestigd, nog duizenden verondersteld

WERELD ca. 10.000 Eubacteria en 400 Archaea beschreven

zee, en ook in de magen van herkauwers. Inmiddels weten we dat ze ook op gewonere plaatsen leven. De Eubacteria hebben een zeer uiteenlopende levenswijze, meestal minder extreem, maar bijna overal.

Het ecologische en economische belang van bacteriën is groter is dan van enige andere groep organismen, en de aantallen individuen en soorten nemen astronomische waarden aan. Door middel van DNA-onderzoek met de nieuwste technologie is het tegenwoordig wel mogelijk geworden monsters van de omgeving (bijv. grond) op bacteriediversiteit te onderzoeken en dat is onder andere gedaan voor bacteriën in landbodems en in zeewater, maar ook voor de bacteriegemeenschappen van de meest uiteenlopende andere milieus, zoals de menselijke darm, olievaten, hete bronnen, diepzeebodems, etc. Uit zulke studies bleek dat het aantal verschillende typen in een klein beetje grond al gigantisch kan zijn (bv. 5000 'soorten' in een gram bosgrond, of 5000 andere soorten in een gram zeebodem) (zie SCHILTHUIZEN 2010: hoofdstuk 3.3. en referenties daarin). Bacteriën leven echt overal.

Het aantal soorten is zowel voor Nederland als wereldwijd moeilijk te schatten, met name omdat het soortsbegrip voor bacteriën lastig is, omdat ze geen geslachtelijke voortplanting kennen en omdat ze een zeer snelle evolutie en laterale genuitwisseling tussen 'soorten' kennen. Alleen bacteriën die op een medium gekweekt kunnen worden en die morfologisch beschreven kunnen worden hebben een officiële naam gekregen. Volgens schattingen gaat dat maar om circa 1% van de diversiteit. De hier gegeven aantallen zijn relatief laag; er worden verwachtingen uitgesproken dat er wel een miljoen of zelfs miljoenen bacteriesoorten zijn (CHAPMAN 2009). Het hierboven genoemde getal van ten minste 1000 in Nederland gevestigde soorten betreft een zeer ruwe schatting van bacteriën die een naam hebben, daarnaast kunnen we dus nog duizenden soorten veronderstellen. Omdat er geen goede Nederlandse overzichten bestaan, zullen we in dit boek verder geen aandacht aan deze groep besteden. We maken hieronder een uitzondering voor de cyanobacteriën (vroeger blauwwieren of blauwalgen genoemd), waarvan de kolonies soms macroscopisch herkenbaar zijn, en die vaak door algologen worden bestudeerd.

Eubacteria ► Cyanobacteria

CYANOBACTERIA - CYANOBACTERIËN

JAN SIMONS

Prokaryotische organismen met een eenvoudige morfologie en kleine cellen (<10 µm). Er komen twee thallostypen voor: coccaal (de orde Chroococcales) en trichaal (Oscillatoriales, Nostocales, Stigonematales). De pigmentcomplexen bevinden zich op los in de cel liggende membranen. De soorten leven in zoet, brak en zout water.

Cyclus

Cyanobacteriën vertonen ongeslachtelijke voortplanting door middel van eencellige sporen of korte draadstukjes

NEDERLAND ca. 200 (waarvan 1 exoot), nog 100 verondersteld

WERELD ca. 2000

(hormogonia). Geslachtelijke voortplanting is niet bekend. De celdeling gebeurt door middel van een simpele vorm van wandinsnoering en tweedeling. De celwanden worden aan de buitenkant meestal omgeven door slijmerige of gelatineuze omhullingen. Een aantal soorten vormt nog andere, gespecialiseerde cellen, namelijk akineten als rustsporen om een ongunstige periode (droogte, koude) te doorstaan. Beweging die mogelijk is bij veel filamenteuze Oscillatoriales geschiedt niet door flagellen, maar door gespiraliseerde rijen van poriën in de celwanden waardoor

slijmsubstantie naar buiten afgescheiden kan worden. Het drijfvermogen en op en neer bewegen in het water van veel planktonische soorten wordt geregeld door gasvacuolen in de cel die, afhankelijk van de lichtintensiteit, worden opgebouwd of afgebroken.

Ecologie

Cyanobacteriën hebben het vermogen tot zuurstof producerende fotosynthese. Hiervoor gebruiken ze verschillende pigmenten: chlorofyl-a en de accessoire rode en blauwe phycobilinen. Door variabele verhoudingen tussen deze groene, rode en blauwe pigmenten is de kleur van de algen meestal niet zuiver blauw, maar blauwgroen of zelfs rood en allerlei gradaties daartussen (violet, roze, gelig of olijfgroen). Veel soorten hebben het vermogen tot stikstof-fixatie: omzetting van het gasvormige stikstof in het voor het metabolisme bruikbare ammonium (NH_4^+). Dit gebeurt in speciale cellen, de heterocysten. In deze heterocysten is het milieu zuurstofloos, hetgeen vereist is voor activiteit van het enzym nitrogenase. Heterocysten komen voor bij de Nostocales en Stigonematales. Soorten zonder heterocysten kunnen ook stikstof fixeren, maar alleen onder zuurstof-arme condities. Van het vermogen van cyanobacteriën tot stikstoffixatie maken andere organismen graag gebruik. Bijvoorbeeld de kroosvaren *Azolla*, waar in een bladlob draadjes (met heterocysten) van *Anabaena* huizen. Ook sommige korstmossen zoals leermossen *Peltigera* herbergen cyanobacteriën. In eutrofe plassen en meren kunnen, vooral in de zomer en najaar, cyanobacteriën tot bloei komen. Bepaalde massaal voorkomende soorten, zoals *Microcystis aeruginosa* en *Cylindrospermopsis raciborskii*, scheiden dan zoveel toxische stoffen uit dat een zwembod moet worden ingesteld. Blauwgroene dichte drijfslagen van *Microcystis*-soorten kunnen bovendien zuurstofarmoede en vissterfte in het water veroorzaken.

Diversiteit

Wereldwijd zijn circa 2000 soorten beschreven. Recent zijn in Nederland 95 planktonische en niet-filamenteuze soorten beschreven (JOOSTEN 2006), waarvan 15 soorten nieuw voor de wetenschap zijn. Een vervolgdeel over de planktonische filamenteuze cyanobacteriën is in voorbereiding (A.M.T. Joosten pers. med.) en dit zal zeker een even groot aantal soorten opleveren. Daar komen dan nog de niet-planktonische soorten bij, en als we het soortenaantal daarvan op 100 veronderstellen, komen we in totaal op circa 300 in Nederland voorkomende soorten. Een soort die als een recente exoot uit warmere klimaatgebieden beschouwd kan worden, is de planktonische filamenteuze soort *Cylindrospermopsis raciborskii* (A.M.T. Joosten pers. med.).

Voorkomen

Aquatisch en overwegend planktonisch komen cyanobacteriën voor in velerlei habitats. Ze zijn algemeen in alkaliene voedselrijke wateren van zee, meren, plassen en sloten, maar ook in zure en voedselarme veenmilieus. Aërofytisch (aan

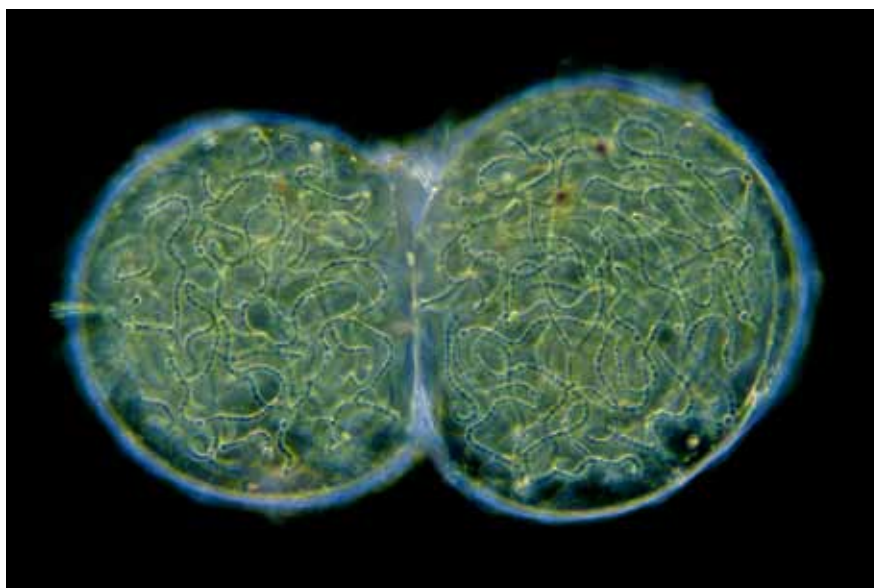
de lucht blootgesteld) en bentisch komen ze voor op vochtige bodems of stenen van oevers. Op vochtige bodems van bijvoorbeeld duinvalleien ziet men vaak blauwzwarte bolvormige *Nostoc*-kolonies. Op wad- en kwelderbodems zijn vaak donkerblauwe matjes van draadvormige soorten te vinden. Bolvormige *Nostoc*-kolonies van ruim een decimeter grootte komen ook voor op onderwaterbodems, bijvoorbeeld in het Naardermeer (NH). Onder zeer eutrofe omstandigheden kan een water het hele jaar door overheerst worden door cyanobacteriën. Gelukkig is dit, met de verbeterende waterkwaliteit, op veel minder plaatsen het geval dan een aantal jaren geleden.

Determinatie

KOMÁREK & ANAGNOSTIDES 1999, 2005. Fotoatlas: HINDAK 2008. Coccale Chroococcales: JOOSTEN 2006.

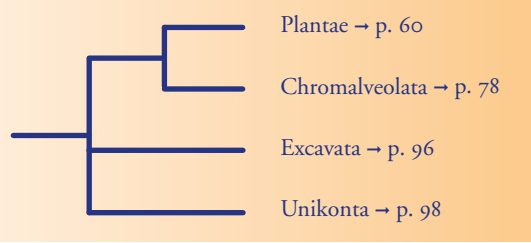
▼
Nostoc

▼▼
Anabaena



EUKARYA - EUKARYOTEN
ERIK J. VAN NIEUKERKEN & MARCO ROOS

NEDERLAND ca. 46.700 gevestigd (waarvan ca. 1100 exoten)
WERELD ca. 1.940.570 beschreven



Planten - Plantae



Chromalveolata



Excavata



Unikonta

Het grootste deel van de biodiversiteit wordt gevormd door eukaryoten: alle planten, dieren, fungi en de meeste eencellige behoren daartoe. Eukaryoten zijn ontstaan als eencellige organismen, meercelligheid is een aantal malen onafhankelijk ontstaan uit eencellige organismen (namelijk bij planten, bruinwieren, fungi, dieren). De eukaryotische cel heeft niet alleen een kern (nucleus) ('Eu-karya' betekent 'met een echte kern'), met het DNA tijdens de delingen georganiseerd in chromosomen, de cel heeft via endosymbiose ook organellen verkregen die voor de energiehuishouding zorgen: de mitochondriën (zie onder 'Biota - Leven'). De chloroplast van de planten (het celorganel waarin zich de fotosynthesepigmenten bevinden) is vrijwel zeker ontstaan uit een vrijlevende eencellige cyanobacterie die door endosymbiose is opgenomen in een heterotrofe eukaryote eencellige en daar nu de fotosynthese verzorgt. Ook de chloroplast heeft eigen DNA, dat verwant blijkt aan dat van de cyanobacteriën. Een plantencel heeft dus drie genomen: dat van de kern, van de chloroplast en van de mitochondriën. Dat DNA kan apart bestuurd worden en in de notatie van DNA-onderzoek ziet men dan ook vaak de afkortingen mtDNA en ctDNA voor respectievelijk mitochondriaal DNA en chloroplast-DNA.

Eencellige eukaryoten en bepaalde eencellige stadia van meercellige organismen (bv. spermatozoïden bij dieren, zoösporen bij algen) bezitten vaak een of twee flagellen (zweepstaarten) aan één kant van de cel waarmee ze zich kunnen voortbewegen. Vorm en aantal van de flagellen zijn belangrijke kenmerken voor de indeling. Andere eencelli-

gen, of stadia daarvan, bezitten schijnvoetjes (pseudopodiën of actinopidiën), uitstulpingen van het celplasma; zulke eencelligen worden vaak amoëboïd genoemd, tegenover flagellaat voor vormen met flagellen. Flagellate en amoëboïde stadia kunnen elkaar binnen één eencellige soort soms afwisselen, en binnen één taxonomische groep kun je vaak zowel 'amoeben' als flagellaten aantreffen. De aan- of afwezigheid van flagellen of pseudopodiën zegt dus weinig over verwantschap, in tegenstelling tot de vorm. Eukaryoten kennen veel vormen van geslachtelijke voortplanting, met afwisselend haploïde (één set chromosomen per cel) en diploïde (twee sets chromosomen per cel) stadia.

De Eukarya bestaan uit vier supergroepen: planten (Plantae), Chromalveolata, Excavata en Unikonta (KEELING 2005). Recent onderzoek geeft aanwijzingen dat de Plantae en Chromalveolata wellicht een monofyletische megagroep 'Bikonta' vormen (in principe met twee flagellen), al dan niet samen met de Excavata die ook meestal twee flagellen bezitten (BURKI 2008, HAMPL 2009). Deze groep staat dan tegenover de Unikonta met slechts één flagel per cel in flagellate cellen (o.a. dieren en fungi). Een andere studie geeft echter een mogelijke splitsing tussen de planten en alle overige groepen samen (ROGOZIN 2009).

De vroegere protozoën of eencellige dieren (ook wel protisten genoemd) vindt men in de huidige indeling van het leven niet meer terug; ze vormen geen natuurlijke groep, maar vertegenwoordigen in feite een ontwikkelingsstap in de evolutie van de groepen van eencellig naar meercellig en dan bovendien alleen die vormen die geen fotosynthese kennen (heterotrofe organismen). Hoewel enkele vroeger herkende groepen protozoën nog steeds herkend worden als monofyletische groepen (bv. de ciliaten of sporendiertjes), zijn met name groepen als amoeben, flagellaten en zonnediertjes geheel uit elkaar gevallen en komen vertegenwoordigers van die oude groepen voor in drie van de vier supergroepen. De vier supergroepen worden hierna verder behandeld met hun belangrijkste deelgroepen.

Eukarya (domein) ► Plantae (supergroep)

PLANTAE - PLANTEN

ERIK J. VAN NIEUKERKEN & MARCO ROOS

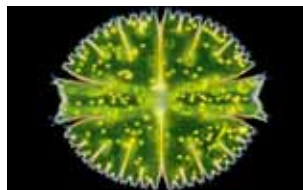
NEDERLAND 3894 gevestigd (waarvan ca. 265 exoten)
WERELD ca. 310.900 beschreven



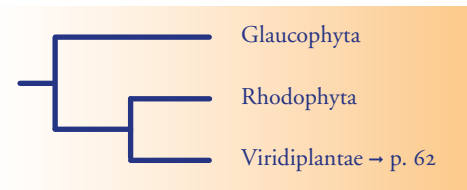
Glaucophyta



Roodwieren - Rhodophyta



Groene planten - Viridiplantae



Een- en meercellige organismen die door twee membranen omhulde chloroplasten bezitten, met chlorofyl-a, voor de fotosynthese. Deze groep wordt ook aangeduid als Archaeplastida. Behalve de Glaucophyta kennen alle planten een levenscyclus met een afwisseling tussen de haploïde gametofyt en de de diploïde sporofyt; de lengte van deze stadia

kan onderling per groep sterk verschillen. Deze groep omvat de eencellige Glaucophyta, de roodwieren (Rhodophyta) en groene planten (Viridiplantae). De verwantschappen zoals hier gegeven volgen diverse recente DNA-studies (BURKI 2008, KEELING 2005, PALMER 2004).

In de voorouder van de Plantae is door een proces van

primaire endosymbiose de chloroplast ontstaan, dat wil zeggen door een eenmalige opname van een cyanobacterieel door een fagotrofe (voeding door opname van orga-

nische deeltjes) eukaryote cel. Alle chloroplasttypen van alle algengroepen worden hieruit afgeleid (KEELING 2010).

Plantae (supergroep) ► Glaucophyta (fylum)

GLAUCOPHYTA

JAN SIMONS

Eukaryotische algen bestaande uit één cel of uit kolonies van twee tot vier cellen. De grootte van een cel bedraagt 20-30 µm. Er komen in principe twee flagellen per cel voor, maar deze zijn sterk gereduceerd en niet meer uitwendig zichtbaar of ze zijn omgevormd tot stijve borstels (setae). Glaucophyta leven in zoet water.

Cyclus

Ongeslachtelijke voortplanting door middel van cellen van dezelfde vorm als de moeder cel (autosporen) die in groepjes van 2-16 binnen de moeder cel gevormd worden.

Ecologie

De cellen hebben meerdere stervormig gerangschikte blauw-groene 'cyanellen' die gebruikt worden voor de fotosynthese. Deze cyanellen zijn chloroplasten die rechtstreeks te herleiden zijn van coccale cyanobacteriën en nog helemaal daarop lijken (evolutionaire endosymbiose). Ook de pigmentatie is gelijk aan die van cyanobacteriën, namelijk chlorofyl-a en phycobilinen.

Diversiteit

Wereldwijd zijn slechts drie soorten bekend, elk in een ander genus: *Glaucocystis nostochinearum*, *Gloeochara wittrockiana* en *Cyanophora paradoxa* (LINNE VON BERG & MELKONIAN

NEDERLAND 2 gevestigd
WERELD 3 beschreven

2003). De eerste twee zijn ook bekend uit Nederland (A.J. Dop pers. med.).

Voorkomen

Glaucocystis nostochinearum en *Gloeochara wittrockiana* komen incidenteel voor in kleine binnenwateren in Nederland. Ze leven bentisch op waterplanten en draadalg, in zacht- en hardwaterhabitats.

Determinatie

LINNE VON BERG & MELKONIAN 2003.



◀ *Glaucocystis nostochinearum* op een groenwier.

Plantae (supergroep) ► Rhodophyta (fylum)

RHODOPHYTA - ROODWIJEREN

HERRE STEGENGA

Planten met een grote variatie in uiterlijk: van eencellig tot struik- of bladvormig. De grootste exemplaren kunnen tot 2 m in doorsnede zijn. Bij de overgrote meerderheid van de soorten blijven de cellen na deling verbonden met een stippelverbinding. De indeling van de roodwieren heeft de laatste jaren een grondige verandering ondergaan. Werden in het verleden binnen de 'hogere roodwieren' (klasse Florideophycidae) zes ordes erkend, tegenwoordig zijn er al meer dan 25. Ongeveer de helft van de soorten komt uit de vormenrijke orde Ceramiales (zie SAUNDERS & HOMBERSAND 2004 voor een overzicht en indeling). Roodwieren komen in zoet, zout en brak water voor. Vrijwel alle zoetwaterroodwieren komen uit ordes die ook in het zoute water voorkomen.

Cyclus

De levenscyclus is bij de meerderheid van de soorten tamelijk ingewikkeld en omvat een gametofyt (haploïd) en sporofyt (diploïd) én een diploïde carposporofyt die ontwikkelt uit de bevruchte eicel en vast blijft zitten op de gametofyt.

NEDERLAND ca. 105 gevestigd (waarvan ca. 15 exoten)
WERELD ca. 6600 beschreven

Deze carposporofyt produceert diploïde sporen waaruit dan weer een sporofyt kan groeien. In vrijwel alle roodwieren is er een vorm van oögamie, die zich kenmerkt doordat de eicel op de ouderplant blijft zitten en een uitsteeksel (trichogyn) vormt dat de passief beweeglijke mannelijke cel (spermatium) opvangt. Geflagelleerde cellen komen bij de



◀ *Griffithsia corallinoides*



▲
Pterothamnion plumula

roodwieren niet voor. De voortplanting van de sporofyt is vaak door middel van tetrasporen, die onder reductiedeling gevormd worden. Ongeslachtelijke vermeerdering komt in diverse groepen roodwieren voor. Bij het onderscheiden van soorten is het een grote uitdaging de verschillende generaties van één levenscyclus bij elkaar te ordenen.

Ecologie

Vrijwel alle soorten zijn foto-autotroof. De pigmentatie bestaat uit chlorofyl-a en rode en blauwe phycobinen. Opvallend is dat veel zoetwaterroodwieren een groene of blauw-groene kleur hebben (bv. sommige *Batrachospermum*-soorten), terwijl de mariene soorten bijna altijd een variatie van rood zijn. Mineralen en sporenelementen worden uit het water opgenomen. Een klein deel van de roodwieren ontbeert chlorofyl en leeft daarom parasitair op andere roodwieren, meestal een verwante soort. In Nederland is dat alleen *Choreocolax polysiphoniae*, die een enkele keer op *Polysiphonia lanosa* voorkomt; de laatste is weer een verplichte epifyt op het bruinwier *Ascophyllum nodosum*. De consumptie van (rood)wieren is in Nederland niet populair, hoewel van tijd tot tijd pogingen worden ondernomen om die status te verbeteren. Heel anders is de situatie in Oost-Azië, waar veel roodwieren geregeld op het menu staan. Bepaalde mariene roodwieren leveren stoffen als agar en medicinale stoffen als carrageen.

Diversiteit

Wereldwijd zijn er ongeveer 6600 soorten beschreven (GUIRY & GUIRY 2010, OTT 2009). Naar verwachting zijn er nog honderden onbeschreven soorten. In Nederland zijn ongeveer 105 soorten bekend, waaronder 15 exoten. Soorten die zich hier vestigen met als oorsprong andere West-Europese landen worden hier niet als exoten beschouwd.

Voorkomen

Wereldwijd leven de meeste roodwieren in zee (6000) en een minderheid in het zoete water (600) (OTT 2009). Ze komen langs alle kusten voor, tot een diepte van ongeveer 200 m, maar in gematigde gebieden aanmerkelijk minder diep. De meeste soorten leven op rotsachtige ondergrond, slechts enkele kunnen op een zandige ondergrond gedijen. De di-

versiteit in Zeeland is groter dan in de Waddenzee, al ligt dat deels aan de geringere aandacht die aan het laatste gebied geschonken is. Door een recente inventarisatie in de Waddenzee konden verschillende nieuwe soorten gemeld worden, waaronder een nog ongedetermineerde soort (GITTEMBERGER ET AL. 2009). Een minderheid van de soorten leeft in het zoete water; slechts een tiental soorten is voor Nederland vermeld (SIMONS ET AL. 1999), waarvan één recent beschreven van het Naardermeer: *Erythrocladia setifera*.

De rijkdom van de Nederlandse zeewierflora is beperkt in vergelijking tot die van de ons omringende landen. Bretagne (Frankrijk) en Zuidwest-Engeland hebben minstens drietot viermaal zoveel roodwieren. Behalve het ontbreken van voldoende rotsachtig milieu is de ruime temperatuurvariatie van het water (0-22°C) aan de Nederlandse kust hiervoor waarschijnlijk verantwoordelijk. Deze temperatuurvariatie geeft mogelijk ook aan waarom onze kust juist een 'hotspot' voor de introductie van Oost-Aziatische exoten is geworden; deze regio heeft een vergelijkbare grote variatie in temperaturen. De laatste decennia konden ongeveer 25 soorten aan onze flora toegevoegd worden. Hieronder bevinden zich diverse op de voorgrond tredende exoten: *Agardhiella subulata*, *Chondria coerulescens*, *Dasya 'baillouwiana'*, *Heterosiphonia japonica*, *Gracilaria vermiculophylla*, *Grateloupia turuturu* en *Polysiphonia senticulosa* zijn talrijk te noemen, vooral in de Oosterschelde. Op enkele uitzonderingen na zijn al deze exoten afkomstig van het Verre Oosten, en zijn hier waarschijnlijk gearriveerd met de import van schelpdieren. De kort geleden gevestigde *Caulacanthus ustulatus* blijkt niet dezelfde te zijn als de soort die in Zuid-Europa voorkomt, maar identiek aan een Zuid-Amerikaanse soort en zal nog een nieuwe naam moeten krijgen. Daarnaast zijn er ook verscheidene zuidelijke soorten die door de stijging van de gemiddelde temperatuur ons land konden bereiken (STEGENGA 1994). Als de gemiddelde (winter)temperatuur blijft stijgen kunnen er nog meer verwacht worden. Bij een stijging van bijvoorbeeld 3°C kan het water geschikt worden voor nog eens 60 soorten (STEGENGA 1994).

Determinatie

DIXON & IRVINE 1977, IRVINE 1983, MAGGS & HOMMERSAND 1993, IRVINE & CHAMBERLAIN 1994, BRODIE & IRVINE 2003, HARDY & GUIRY 2003.

Plantae (supergroep) ► Viridiplantae

VIRIDIPLANTAE - GROENE PLANTEN

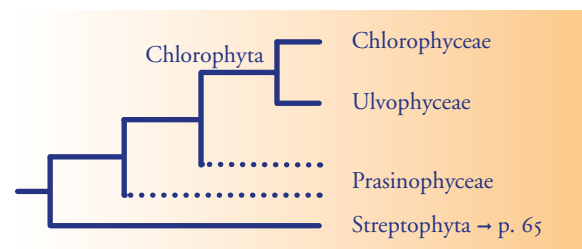
JAN SIMONS, ERIK J. VAN NIEUKERKEN & MARCO ROOS



Groenwieren - Chlorophyta



Streptophyta



Een grote groep van eukaryotische, een- of meercellige algen en landplanten, ook wel Chlorobionta genoemd. Per cel nul, twee, vier of vele flagellen. In elke levenscyclus komt op enig

moment een stadium voor van flagellate cellen, met uitzondering van de bloemplanten. De flagellen zijn apicaal (aan de celpop) of subapicaal ingeplant en hebben dezelfde lengte

en structuur. De fotosynthesepigmenten zijn chlorofyl-a en -b en enkele carotenoïden. De reservestof is zetmeel. Als thallusorganisatie komen alle vijf hoofdtypen die binnen algen of wieren onderscheiden worden voor: flagellaat (eencellig of kolonies), coccaal (a-flagellaat, eencellig of kolonies), trichaal (draadvormig, onvertakt of vertakt), parenchymatisch (cellen in een tweedimensionaal weefsel), sifonaal (cellichaam meerkernig en niet in cellen opgedeeld) en daarnaast de ingewikkeldere organisatie van mossen en vaatplanten. De oude groenwieren (Chlorophyta) zijn geen monofyletische groep, omdat de landplanten het nauwst verwant zijn aan één van de deelgroepen ervan. Er worden vier klassen van groenwieren onderscheiden, voornamelijk op grond van details van de flagelverankering in de cel en het type cel- en kerndeling: Chlorophyceae, Ulvophyceae en de niet monofyletische 'Prasinophyceae' en 'Charophyceae'.

Op grond van de fylogenetische verwantschappen (LEWIS & MCCOURT 2004, zie stamboom) kunnen de Chlorophyceae en Ulvophyceae worden samengenomen als het fylum Chlorophyta sensu stricto, de Charophyceae vormen samen met de landplanten (Embryophyta) de Streptophyta. In andere systemen worden meer klassen onderscheiden, maar hier is gekozen voor het systeem van klassen en ordes zoals gepresenteerd in het recente handboek van Lee (2008). De Prasinophyceae vormen slechts een klein, heterogeen en waarschijnlijk polyfyletisch groepje eencellige flagellaten. Hiervan zijn wereldwijd circa 138 soorten beschreven (GUIRY & GUIRY 2010). Op basis van John et al. (2002) is het aantal soorten dat voor Nederland wordt verwacht ruim 40. Ze worden hier niet verder besproken. De groenwieren (Chlorophyta) in de huidige omgrenzing worden eerst besproken, gevolgd door een bespreking van de Streptophyta.

Plantae (supergroep) ► Viridiplantae ► Chlorophyta (fylum)

CHLOROPHYTA - GROENWIJEREN

JAN SIMONS

NEDERLAND ca. 970 gevestigd

WERELD ca. 4060 beschreven

De algen van de klassen Chlorophyceae en Ulvophyceae zijn micro- of macroscopisch en planktonisch of bentisch. Geflagelleerde cellen hebben twee of vier flagellen, en deze zijn apicaal ingeplant. Bij de Oedogoniales van de Chlorophyceae hebben de zoösporen vele flagellen die een eindje onder de top in een krans staan ingeplant. De morfologische verschillen tussen Chlorophyceae en Ulvophyceae zijn voornamelijk van cytologische aard en betreffen details van het flagelapparaat en cel- en kerndeling. De soorten van de Chlorophyceae leven voornamelijk in zoet water, en de klasse omvat negen in Nederland vertegenwoordigde ordes: Volvocales, Tetrasporales, Prasiolales, Chlorellales (Chlorococcales), Chlorosarcinales, Trebouxiales, Sphaeropleales, Chaetophorales en Oedogoniales. Vertegenwoordigers van de eerstgenoemde zes ordes zijn meestal éencellig of kolonievormend en coccaal of flagellaat, planktonisch of bodembewonend en microscopisch klein. Een uitzondering op het laatste is de macroscopische coccale alg *Hydrodictyon reticulatum* (waternetje) die massaal in drijvend flab kan voorkomen. Er zijn systemen waarbij de Trebouxiales opgevat worden als aparte klasse: de Trebouxiophyceae. De soorten van de laatstgenoemde drie ordes zijn meestal van draadvormige of parenchymatische organisatie. De Ulvophyceae zijn in Nederland vertegenwoordigd met de vier ordes Ulotrichales, Ulvales, Cladophorales en Caulerpales waarvan de meeste soorten marien zijn en van het trichale en sifonale thallustype.

Cyclus

Bij de Chlorophyceae komt het levenscyclustype haplobiontisch-haplont bij de planktonische microalgen het meeste voor. Dit houdt in dat er één vegetatieve haploïde fase is en dat alleen de zygote (cel ontstaan uit de fusie van twee gameten) diploïd is. Uit de bevruchte eicel (zygote) worden vaak bruin gekleurde en gestructureerde en dikwandige (zygo)sporen gevormd, waaruit na reductiedeling weer een nieuw haploïd individu groeit. Groeidelingen (snelle ongeslachtelijke vermenigvuldiging) vinden plaats

in de haploïde fase en kunnen tot algenbloei leiden. Bij de draadvormige vertegenwoordigers van de Chlorophyceae is het type diplobiontisch-isomorf gebruikelijk. Dit houdt in dat er twee zelfstandig levende fasen zijn van gelijk uiterlijk, en dat één daarvan haploïd is (de gametofyt) en de andere diploïd (de sporofyt). Ongeslachtelijke voortplanting is algemeen en geschiedt meestal door geflagelleerde zoösporen. Bij de Ulvophyceae komen zowel de diplobiontische cyclus voor (bij de Ulotrichales en Cladophorales) als de haplobiontische-diplontcyclus (als de haplobiontische haplont, alleen is hier de ene vegetatieve fase diploïd), deze laatste vooral bij de macroscopische zeewieren van de Caulerpales, zoals *Bryopsis* en *Codium*.

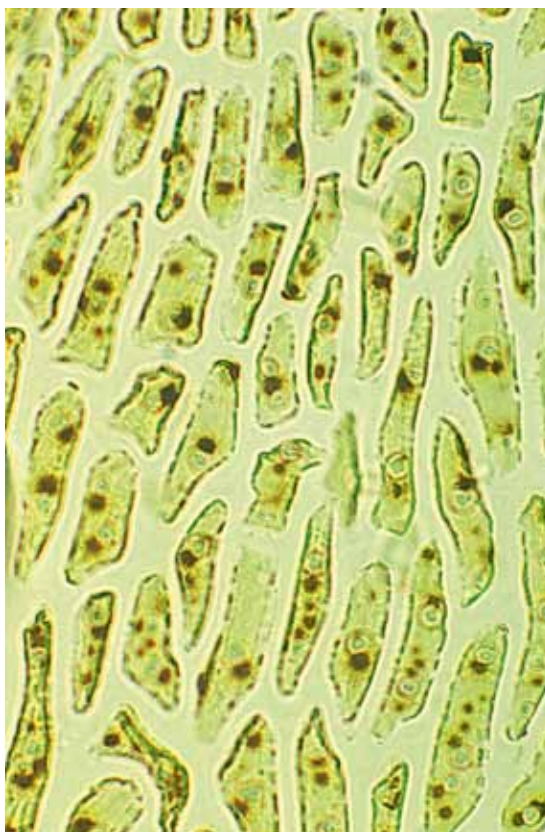


◀ *Bryopsis plumosa*

▶ *Monostroma grevillei*

▶▶ *Codium fragile*

▶▶ *Volvox globator*



Ecologie

Alle soorten zijn foto-autotroof; voor de fotosynthese wordt gebruik gemaakt van de pigmenten chlorofyl-a, -b en vier carotenoiden. De zoetwatersoorten van de Chlorophyceae en Ulvophyceae spelen, samen met soorten van de Charophyceae een grote rol in het ecologisch waterbeheer. Ze zijn sterk indicatief voor de voedselrijkdom (trofietoestand) van het water. Chlorophyceae en Ulvophyceae vormen zo, samen met andere algen of wieren, belangrijke indicatoren voor de kwaliteit en voedingstofgehalten van de zoete wateren.

Diversiteit

Wereldwijd zijn er 3091 beschreven soorten Chlorophyceae en 969 Ulvophyceae (GUIRY & GUIRY 2010). Met name het plankton van de Volvocales en Chlorococcales is zeer soortenrijk, met in totaal 1265 bekende soorten (GUIRY & GUIRY 2010). In Nederland is het aantal soorten van de Chlorophyceae grotendeels niet goed gedocumenteerd, maar de schatting is dat er minstens 900 soorten voorkomen (A.M.T. Joosten pers. med.). Hieronder bevinden zich circa 200 bentische groenwiersoorten (SIMONS ET AL. 1999). Met name voor de vele planktonische soorten bestaan helaas geen dekkende Nederlandse determinatiewerken. En dit terwijl de planktonalgen veel gebruikt worden in de biologische waterbeoordeling (Kaderrichtlijn Water). Ook met de internationale flora's zijn veel vormen, met name de kleine soorten (<5 mm), moeilijk of niet op naam te brengen. De grote soortenrijkdom die hier aanwezig is, en die nog toeneemt met de verbeterende waterkwaliteit, is voor een groot deel een verborgen biodiversiteit (A.M.T. Joosten pers. med.). Van de overwegend mariene Ulvophyceae zijn in Nederland 65-70 soorten bekend (H. Stegenga pers. med.).

Voorkomen

Zoals al opgemerkt komen in meren en plassen heel veel planktonische soorten voor van de Chlorococcales en Volvocales. Deze planktongemeenschap is optimaal aanwezig in voorjaar en zomer. Op oever- en waterplanten van binnenwateren zijn de bentische soorten van de ordes Chaetophorales en Oedogoniales rijk vertegenwoordigd met bijvoorbeeld soorten uit de genera *Aphanochaete*, *Chaetophora*, *Bulbochaete*, *Oedogonium*, *Stigeoclonium* en *Ulothrix*. Deze algen vormen, tezamen met niet-plantaardige micro-organismen, de zogenaamde periphytongemeenschap: het aangroei op water- en oeverplanten en op houten of stenen beschoeiingen (SIMONS ET AL. 1999). Tot het soortenrijke en epifytische draadalgen-geslacht *Oedogonium* behoren ook soorten die na sterke groei losraken van het substraat en dan deel uitmaken van drijvend algenflab dat in het late voorjaar en zomer massaal kan voorkomen op voedselrijke plaatsen in kleine wateren als sloten en poelen. *Oedogonium* is ook een belangrijke component van de zogenaamde algenbaarden: lange algenslierten vooral op de bloem- en bladstengels van waterlelie *Nymphaea* en gele plomp *Nuphar lutea*. Een belangrijke zoet- en brakwatersoort is *Cladophora glomerata* die zeer algemeen voorkomt op aan golfslag blootgestelde oevers van meren, plassen, rivieren en kanalen. Op dergelijke plaatsen komen ook *Ulothrix*-soorten voor, vooral in de koudere seizoenen.

Naast de aquatische soorten komen vrij veel eencellige of kolonievormende coccale soorten (met name van de Chlorophyceae) voor in en op vochtige bodems en op boomschors. Voorbeelden zijn *Trebouxia*- en *Coccomyxa*-soorten die in korstmossen leven en vrijlevende soorten als *Apatococcus lobatus*, de belangrijkste soort van de bekende

groene aangroei op organische en anorganische substraten. De laatste jaren is op loofbomen steeds meer een oranje aangroei te zien van de carotenoïdenrijke draadalg *Trentepohlia aurea* (Ulvophyceae). Dit is mogelijk een exoot afkomstig uit (sub)tropische gebieden.

De zeewierien van de Ulvophyceae zijn algemeen langs de kust, met name in het zuidwesten van Nederland zoals in de Oosterschelde en het Grevelingenmeer. Het betreffen vaak draadvormige soorten van genera als *Chaetomorpha*, *Ulothrix*, *Urospora* en *Cladophora*. Ook zijn er parenchyma-

tische algen (*Ulva* en *Enteromorpha*) en sifonale algen als vederwier *Bryopsis* en viltwier *Codium*. Al deze soorten zijn op vast substraat gehecht of komen 'los' voor en kunnen forse afmetingen bereiken (bv. zeesla *Ulva*).

Determinatie

Planktonische soorten: Ettl 1983, Ettl & Gärtner 1988. Benthische zoetwatersoorten: Simons et al. 1999. Benthische en planktonische soorten: John et al. 2002. Mariene soorten: Brodie et al. (2007).

Plantae (supergroep) ► Viridiplantae ► Streptophyta

STREPTOPHYTA

JAN SIMONS & ERIK J. VAN NIEUKERKEN

NEDERLAND 2817 gevestigd (waarvan 250 exoten)
WERELD ca. 300.125 beschreven

De Streptophyta omvatten de landplanten en hun naaste verwanten: enkele groepen groenwieren, die er op het eerste gezicht nogal verschillend uitzien. Het onderscheid met de andere drie groenwierklassen zit deels in het type cel- en kerndeling en de tussenwandvorming. Daarnaast zijn de flagellen anders: ze zijn subapicaal in plaats van apicaal ingeplant en de wortel is asymmetrisch in plaats van symmetrisch, en op de plaats van waar de twee flagellen in de cel ontspringen bevindt zich een zogenaamde 'multi-layered structure' (MLS). Het unilaterale flagelapparaat en de MLS komen ook voor bij geflagelleerde voortplantingscellen (antherozoiden of spermatozoiden) van mossen, varenachtigen en enkele naaktzadige zaadplanten (bv. *Ginkgo* en *Cycas*). Bovendien zijn er sterke overeenkomsten in het patroon van kern- en celdeling. Naast de landplanten (Embryophyta) horen hier de volgende groepen van groenwieren bij: de eencellige (coccale kolonies) bodemalg *Chlorokybus atmophyticus* (wereldwijd één soort, niet van Nederland bekend, Chlorokybales), en draadvormige en parenchymatische soorten in vier ordes: Klebsormidiales (wereldwijd 48 soorten, acht soorten in Nederland), Zygnematales, Coleochaetales en Charales. De Coleochaetales (wereldwijd 18 soorten, vijf soorten in Nederland) zijn zeer bekend vanwege de vele biochemische en morfologische 'landplantadaptaties' die bij deze groep ontdekt zijn (Graham 1993). Lang



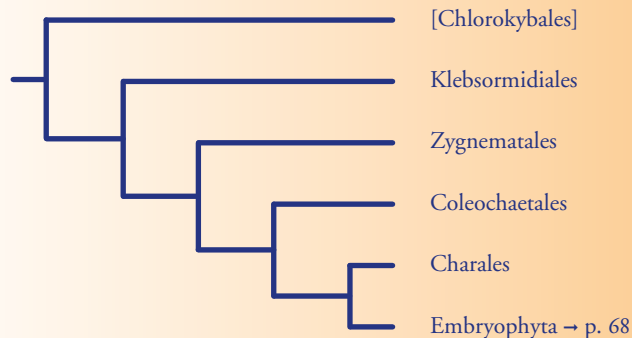
Zygnematales



Kranswieren - Charales



Landplanten - Embryophyta



werd deze groep gezien als de zustergroep van de landplanten, maar recente onderzoeken ondersteunen meer en meer de hypothese dat de echte kranswieren de zustergroep van de landplanten (Embryophyta) zijn (Lewis & McCourt 2004, Bhattacharya et al. 1998). De Zygnematales en Charales worden hierna apart besproken.

Plantae (supergroep) ► Viridiplantae ► Streptophyta ► Zygnematales (orde)

ZYGNEMATALES

JAN SIMONS

NEDERLAND 576 gevestigd
WERELD ca. 1830 beschreven

De Zygnematales omvatten de families Zygnemataceae, Mesotaeniaceae en Desmidiaceae. De Zygnemataceae zijn onvertakte draadalg met als bekendste genera *Spirogyra* (spiraalwier), *Zygnema* en *Mougeotia*. Tot de Mesotaeniaceae en Desmidiaceae behoren de eencellige coccale desmidiaceën of sialgen. De Mesotaeniaceae zijn de zogenaamde saccoderme desmidiaceën (cel niet gesegmenteerd en celwand zonder poriën), en de Desmidiaceae de placoderme desmidiaceën (cel met twee duidelijke helften van ongelijke ouderdom, gescheiden door een celinsnoering, en celwand met poriën en allerlei grote en kleine uitsteeksels). Deze placoderme desmidiaceën zijn

daardoor rijk gestructureerd en zeer fraai van vorm, vandaar de Nederlandse naam sialgen. Zygnematales leven in zoet water.

Cyclus

Het overheersende type levenscyclus is haplobiontisch-haplont. De meeste soorten vertonen geslachtelijke voortplanting waarbij vrouwelijke gameten niet beweeglijk zijn en de mannelijke gameten wel (oögamie). Het geslachtelijk proces dat specifiek is voor de Zygnematales is conjugatie: de inhoud van de ene partnercel rondt zich af tot een amoëboïd beweeglijke gameet die door een verbindingsbuis



▲
Micrasterias americana

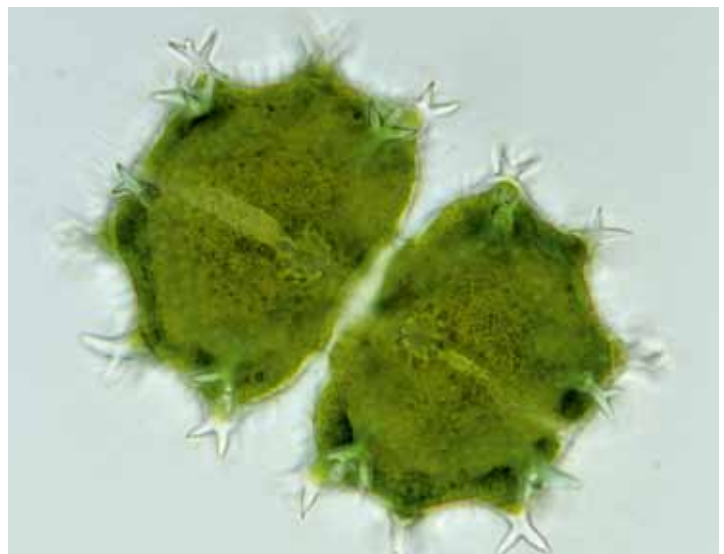
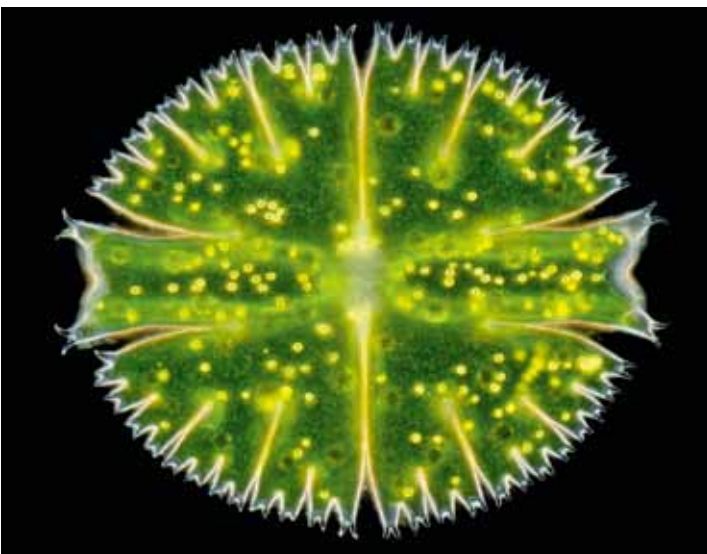
(conjugatiekanaal) naar de eveneens tot gameet afgeronde inhoud van de andere partnercel kruipt en daarmee fuseert. Bij de draadalggen van de Zygnemataceae wordt zo'n conjugatiebuis gevormd en bij de Desmidiaceae ontstaat er een rechtstreeks contact tussen de twee partnercellen na mediaan openbreken van de celwand. Uit de bevruchte eicel (zygote) worden vaak (zygo)sporen gevormd. Deze sporen zijn resistent tegen koude en droge omstandigheden. Ongeslachtelijke voortplanting komt bij de Zygnemataceae weinig voor.

Ecologie

Alle soorten zijn foto-autotroof; de fotosynthese gebeurt met verschillende pigmenten: chlorofyl-a en -b en vier carotenoïden. Opvallend veel soorten zijn eutrofiëring-gevoelig en komen dus vooral in matig tot licht eutrofe wateren voor. Vooral sieralggen (families Desmidiaceae en Mesotaeniaceae) zijn zeer gevoelige milieu-indicatoren. Op basis van gegevens betreffende oecologie (trofie, zuur-

▼
Micrasterias fimbriata

▶▶
Xanthidium armatum



graad, levensvorm) en voorkomen (zeldzaamheid, diversiteit) van de soorten van een bepaalde standplaats, kan de natuurwaarde van die plaats bepaald worden (COESEL & MEESTERS 2007).

Diversiteit

Wereldwijd zijn er ongeveer 1830 beschreven soorten (GUIRY & GUIRY 2010). In Nederland zijn 576 soorten vastgesteld. Daaronder bevinden zich onder andere 76 soorten draadalggen binnen de familie Zygnemataceae (SIMONS 1990) en 500 sieralggen of desmidiaceeën (COESEL & MEESTERS 2007). Onder de sieralggen zijn ook vele variëteiten bekend die bij nader onderzoek best aparte soorten kunnen zijn. Dankzij een actieve desmidiaceeënwerkgroep (zie www.desmids.nl) worden nog steeds nieuwe sieralgsoorten en variëteiten voor Nederland en soms ook voor de wetenschap ontdekt (P.F.M. Coesel pers. med.).

Voorkomen

De draadalggen van de familie Zygnemataceae (*Spirogyra*, *Zygnema*, *Mougeotia*) komen in velerlei biotopen voor: vennen (vooral *Zygnema* en *Mougeotia*), duinpoelen, sloten, plassen en meren. Onder zomerse en matig voedselrijke omstandigheden kunnen ze 'flabwolken' vormen waarin meestal meerdere soorten (tot 20 of meer) tezamen voorkomen. 'Hot spots' voor desmidiaceeën zijn veenpoelen en vennen met mesotroof en kalkarm/zwakzuur water, maar daarnaast komen ook tientallen soorten voor in kalkrijke/alkalische mesotrofe wateren als duinpoelen en plassen. De meeste soorten leven bentisch of aërofytisch op en tussen waterplanten en mossen (vooral veenmos *Sphagnum*) en ze kunnen vaak 'scharrelen' door uitstoting van een gelatineuze substantie uit de celporiën. Slechts enkele soorten leven planktonisch in groot open water. Door verbeterende natuurkwaliteit, met name van vennen en natte heideterreinen waar natuurherstel is uitgevoerd, worden nog steeds nieuwe soorten en variëteiten voor Nederland gevonden (VAN WESTEN & COESEL 2010).

Determinatie

Sieralggen: COESEL & MEESTERS 2007.

Plantae (supergroep) ► Viridiplantae ► Streptophyta ► Charales (orde)

CHARALES - KRANSWIJEREN

JAN SIMONS

NEDERLAND 24 gevestigd
WERELD 371 beschreven

Macroscopische sterk vertakte groenwieren. Alle kranswieren behoren tot de familie Characeae. Kranswieren leven in zoet water, soms ook in brak water.

Cyclus

Het overheersende type levenscyclus is haplobiontisch-haplont. De meeste soorten vertonen geslachtelijke voortplanting waarbij vrouwelijke gameten niet beweeglijk zijn en de mannelijke gameten wel (oögamie).

Ecologie

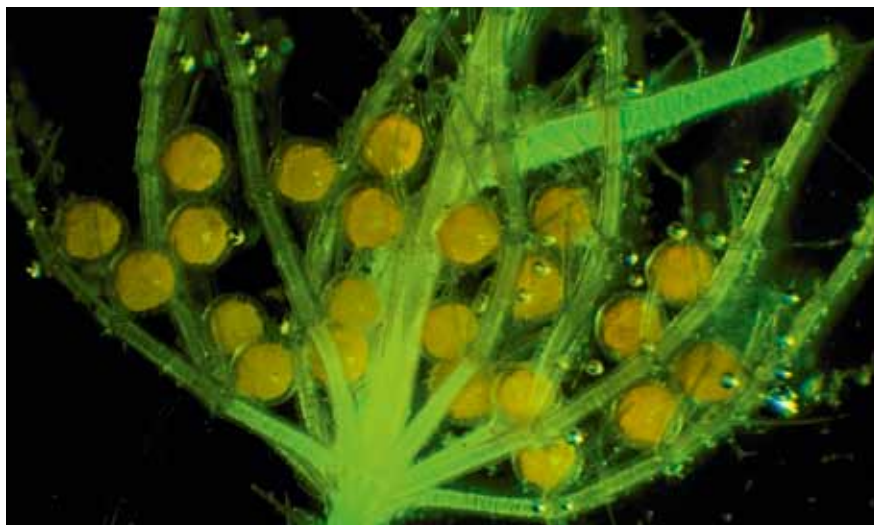
Alle soorten zijn foto-autotroof; de fotosynthese gebeurt met verschillende pigmenten: chlorofyl-a en -b en vier carotenoiden. Opvallend veel soorten zijn eutrofiëringsgevoelig en komen dus vooral in matig tot licht eutrofe wateren voor, vaak op plaatsen die beïnvloed worden door schoon kwelwater. Kranswieren zijn belangrijke indicatoren voor helder en mesotroof water en scoren hoog bij de bepaling van de ecologische kwaliteit van een water. Een eenmaal gevestigde kranswiervegetatie bevordert en stabiliseert mesotrofe en heldere watercondities, doordat een dichte vegetatie de opwerveling van bodemdeeltjes tegengaat en er in de grote biomassa veel nutriënten zijn opgeslagen die dan niet de groei van planktonalgae kunnen bevorderen (VAN DEN BERG 1999). De op de kranswieren vastgehecht levende macrofauna wordt begraaasd door vissen en duikende watervogels, waardoor kranswiervegetaties de aquatische biodiversiteit bevorderen. Bepaalde watervogels zoals meerkoet *Fulica atra* en duikeenden *Aythya* eten ook kranswieren en de krooneend *Netta rufina* zelfs bij voorkeur.

Diversiteit

Wereldwijd zijn er 371 beschreven soorten (GUIRY & GUIRY 2010). In Nederland zijn 24 soorten kranswieren vastgesteld (NAT ET AL. 2006). Het voorkomen van kranswieren in Nederland wordt door het Landelijk Informatiecentrum Kranswieren (zie www.kranswieren.nl) nauwkeurig bijgehouden en vastgelegd in een databestand.

Voorkomen

Kranswieren (Characeae) leven bij voorkeur in heldere, mesotrofe en kalkrijke/alkalische wateren van sloten, (duin) poelen, plassen en meren. Slechts enkele soorten komen in kalkarm/zwakzuur water van bijvoorbeeld vennen voor. Enkele kranswiersoorten komen in (zwak) brak water voor, zoals *Chara connivens*, *C. baltica* en *C. canescens*. Bepaalde kranswiersoorten kunnen omvangrijke vegetaties vormen (kranswierweides) en dit komt vanaf medio jaren 1990 vrij veel voor in onder meer het Veluwemeer, Markermeer, Duinigermeer, Naardermeer en vennen en duinpoelen waar natuurherstel is uitgevoerd. Bijzonder rijk aan soorten zijn de Vechtplassen, het Naardermeer, de Botshol en de Vinke-

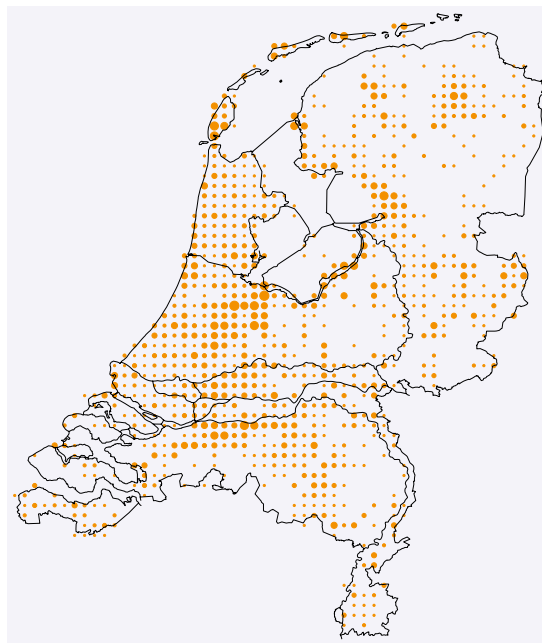


veense Noordplas met 8-12 soorten per plas (J. Simons pers. obs.). Het totaal aantal kranswieren in Nederland, 24 soorten, is hoog voor een klein land als men bedenkt dat het totaal aantal Europese soorten 52 bedraagt (KRAUSE 1997). Vele van onze soorten zijn ook internationaal zeldzaam. Vanwege de verbeterende waterkwaliteit zien we ook hier een positieve invloed op het voorkomen. Zo is er een recente nieuwkomer (*Chara braunii*) en zeldzame soorten worden minder zeldzaam, zoals *Nitella hyalina* en *N. translucens*.

▲
Chara connivens

Determinatie

KRAUSE 1997, VAN RAAM ET AL. 1998, BRUINSMA ET AL. 2001.

▲
Aantal waargenomen soorten kranswieren (onderdeel van de Charales) per 5x5 km tot en met 2009. Kwadratisch geschaald; grootste stip: 13-15 soorten. Bron: Landelijk Informatiecentrum voor Kranswieren (LIK).

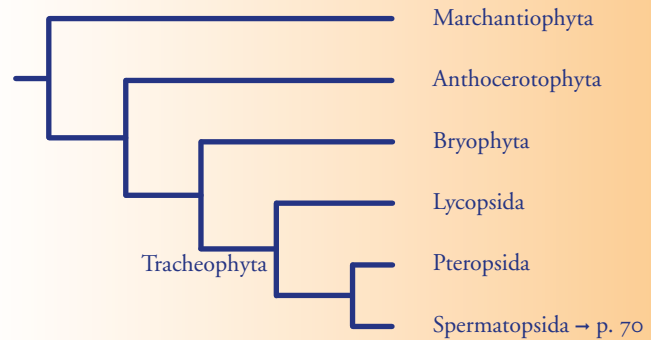
Plantae (supergroep) ▶ Viridiplantae ▶ Streptophyta ▶ Embryophyta

EMBRYOPHYTA - LANDPLANTEN

ERIK J. VAN NIEUKERKEN & MARCO ROOS

NEDERLAND 2204 gevestigd (waarvan 250 exoten)
WERELD ca. 297.850 beschrevenMossen - Marchantiophyta,
Anthocerotophyta & Bryophyta

Vaatplanten - Tracheophyta



In principe op het land levende planten met meestal een differentiatie in stengels en bladeren en meestal wortels. Behalve bij de levermossen hebben landplanten huidmondjes voor de ademhaling. Deze groep is dominant op het land aanwezig en vormt een belangrijk deel van ons landschap.

Alle landplanten hebben in principe een afwisseling van een haploïd stadium (gametofyt) en een diploïd stadium (sporofyt). De geslachtsorganen van de gametofyt worden archegonium (vrouwelijk) en antheridium (mannelijk) genoemd. Uit de bevruchting ontstaat de sporofyt, die in het begin afhankelijk is van de gametofyt. De sporofyt maakt door middel van reductiedeling (meiose) sporen aan waaruit de gametofyt groeit. Er is groot verschil in de levensduur van de gametofyt en sporofyt. Bij de eerste drie mosachtige fylya is de haploïde gametofyt het dominante vegetatieve stadium, met de sporofyt daarop groeiend ('sporenkapsel'), terwijl bij de vaatplanten de diploïde sporofyt het dominante stadium is; de gametofyt is hierbij sterk gereduceerd, bij de varens nog een apart levend prothallium, bij zaadplanten alleen nog aanwezig in de zaadknop (ovulum)

en het pollen. Chase & Reveal (2009) geven een nieuwe fylogenetische classificatie van alle landplanten, die alleen van de hier gehanteerde afwijkt door de lagere rangen van alle groepen en daarbij aangepaste namen. Zij hanteren de naam Equisetopsida voor de Embryophyta, en classificeren die dus in de rang van klasse; wij volgen dat hier niet. De hier gepresenteerde stamboom wordt in de meeste studies ondersteund; de mossen vormen geen monofyletische groep (DUFF & NICKRENT 1999, SOLTIS ET AL. 1999).

Tot de landplanten behoren de levermossen (Marchantiophyta), hawwmossen (Anthocerotophyta), bladmossen (Bryophyta) en de vaatplanten (Tracheophyta). De vaatplanten worden weer onderverdeeld in de klassen wolfsklauwen en biesvarens (Lycopsida), varensachtigen (Pteropsida) en zaadplanten (Spermatopsida). De drie mosfylya, die geen natuurlijke groep vormen, worden eerst behandeld, daarna de vaatplanten.

Plantae (supergroep) ▶ Viridiplantae ▶ Streptophyta ▶ Embryophyta ▶ Marchantiophyta, Anthocerotophyta & Bryophyta (fylya)

MARCHANTIOPHYTA, ANTHOCEROTOPHYTA & BRYOPHYTA - MOSSEN

HENK N. SIEBEL, H.J. (HEINJO) DURING & LAURENS B. SPARRIUS

NEDERLAND 623 gevestigd (waarvan 3 exoten)
WERELD ca. 16.235 beschreven▼
Geel hawwmoss*Phaeoceros carolinianus*▶▶
Gesteelde haarmuts*Orthotrichum anomalum*

Sporenvormende en relatief kleine planten zonder vaatstelsel. Tot de mossen worden drie fylya gerekend: levermossen (Marchantiophyta), hawwmossen (Anthocerotophyta) en bladmossen (Bryophyta). Het grootste deel van

de mossoorten groeit op de grond, een klein aantal leeft op bomen (epifyt) of op steen (epiliet), en enkele soorten komen in zoet water voor (BLWG 2007).



Cyclus

Mossen hebben een zogenaamde diplohaplonte levenscyclus: uit de haploïde (één set chromosomen per cel) sporen groeien via een meestal draadvormig protonema haploïde groene mosplanten, waarop zich vrouwelijke (archegonia) en/of mannelijke organen (antheridia) kunnen ontwikkelen. Na bevruchting ontstaat uit de zygote het diploïde (twee sets chromosomen per cel) sporenkapsel, dat tot en met de sporenrijping grotendeels door de groene moederplant van voedingsstoffen wordt voorzien. Ongeslachtelijke voortplanting door fragmentatie komt bij vrijwel alle soorten voor; hiervoor worden vaak speciaal gevormde vegetatieve diasporen gemaakt (broedkorrels en tubers). Sommige mossen leven minder dan één jaar. Deze planten leven dan één groeiseizoen en produceren vele sporen. De meeste soorten kunnen echter verscheidene jaren oud worden. Planten van kussentjesmos kunnen tientallen jaren oud zijn. Extreme voorbeelden zijn etagemos *Hylocomium splendens* dat 80 jaar en fraai haarmos *Polytrichum formosum* dat 100 jaar kan worden. De oudst bekende nog levende mosplant, een kalktufvormende mossoort *Hymenostylium recurvirostrum* in Duitsland, is 1860 jaar oud.

Ecologie

Mossen zijn foto-autotroof. Ze hebben geen echte wortels en kunnen water en voedingsstoffen – mineralen en stikstof – direct via stengels en bladen opnemen. Verschillende mossen zijn nuttig voor de mens. Slibmos *Physcomitrella patens* is het eerste mos waarvan het genoom geheel

onttrafeld is; genetisch gemodificeerde mutanten ervan worden nu op commerciële schaal gekweekt als bron van medicijnen en andere werkzame stoffen. Veenmossen *Sphagnum* zijn veenvormers en hebben hierdoor in eeuwen een belangrijk energiebron opgebouwd (turf). Veenmossen, kussentjesmos en klauwtjesmos worden gebruikt als decoratiemateriaal. In Nederland komen twee mossoorten voor waarvoor op grond van Europese regelgeving (de Habitatrichtlijn) speciale beschermingszones ingesteld dienen te worden: geel schorpioenmos *Hamatocaulis vernicosus* en tonghaarants *Orthotrichum rogeri* (SPARRIUS ET AL. 2004, JANSSEN & SCHAMINÉE 2008).

Diversiteit

Er zijn in de wereld ruim 16.200 mossoorten beschreven, terwijl er in totaal zo'n 23.000 soorten verwacht worden (CHAPMAN 2009). In Nederland zijn 623 soorten bekend (SIEBEL ET AL. 2008): 126 levermossen (Marchantiophyta), vier hauwmossen (Anthocerotophyta) en 493 bladmossen (Bryophyta). Hieronder bevinden zich drie ingeburgerde exoten: grijs kronkelsteeltje *Campylopus introflexus*, geelsteeltje *Orthodontium lineare* en gaaf kantmos *Lophocolea semiteres* (SIEBEL ET AL. 2008). Eén soort is beschreven aan de hand van Nederlandse exemplaren: vloedvedermos *Fissidens gymnandrus*.

Voorkomen

De duinen, het laagveengebied en de hogere zandgronden zijn het rijkst aan mossoorten (BLWG 2007). Er zijn meldingen van 125 soorten per 1000 m² en op 1 m² kan het aantal



Gewoon dikkopmos
Brachythecium rutabulum



Kronkelsteeltje
Campylopus spec.



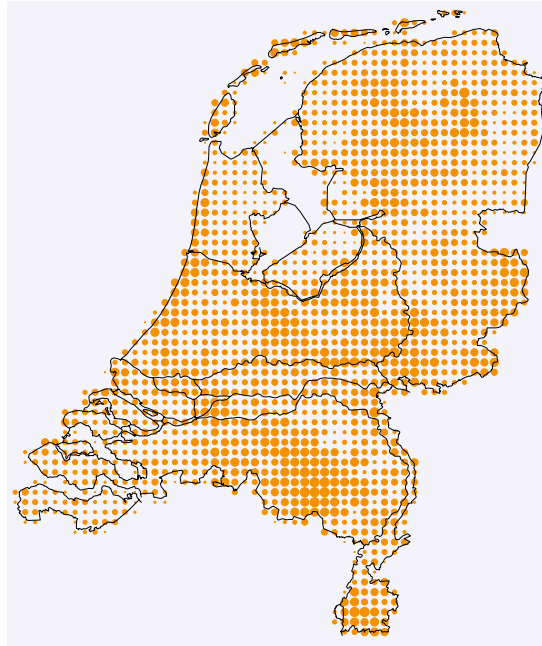
Kussentjesmos
Leucobryum glaucum



Parapluutjesmos
Marchantia polymorpha en
halvemaantjesmos
Lunularia cruciata



▶ Aantal waargenomen soorten mossen per 5x5 km tot en met 2009. Kwadratisch geschaald; grootste stip: 220-277 soorten. Bron: BLWG.



▼ Waterveenmos
Sphagnum cuspidatum

▶▶ Gerand haarmos
Polytrichum longisetum



soorten tot 50 ophopen (DIAZ BARRADAS ET AL. 1992, HYLANDER & DYNESIUS 2006). Van de ingeburgerde exoot *Campylopus introflexus* kan de biomassa ophopen tot 2 kg (drooggewicht) per m². De mosflora van Nederland is dynamisch. Door biotoopvernietiging, vermessing en verdroging zijn er zeer waarschijnlijk 37 soorten verdwenen uit Nederland (SIEBEL ET AL. 2000, 2005). Sinds 1980 zijn er echter ook 52 mosssoorten verschenen. Het gevarieerder worden van bossen en klimaatveranderingen zijn hier onder andere verantwoordelijk voor. Daarnaast wordt deze groep recent beter bestudeerd, waardoor extra soorten zijn ontdekt die waarschijnlijk al langer in Nederland voorkwamen (SIEBEL & BIJLSMA 2007). De epifytische soorten zijn door afname van de zure regen spectaculair toegenomen en er komen nu per km² tien keer zoveel soorten op bomen voor als rond 1980 (SPARRIUS ET AL. 2006).

Determinatie

SIEBEL & DURING 2006, VAN DORT ET AL. 2010.

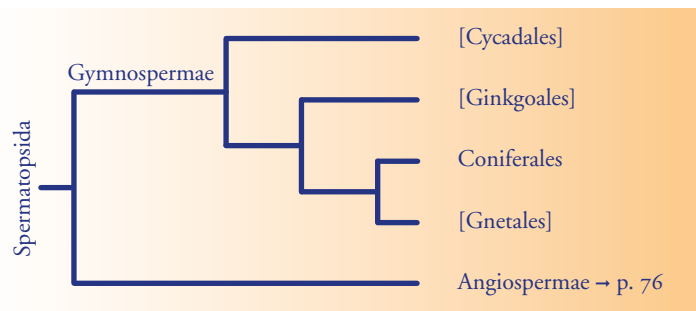
Plantae (supergroep) ▶ Viridiplantae ▶ Streptophyta ▶ Embryophyta ▶ Tracheophyta (fyllum)

TRACHEOPHYTA - VAATPLANTEN

BAUDEWIJN ODÉ, RUUD BERINGEN & H. (LENI) DUISTERMAAT

NEDERLAND 1581 gevestigd (waarvan 247 exoten)
WERELD ca. 281.600 beschreven

Vaatplanten zijn planten met transportvaten voor vloeistoffen. Het xyleem dient voor het transport van water met mineralen van de wortels naar de bladeren en groeitoppen en het floëem voert water met de door de bladeren gemaakte bouwstoffen naar de boven- en ondergrondse groeiende delen van de plant. Meestal is er een wortelstelsel in de bodem en zijn de groene plantendelen boven de grond of in het water. De soorten kunnen in grootte variëren van enkele millimeters tot enkele tientallen meters. Vaatplanten kunnen onderverdeeld worden in wolfsklauwen en biesvarens (Lycopsida), varenachtigen (Pteropsida) en zaadplanten (Spermatopsida) (zie tabel en de stamboom hiervoor onder Embryophyta). De zaadplanten vormen de grootste groep en kunnen worden onderverdeeld in naaktzadigen (Gymnospermae) en bedekt-



zadigen (Angiospermae). We volgen de nieuwste classificatie en fylogenie (stamboom) van de varenachtigen (PRYER ET AL. 2004, SMITH ET AL. 2006) en Angiospermae (APG III 2009), met als enig verschil dat Smith et al. (2006) de Pteropsida in drie klassen onderverdelen, hier gegeven als subcategorie. Deze classificatie wijkt maar op een paar punten af van die in de laatste Heukels' flora (VAN DER MEIJDEN 2005). Zie ook Chase &



Avondkokoeksbloem - *Silene latifolia*



Kamvaren - *Dryopteris cristata*



Blauwe knoop - *Succisa pratensis*



Brem - *Cytisus scoparius*



Eenbes - *Paris quadrifolia*



Moeraswolfsklauw - *Lycopodiella inundata*



Parnassia - *Parnassia palustris*



Gewone vogelmelk - *Ornithogalum umbellatum*



Eenstijlige meidoorn - *Crataegus monogyna*



Grote engelwortel - *Angelica archangelica*



Gelderse roos - *Viburnum opulus*



Bleke klaproos - *Papaver dubium*



Ratelpopulier - *Populus tremula*



Koningsvaren - *Osmunda regalis*



Grote lisdodde - *Typha latifolia*



Slanke sleutelbloem - *Primula elatior*



Maarts viooltje - *Viola odorata*



Lange creprijs - *Veronica longifolia*



Gewone brunel - *Prunella vulgaris*



Wilgenroosje - *Chamerion angustifolium*



Muskuskaasjeskruid - *Malva moschata*



Sint Janskruid - *Hypericum perforatum*



Knikkende distel - *Carduus nutans*



Ridderzuring - *Rumex obtusifolius*



Witte paardenkastanje - *Aesculus hippocastanum*



Rode klaver - *Trifolium pratense*



Klein warkruid - *Cuscuta epithymum*



Wilde reseda - *Reseda lutea*



Witte waterlelie - *Nymphaea alba*



Pilvaren - *Pilularia globulifera*



Zeewolfsmelk - *Euphorbia paralias*



Zomprus - *Juncus articulatus*



Witte waterranonkel - *Ranunculus ololeucos*

Reveal (2009) voor een iets in rangen afwijkende classificatie. Vaatplanten komen in het terrestrische en aquatische milieu algemeen voor en zijn minder talrijk in het mariene milieu. In Nederland worden ze in het mariene milieu eigenlijk alleen vertegenwoordigd door de in ondiepe kustwateren levende zeegrassen *Zostera*.

Cyclus

Er zijn twee hoofdgroepen te onderscheiden: sporenplanten en zaadplanten. Tot de sporenplanten horen de wolfsklauwen, biesvarens en varenachtigen (inclusief paardenstaarten), en zij verspreiden zich door middel van sporen. Deze sporen zijn uiterst klein en worden door de wind meegevoerd. De sporen worden langs ongeslachtelijke weg geproduceerd door de volwassen plant. De geslachtelijke voortplanting vindt plaats in een uit de spore gegroeid voortstadium (prothallium, de gametofyt). De flagellate geslachtscellen uit dit prothallium verplaatsen zich in water (vaak een natte bodem). Na bevruchting van de onbeweeglijke eicel in het prothallium groeit daaruit weer een nieuwe plant. Zaadplanten verspreiden zich door middel van zaden. De geslachtelijke voortplanting vindt niet plaats in een apart vrijlevend stadium maar in de zaadknoppen aan de plant zelf. Zaadplanten kunnen zowel een- als tweehuizig zijn. Bij eenhuizige planten komen op één plant zowel mannelijke als vrouwelijke (of tweeslachtige) voortplantingsorganen (bloemen) voor. Bij tweehuizige planten zitten er op één plant of mannelijke of vrouwelijke voortplantingsorganen. Het door de mannelijke voortplantingsorganen geproduceerde stuifmeel wordt meestal getransporteerd door wind of water, maar bij veel soorten vinden stuifmeeltransport en bestuiving plaats door tussenkomst van dieren. Meestal zijn dit insecten, maar ook bestuiving door vogels (met name op het zuidelijk halfrond) en vleermuizen (met name in de tropen) komt voor. Veel langlevende planten hebben ook strategieën om zich ongeslachtelijk (vegetatief) uit te breiden of te verspreiden. Vegetatieve uitbreiding vindt onder andere plaats door kruipende stengeldelen. Bovengronds kruipende stengels worden wel afleggers (stolonen) genoemd; ondergrondse stengels worden aangeduid met wortelstokken (rhizomen). Vegetatieve verspreiding vindt bij sommige soorten plaats door middel van broedknoppen of stengelfragmenten die zich los kunnen maken van de 'moederplant' en op nieuwe groeiplaatsen weer 'wortel kunnen schieten'. Er zijn grote verschillen in levensduur binnen de vaatplanten. Veel eenjarige soorten leven niet veel langer dan enkele maanden. Sommige bomen (bv. zomereik *Quercus robur*) worden echter honderden jaren oud. Bijzonder is dat zaad van sommige (veelal eenjarige) soorten in de bodem zeer lang kiemkrachtig kan blijven. Bij sommige van deze zogenaamde zaadbankvormers blijven de zaden tot enige tientallen jaren, of soms nog langer, kiemkrachtig.

Ecologie

De meeste vaatplanten hebben bladgroenkorrels waardoor ze met behulp van zonlicht van kooldioxide en water bouwstoffen kunnen maken (fotosynthese). Het voedsel – naast kooldioxide (uit de lucht) en water ook mineralen en sporenelementen – wordt in het algemeen via de wor-

tels uit de bodem opgenomen, maar bij water- en oeverplanten ook of overwegend uit het oppervlaktewater (ook via de bladeren). Enkele soorten vullen hun nutriëntenbehoefte aan doordat ze met behulp van bepaalde structuren kleine ongewervelden kunnen vangen en verteren, zoals zonnedauw *Drosera*, blaasjeskruid *Utricularia* en vetblad *Pinguicula vulgaris*. Vrijwel alle landplanten kennen een samenlevingsvorm met bodemschimmels (ecto- en endomycorrhizaschimmels), die heel specifiek is ontwikkeld bij met name orchideeën en langlevende soorten, zoals bomen en soorten uit de heifamilie (Ericaceae). Hierdoor kan de plant zijn 'wortelstelsel' vergroten en meer voedingsstoffen uit de bodem halen. De bodemschimmels ontvangen bouwstoffen van de plant. Sommige planten zijn parasieten en onttrekken water, voedingsstoffen en bouwstoffen aan andere planten. Parasieten bezitten zelf geen bladgroen en zijn geheel afhankelijk van hun gastheer; voorbeelden zijn onder andere bremrapen *Orobancha*. Halfparasieten beschikken wel over bladgroen en kunnen hun eigen bouwstoffen maken. Voorbeelden zijn ogentroost *Euphrasia*, ratelaar *Rhinanthus* en maretak *Viscum album*. Er zijn vele planten vervelend voor de mens. Voorbeelden zijn soorten die pollenallergie veroorzaken, giftig zijn voor de mens of landbouwhuisdieren, of woekeeren op plekken waar dat niet gewenst is, zoals op akkers of in waterafvoerende sloten. Op dit moment zijn slechts voor één soort beperkende maatregelen in de vorm van wetgeving getroffen. Bij het besluit aanwijzing van dier- en plantensoorten Flora- en faunawet van 28 november 2000 is in art. 14 vastgesteld dat het verboden is grote waternavel *Hydrocotyle ranunculoides* uit te planten, in bezit te hebben of te verhandelen.

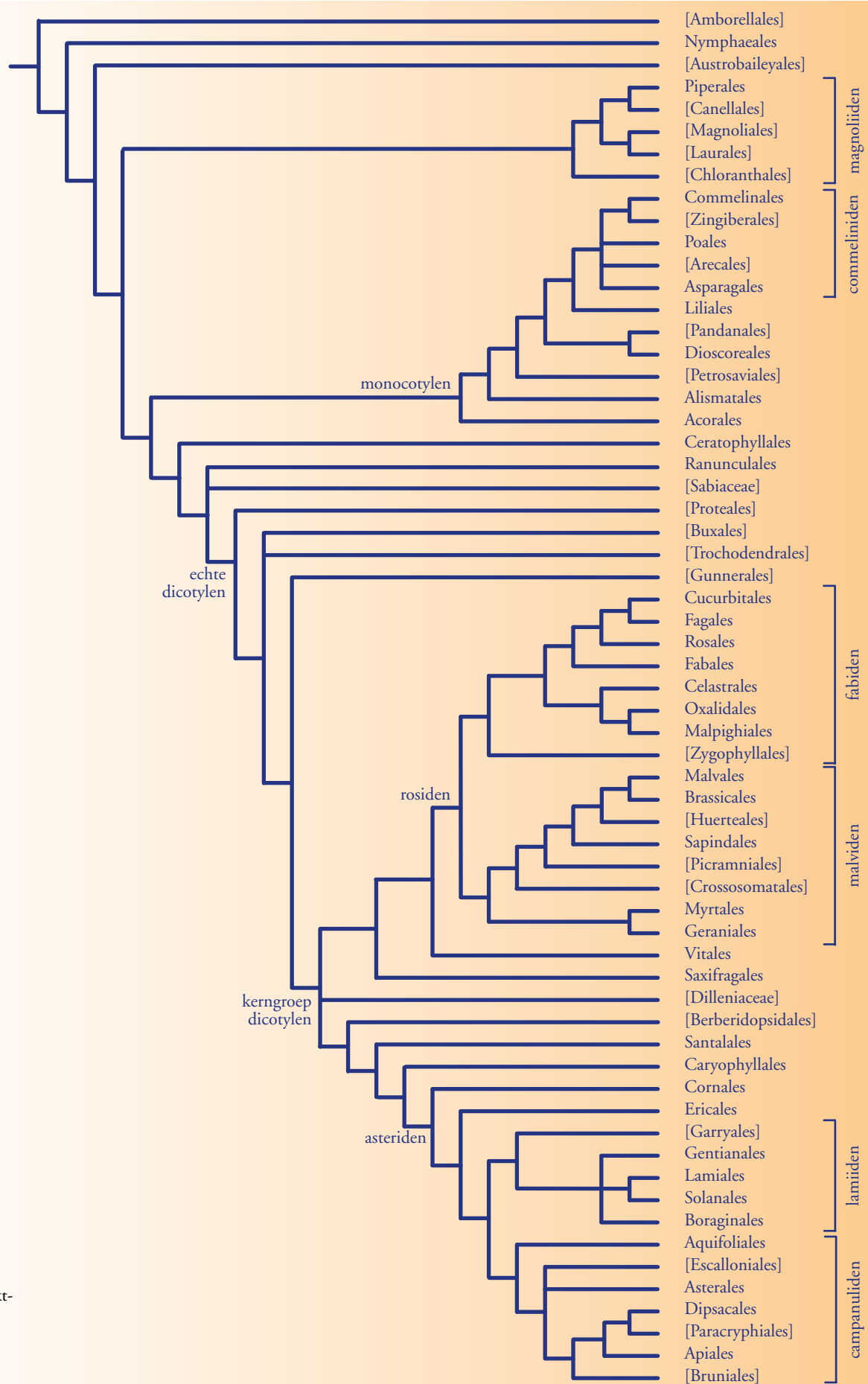
Vanzelfsprekend zijn planten (niet alleen vaatplanten, maar planten in brede zin) essentieel voor al het leven op aarde omdat zij aan de basis staan van de voedselketen (primaire producenten). Ook leveren ze allerlei producten, zoals voedsel (bv. graan, groenten, kruiden, vruchten, knollen, honing) en bouwmaterialen (bv. hout en riet). Plantenbegroeiing in bredere zin levert ook allerlei nuttige diensten: er wordt voortdurend zuurstof aangemaakt en kooldioxide opgenomen, fijnstof uit de lucht wordt weggevangen en de wortels zorgen ervoor dat bodemerose wordt ingeperkt. Planten in de natuur, het stedelijke gebied en de tuin bepalen in hoge mate het karakter van een plek. Met name bomen hebben een grote invloed op het microklimaat en kunnen in steden voor verkoeling zorgen. Planten en combinaties van plantensoorten (vegetatietypen) spelen een zeer belangrijke rol in het natuurbeleid en -beheer, mede vanwege hun functie als leefmilieu voor andere organismen. In Nederland komen drie vaatplanten voor waarvoor op grond van Europese regelgeving (de Habitatrichtlijn) speciale beschermingszones ingesteld dienen te worden: kruipend moerasscherm *Apium repens*, groenknolorchis *Liparis loeselii* en drijvende waterweegbree *Luronium natans*. Een vierde Habitatrichtlijnsoort, de zomerschroeforchis *Spiranthes aestivalis*, is inmiddels verdwenen uit ons land. Recent is er op een paar plaatsen klaverbladvaren *Marsilea quadrifolia* waargenomen. Mocht deze soort zich blijvend vestigen dan is Nederland een Habitatrichtlijnsoort rijker.

Tabel

Overzicht van de Nederlandse vaatplanten; de classificatie volgt Smith et al. (2006) en APG III (2009).

Klasse	Subcategorie	Orde	Familie	Nederlandse familienaam	Aantal soorten
Lycopsidea		Lycopodiales	Lycopodiaceae	Wolfsklauwfamilie	5
		Isoetales	Isoetaceae	Biesvarenfamilie	2
Pteropsida	Psilotidae	Ophioglossales	Ophioglossaceae	Addertongfamilie	3
		Equisetales	Equisetaceae	Paardenstaartenfamilie	10
	Polypodiidae	Osmundales	Osmundaceae	Koningsvarenfamilie	1
		Salviniales	Salviniaceae	Vlotvarenfamilie	3
			Marsileaceae	Pilvarenfamilie	1
	Polypodiales	Dennstaedtiaceae	Adelaarsvarenfamilie	1	
		Polypodiaceae	Eikvarenfamilie	3	
		Dryopteridaceae	Niervarenfamilie	13	
		Blechnaceae	Dubbellooffamilie	1	
		Onocleaceae	Bolletjesvarenfamilie	1	
		Aspleniaceae	Streepvarenfamilie	6	
		Thelypteridaceae	Moerasvarenfamilie	3	
	Woodsiaceae	Wijfjesvarenfamilie	4		
Spermatopsida	Gymnospermae	Coniferales	Pinaceae	Dennenfamilie	2
			Cupressaceae	Cipresfamilie	1
			Taxaceae	Taxusfamilie	1
Angiospermae	Nymphaeales	Nymphaeales	Cabombaceae	Cabombafamilie	1
			Nymphaeaceae	Waterleliefamilie	2
	Piperales	Aristolochiaceae	Pijpbloemfamilie	1	
	Acorales	Acoraceae	Kalmoesfamilie	1	
	Alismatales	Alismatales	Araceae	Aronskelkfamilie	10
			Butomaceae	Zwanenbloemfamilie	1
			Hydrocharitaceae	Waterkaardfamilie	7
			Alismataceae	Waterweegbreefamilie	6
			Scheuchzeriaceae	Scheuchzeriafamilie	1
			Juncaginaceae	Zoutgrasfamilie	2
			Ruppiaaceae	Ruppiafamilie	2
			Potamogetonaceae	Fonteinkruidfamilie	25
			Zosteraceae	Zeegrasfamilie	2
			Dioscoreales	Nartheciaceae	Beenbreekfamilie
	Liliales	Liliales	Melanthiaceae	Eenbesfamilie	1
			Liliaceae	Liefamilie	8
			Colchicaceae	Herfsttijloosfamilie	1
	Asparagales	Asparagales	Orchidaceae	Orchideeënfamilie	38
			Iridaceae	Lissenfamilie	3
			Asparagaceae	Aspergefamilie	17
			Amaryllidaceae (incl. Alliaceae)	Narcisfamilie	16
	Poales	Poales	Typhaceae (incl. Sparganiaceae)	Lisdoddefamilie	7
			Juncaceae	Russenfamilie	29
			Cyperaceae	Cypergrassenfamilie	94
			Poaceae	Grassenfamilie	139
	Commelinales	Pontederiaceae	Pontederiafamilie	1	
	Ceratophyllales	Ceratophyllaceae	Hoornbladfamilie	2	
	Ranunculales	Ranunculales	Berberidaceae	Berberisfamilie	3
			Ranunculaceae	Ranonkelfamilie	40
			Papaveraceae	Papaverfamilie	14
Saxifragales	Saxifragales	Grossulariaceae	Ribesfamilie	4	
		Crassulaceae	Vetplantenfamilie	9	
		Saxifragaceae	Steenbreekfamilie	5	
		Haloragaceae	Vederkruidfamilie	3	
Vitales	Vitaceae	Wijnstokfamilie	1		
Celastrales	Celastrales	Celastraceae (incl. Parnassiaceae)	Kardinaalsmutsfamilie	2	
		Oxalidales	Oxalidaceae	Klaverzuringfamilie	2
Malpighiales	Salicaceae	Wilgenfamilie	17		

Klasse	Subcategorie	Orde	Familie	Nederlandse familienaam	Aantal soorten
			Violaceae	Viooltjesfamilie	16
			Euphorbiaceae	Wolfsmelkfamilie	14
			Hypericaceae	Hertshooifamilie	10
			Linaceae	Vlasfamilie	2
			Elatinaceae	Glaskroosfamilie	3
	Cucurbitales		Cucurbitaceae	Komkommerfamilie	1
	Fabales		Fabaceae	Vlinderbloemenfamilie	63
			Polygalaceae	Vleugeltjesbloemfamilie	3
	Fagales		Fagaceae	Napjesdragersfamilie	6
			Myricaceae	Gagelfamilie	1
			Betulaceae	Berkenfamilie	6
			Juglandaceae	Okkernootfamilie	1
	Rosales		Rosaceae	Rozenfamilie	67
			Eleagnaceae	Duindoornfamilie	1
			Rhamnaceae	Wegedoornfamilie	2
			Ulmaceae	Iepenfamilie	4
			Cannabaceae	Hennepfamilie	1
			Moraceae	Moerbeifamilie	1
			Urticaceae	Brandnetelfamilie	4
	Geraniales		Geraniaceae	Ooievaarsbekfamilie	13
	Myrtales		Lythraceae	Kattenstaartfamilie	4
			Onagraceae	Teunisbloemfamilie	20
	Brassicales		Resedaceae	Resedafamilie	2
			Brassicaceae	Kruisbloemenfamilie	75
	Malvales		Malvaceae	Kaasjeskruidfamilie	10
			Cistaceae	Zonneroosjesfamilie	2
			Thymelaceae	Peperboompjesfamilie	1
	Sapindales		Sapindaceae	Zeepeboomfamilie	5
	Santalales		Santalaceae	Sandelhoutfamilie	2
	Caryophyllales		Droseraceae	Zonnedauwfamilie	4
			Plumbaginaceae	Strandkruidfamilie	3
			Polygonaceae	Duizendknoopfamilie	28
			Caryophyllaceae	Anjerfamilie	62
			Amaranthaceae	Amarantenfamilie	39
			Portulacaceae	Posteleinfamilie	5
			Phytolaccaceae	Karmozijsbesfamilie	2
	Cornales		Cornaceae	Kornoeljefamilie	3
	Ericales		Balsaminaceae	Balsemienfamilie	4
			Primulaceae	Sleutelbloemfamilie	14
			Ericaceae	Heifamilie	20
	Boraginales		Boraginaceae	Ruwbladigenfamilie	22
	Gentianales		Rubiaceae	Sterbladigenfamilie	17
			Gentianaceae	Gentiaanfamilie	13
			Apocynaceae	Maagdenpalmfamilie	4
	Lamiales		Oleaceae	Olijffamilie	3
			Scrophulariaceae	Helmkruidfamilie	11
			Verbenaceae	IJzerhardfamilie	1
			Lamiaceae	Lipbloemenfamilie	60
			Phrymaceae	Maskerbloemfamilie	1
			Orobanchaceae	Bremraapfamilie	22
			Plantaginaceae	Weegbreefamilie	50
			Lentibulariaceae	Blaasjeskruidfamilie	6
	Solanales		Solanaceae	Nachtschadefamilie	9
			Convolvulaceae	Windefamilie	10
	Aquifoliales		Aquifoliaceae	Hulstfamilie	1
	Asterales		Campanulaceae	Klokjesfamilie	16
			Menyanthaceae	Watergentiaanfamilie	2
			Asteraceae	Compositiefamilie	152
	Dipsacales		Adoxaceae	Muskuskruidfamilie	6
			Caprifoliaceae	Kamperfoeliefamilie	15
	Apiales		Araliaceae	Klimopfamilie	3
			Apiaceae	Schermbloemenfamilie	54



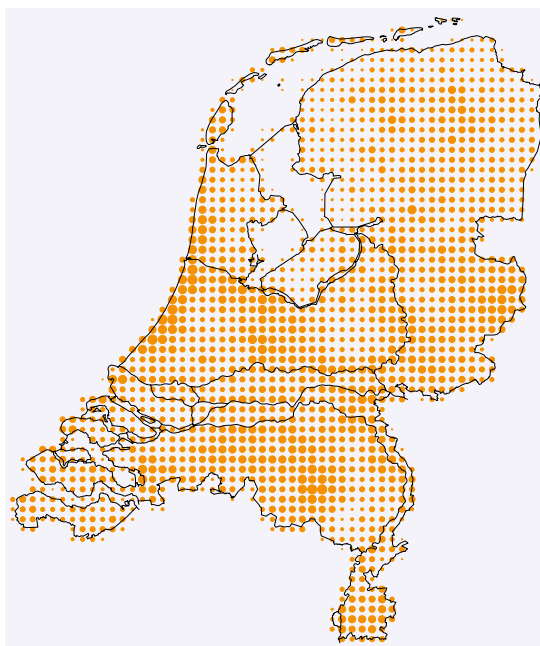
▶ Stamboom van de bedektzadigen (Angiospermae) volgens APG III (2009).

Diversiteit

In totaal zijn er zo'n 281.600 soorten beschreven in de wereld (1000 wolfsklauwen, 11.000 varenachtigen en 269.600 zaadplanten), terwijl er naar verwachting nog zo'n 80.000 soorten ontdekt kunnen worden (CHAPMAN 2009). In Nederland komen 1581 gevestigde vaatplantsoorten voor: zeven wolfsklauwen, 50 varenachtigen en 1524 zaadplanten. Hiervan zijn er 247 exoot (VAN DER MEIJDEN 2005). Daarnaast komen er in de groene ruimte minstens 527 niet-gevestigde soorten voor. Hierbij moet de aantekening geplaatst worden dat het onmogelijk is om een volledige lijst van alle geïntroduceerde (tuin)planten te krijgen. Het gaat om enkele duizenden soorten, dus het aantal niet-gevestigde soorten is zeker te laag. Het is onmogelijk om te voorspellen welke tuinplanten als potentieel verwilderend zijn aan te merken en dus kunnen schattingen voor nog te verwachten soorten niet gemaakt worden. Binnen Nederland komen geen echte endemen voor. Van een beperkt aantal soorten ligt wel een aanzienlijk deel (>10%) van het Europese areaal binnen onze landsgrenzen. Het betreft hier onder andere heidemelkvioltje *Viola persicifolia* var. *lactaeoides*, spindotterbloem *Caltha palustris araneosa*, driernervige zegge *Carex trinervis* en zinkvioltje *Viola lutea calaminaria* (JANSEN ET AL. 2007). Diverse ondersoorten, variëteiten en microsoorten zijn van Nederlands materiaal beschreven, zoals de spindotterbloem *Caltha palustris araneosa*. Daarnaast zijn door Linnaeus planten beschreven op basis van Nederlands materiaal; het gaat hier waarschijnlijk om tientallen soorten, waarvan de type-exemplaren zijn opgeslagen in buitenlandse herbaria.

Voorkomen

Standplaatsen met niet te voedselrijke en niet te zure bodems zijn over het algemeen het soortenrijkst. Soortenrijke gebieden zijn onder andere de duinen, Zuid-Limburg en het rivierengebied (gegevens FLORON). Niet alleen binnen natuurgebieden maar ook binnen de restanten van het oude kleinschalige agrarische cultuurlandschap, met zijn vele half-natuurlijke vegetaties (bv. blauwgraslanden en kalkgraslanden), kunnen hoge aantallen soorten worden gescoord. Ook binnen het stedelijk gebied, waar relatief veel soorten inburgeren, worden tegenwoordig hoge soortenaantallen gehaald. Per km² ligt het maximaal aantal gevonden soorten in Nederland ruim boven de 500 (gegevens FLORON). Dergelijke aantallen worden in het algemeen gevonden in gebie-



▲ Aantal waargenomen soorten vaatplanten per 5x5 km tot en met 2009. Lineair geschaald; grootste stip: 790-998 soorten. Bron: FLORON.

den met een grote variatie aan biotopen en bodemeigenschappen. In sommige biotopen worden hoge aantallen per m² vegetatie gevonden. In de Zuid-Limburgse kalkgraslanden en in sommige schrale duingraslanden kunnen wel 40 soorten op één vierkante meter gevonden worden. Vanaf 1900 zijn door biotoopvernietiging, verzuring, vermessing en verdroging ongeveer 42 soorten verdwenen (TAMIS ET AL. 2009A), vanaf 1758 zijn dat er weinig méér. Er zijn in de laatste decennia diverse eerder als verdwenen gekwalificeerde soorten (VAN DER MEIJDEN & GILLIS 1995) teruggevonden. Er zijn daarnaast 43 soorten aangemerkt als soorten die in de laatste 25 jaar van de twintigste eeuw zijn ingeburgerd (TAMIS ET AL. 2004); sinds deze publicatie is er zeker nog een tiental nieuwe soorten ingeburgerd geraakt (TAMIS ET AL. 2009A, B. Odé pers. obs.). Klimaatverandering, een toename van het oppervlakte stedelijk gebied en introducties door mensen zijn hier de oorzaken van. Daarnaast heeft een toename in inventarisatie-activiteiten geleid tot de ontdekking van enkele 'nieuwe' soorten voor Nederland.

Determinatie

LAMBINON & DE LANGHE 1998, VAN DER MEIJDEN 2005, EGGELTE 2007, BLAMEY ET AL. 2010.

Eukarya (domein) ► Chromalveolata (supergroep)

CHROMALVEOLATA

ERIK J. VAN NIEUKERKEN

NEDERLAND ca. 3000 gevestigd (waarvan ruim 25 exoten),
nog ca. 1100 verondersteld
WERELD ca. 37.835 beschreven



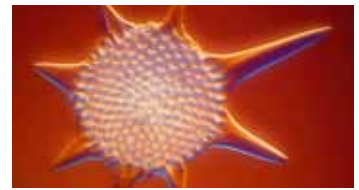
Hacrobia



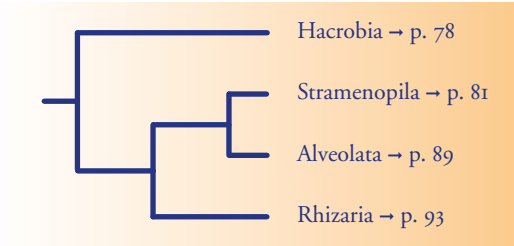
Stramenopila



Alveolata



Rhizaria



Deze supergroep omvat vooral veel eencellige vormen, zowel autotrofe (met fotosynthese) als heterotrofe ('protozoën'), maar ook meercellige wieren zoals de bruinwieren. Er zijn geen morfologische kenmerken die deze groep als

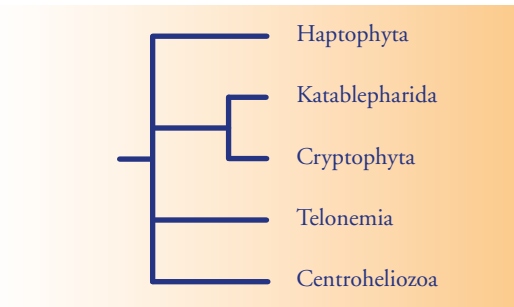
geheel karakteriseren, de verwantschappen zijn geheel gebaseerd op onderzoek aan de ribosomale en nucleaire genen (BURKI ET AL. 2007, 2008, HACKETT ET AL. 2007). Niet uit alle studies komt naar voren dat de Rhizaria ook in deze groep thuishoren, en in sommige studies zijn de Hacrobia zustergroep van de planten (BURKI ET AL. 2008, HAMPL ET AL. 2009). In alle groepen, behalve de Rhizaria, komen chloroplasten voor die zijn verkregen door secundaire endosymbiose, namelijk door de opname van een eencellig roodwier (KEELING 2009). In sommige gevallen is die chloroplast sterk gereduceerd of alleen nog te vinden als resten van het genoom. Vier grote groepen worden onderscheiden: Hacrobia, Stramenopila, Alveolata en Rhizaria.

Chromalveolata (supergroep) ► Hacrobia

HACROBIA

ERIK J. VAN NIEUKERKEN

NEDERLAND ca. 185 gevestigd, nog ca. 20 verondersteld
WERELD ca. 800 beschreven



Een grote groep van eencellige organismen: flagellaten, amoëboiden en eencellige algen. Er zijn zowel soorten met een autotrofe als met een heterotrofe levenswijze. De samenhang van de groepen Haptophyta, Katablepharidae, Cryptophyta (of Cryptomonadida), Telonemia en Centroheliozoa is pas recent onderkend op grond van DNA-analyses (KEELING 2009, OKAMOTO ET AL. 2009, SHALCHIAN-TABRIZI ET AL. 2006). De naam Hacrobia voor deze groep dateert van 2009 (OKAMOTO ET AL. 2009). De Haptophyta en Cryptophyta worden hieronder apart besproken, de andere groepen zijn veel minder bekend en volgen hier kort.

zijn verschillende soorten voor Nederland te verwachten (OKAMOTO 2009).

TELONEMIA

Wereldwijd twee beschreven soorten. Heterotrofe flagellaten. Pas kort geleden is gebleken dat het genus *Telonema* een aparte groep binnen de Hacrobia vormt. Deze soorten werden daarom in een eigen fyllum geplaatst (SHALCHIAN-TABRIZI ET AL. 2006). Uit analyses van 'environmental sampling' blijkt dat de groep in een groot aantal soorten (gerepresenteerd door verschillende DNA-sequenties) over de hele wereld voorkomt in zee en in zoet water, en onder andere is waargenomen bij Helgoland (Duitsland), in Denemarken en in het Kanaal (SHALCHIAN-TABRIZI ET AL. 2007). Het voorkomen in Nederland, of in elk geval de aangrenzende Noordzee, is dus te verwachten.

►► *Actinosphaerium eichborni*
(Centroheliozoa)



CENTROHELIOZOA - ZONNEDIERTJES

Wereldwijd 76 beschreven soorten. Eencelligen met in-trekbare axopodia: filamenteuze pseudopodiën die gesteund worden door 'microtubuli', gerangschikt in zes- of driehoeken. Zonnediertjes leven in zoet water. Deze groep omvat drie families van de vroegere 'Heliozoa' of zonnediertjes: Acanthocystidae, Heterophryidae en Raphidio-

phryidae. Andere voormalige zonnediertjes behoren nu tot de Cercozoa en verschillende andere groepen (NIKOLAEV ET AL. 2004). Er zijn 35 soorten Centroheliozoa uit Nederland gemeld (PAGE & SIEMENSMA 1991, SIEMENSMA 1981). *Acanthocystis dresscheri*, *Pterocystis pteracantha*, *P. anapoda*, *P. raineri* en *Raphidiophrys capitata* zijn beschreven aan de hand van Nederlands materiaal.

Chromalveolata (supergroep) ► Hacrobia ► Haptophyta (fyllum)

HAPTOPHYTA (PRYMNESIOPHYTA)

REINOUW P.T. KOEMAN & JAN SIMONS

NEDERLAND ca. 150 gevestigd, nog 20 verwacht
WERELD ca. 500 beschreven

Eencellige en soms kolonievormende flagellaten. De twee gladde flagellen zijn apicaal ingeplant. Tussen de twee flagellen bevindt zich een derde flagelachtige draad (haptone-ma) die korter of langer is dan de flagellen. De celwand is meestal bezet met organische schubjes in één tot drie lagen. Bij de orde van de Coccolithophoridae zijn deze schubjes verkalkt en voorzien van velerlei structuren. De chloroplasten bevatten pigmenten die erg lijken op die van de Heterokontophyta, maar de structuur van de cellen is verschillend, zodat de groep als apart fyllum wordt beschouwd (ANDERSEN 2004). De Haptophyta worden in het algemeen onderverdeeld in twee klassen: de Pavlovophyceae en de Prymnesiophyceae. Het overgrote deel van de soorten is marien, enkele soorten leven in brak of zoet water.

Cyclus

Voor zover bekend hebben de soorten een diplobiontische cyclus, waarbij een zelfstandige diploïde geflagelleerde fase (sporofyt) afwisselt met een haploïde fase (gametofyt) die vaak bentisch is en draadvormig of coccaal. Er zijn ook soorten waarbij beide fasen geflagelleerd zijn.

Ecologie

Heel veel soorten zijn mixotroof, dat wil zeggen dat ze autotroof en heterotroof-fagotroof (voeding door opname van organische deeltjes) zijn. De pigmentatie voor de fotosynthese bestaat uit chlorofyl-a, -c1, -c2 en fucoxanthine dat de bruin(gele) kleur geeft. Met het haptone-ma worden organische deeltjes opgevangen en vervolgens naar een voedingsvacuole achter in de cel geleid. De belangrijkste reservestof is chrysolaminarine. Haptophyta kunnen soms een giftige algenbloei veroorzaken door de uitstoot van toxische stoffen. *Prymnesium parvum*, die in zwak brakke plassen (bv. de Botshol, UT) voorkomt, kan bij massaal voorkomen vissterfte veroorzaken. Het massaal voorkomen van *Phaeocystis*-soorten aan de kust – en met name *P. globosa*, onder bepaalde nutriëntencondities in windrijke omstandigheden in het voorjaar – kan tot onaangename schuimvorming op het strand leiden. Dit wordt veroorzaakt doordat de kolonies met polysaccharidematrix uiteengeslagen worden en 'opgeplopt' tot schuimige massa's. Deze negatieve zaken vallen in het niet bij het nut van Haptophyta. Deze algen vormen een aanzienlijk bestanddeel van het nanoplankton (celgrootte 2-20 µm) in de zeeën en oceanen en spelen dus een zeer grote rol als basis van mariene voedselketens. Ook zijn ze van groot belang voor de wereldwijde stoffencyclus van met



◀ *Rhipidodendron splendidum*

name koolzuur en kalk en zijn dus betrokken bij groot-schalige klimaatprocessen en geologische formaties. Dit is vooral het geval bij de soortenrijke orde der coccolieten (Coccolithophoridae) die kalk(CaCO₃)-schaaltjes vormen en enorme witte bloeien kunnen vormen (bv. *Emiliana huxleyi*) en op sommige plekken verantwoordelijk zijn (en waren) voor een groot gedeelte van de zeebodenvorming. De afzettingen uit het Krijt (zoals de krijtrotsen bij Dover) bestaan voor een groot deel uit de skeletten van coccolieten. Soorten als *Pavlova lutheri* en *Isochrysis*-soorten worden gebruikt als efficiënte voedselbron in de aquacultuur.

Diversiteit

Wereldwijd zijn er ongeveer 500 beschreven soorten (SPEER 1995). In Nederland komen ongeveer 150 soorten voor, maar hiervan is slechts een beperkt deel op naam gebracht (KOEMAN ET AL. 2009). Naast de al waargenomen nog te determineren soorten, gaat een voorzichtige schatting uit van nog 20 onontdekte soorten voor Nederland.

Voorkomen

Het overgrote deel van de soorten is marien. In de Noord-zee komen de meeste soorten wat verder uit de kust voor dan bijvoorbeeld kiezelwieren. In het Nederlandse deel wordt even ten noorden van de Waddeneilanden de hoogste diversiteit aangetroffen. Voor de Zeeuwse kust is de diversiteit veel lager. Wel dicht bij de kust komt de geflagelleerde en kolonievormende soort *Phaeocystis globosa* voor. Deze soort (of in elk geval de schuimvorming) lijkt de laatste jaren minder voor te komen, mogelijk door vermindering van de nutriëntenbelasting van het kustwater doordat de grote rivieren Rijn en Maas voor een verminderende

aanvoer van nutriënten zorgen. Over de zoetwatersoorten is vrijwel niets bekend; er zijn ongeveer vijf soorten te verwachten (JOHN ET AL. 2002).

Determinatie

GREEN & LEADBEATER 1994, TOMAS 1997, CROS & FORTUÑO 2002, HOPPENRATH ET AL. 2009, KRABERG ET AL 2010.

Chromalveolata (supergroep) ► Hacrobia ► Cryptophyta (fylum)

CRYPTOPHYTA

JAN SIMONS

Een kleine groep van eencellige flagellaten (7-80 µm). Er zijn twee ongeveer even lange flagellen, elk of één met zijhaartjes, apicaal of lateraal ingeplant aan de basis van een depressie (gullet). Op de flagellen, en soms ook op de celmembraan, bevinden zich organische schubjes. Vlak onder de celmembraan bevinden zich de zogenaamde ejectisomen: microharpoentjes die uitgeschoten worden bij irritatie van de cel. Er is een nieuwe taxonomie in ontwikkeling die gebruik maakt van DNA-sequenties en ultrastructuurkenmerken. Cryptophyta leven zowel in zoete als in zoute wateren.

Cyclus

Er is alleen ongeslachtelijke voortplanting bekend door simpele deling van een cel.



Cryptomonas

te midden van kiezelwieren

NEDERLAND ca. 20 verondersteld

WERELD ca. 200 beschreven

Ecologie

Cryptophyten zijn mixotroof; ze zijn dus zowel heterotroof en 'eten' bacteriën op, als foto-autotroof waarbij de fotosynthese gebeurt met verschillende pigmenten: chlorofyl-a en -c2 en rode en blauwe fycobilineen.

Diversiteit

Wereldwijd zijn er 200 soorten beschreven (GUIRY & GUIRY 2010). In Nederland is het aantal soorten onbekend maar wordt verondersteld op ongeveer 20 (op basis van JOHN ET AL. 2002).

Voorkomen

De meeste soorten leven in zoete binnenwateren, zowel in voedselarme als voedselrijke situaties. Er zijn slechts enkele mariene soorten. Bepaalde (niet-Nederlandse) soorten kunnen onder zeer extreme omstandigheden leven, zoals in Antarctische zoetwatermeren en bergmeren en bij lage lichtintensiteiten (LEE 2008). Er is zeer weinig bekend over Nederlandse Cryptophyta. Dit komt onder andere omdat de soorten lastig te determineren zijn. Met een lichtmicroscop zijn de soorten moeilijk te onderscheiden en bovendien schieten levende exemplaren in een preparaat snel door het beeld.

Determinatie

JOHN ET AL. 2002, LINNE VON BERG & MELKONIAN 2003.

Chromalveolata (supergroep) ► Stramenopila

STRAMENOPILA

ERIK J. VAN NIEUKERKEN, JAN SIMONS, ARTHUR DE COCK & HERRE STEGENGA

NEDERLAND ca. 2000 gevestigd (waarvan enkele exoten),

nog ca. 1050 verondersteld

WERELD ruim 19.350 beschreven



Waterschimmels - Oomycota



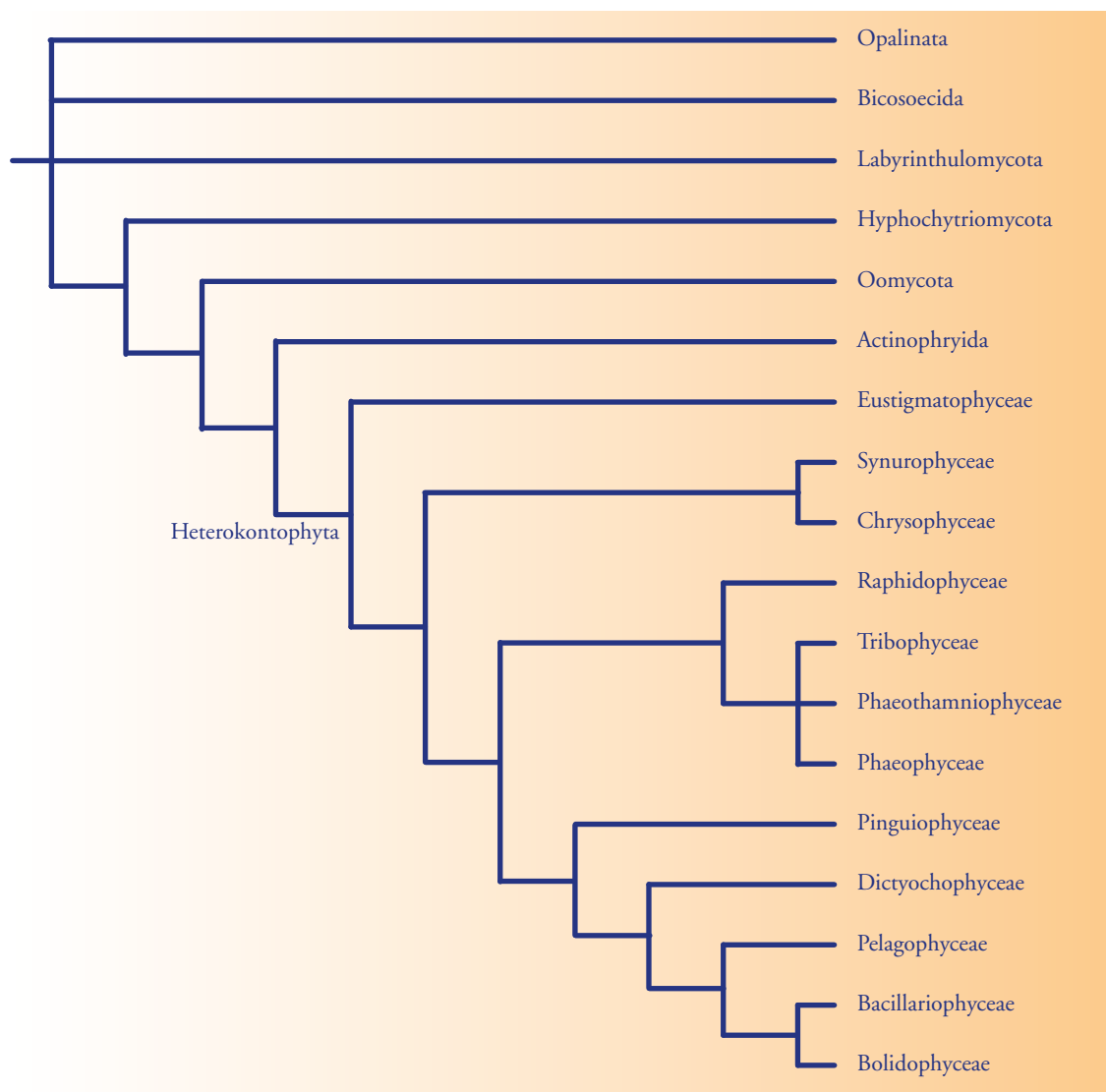
Heterokontophyta

De Stramenopila (of Straminipila, Stramenopiles) omvatten zowel eencellige als meercellige organismen, waarbij zelfs reuzenvormen voorkomen, zoals het bruinwier 'giant kelp' (*Macrocystis*) van de Pacifische kusten, dat tientallen meters lang kan worden. De Stramenopila hebben twee flagellen die ongelijk van lengte en structuur zijn (heterokont): er is een langere en, min of meer loodrecht daarop, een kortere. Meestal heeft de langere flagel aan twee zijden ingeplante gelede haren, bij de waterschimmels is dat de kortere flagel. De inplanting van de flagellen is subapicaal tot lateraal. De ultrastructuur en vorm van de flagellen is het beste morfologische kenmerk dat de groep karakteriseert, naast DNA-overeenkomsten. Zie voor de classificatie en stamboom de publicatie van Bailey (2010). De Stramenopila bestaan uit een grote monofyletische groep bruin gekleurde wieren, de Heterokontophyta (o.a. bruinwieren en kiezelwieren) en een aantal eencellige groepen zonder

bladgroen of andere pigmenten (heterotrofe organismen). Deze kleine groepen werden vroeger ten dele ondergebracht bij de Protozoa (Opalinata, Bicosoecida en Actinophryida) of bij de schimmels (Labyrinthulomycota, Hyphochytriomycota en Oomycota). De Oomycota en Heterokontophyta worden hierna apart behandeld, terwijl de andere groepen hier kort worden besproken.

OPALINATA

Wereldwijd circa 200 beschreven soorten. Endocommensale flagellaten waarbij de cel bedekt is met een rij korte flagellen. Deze flagellen lijken op cilia, waardoor deze organismen eerst werden aangezien voor ciliaten (Ciliophora). Ze missen echter de kenmerkende dubbele celkern (nucleus) en de structuur van de flagellen is wezenlijk anders dan van cilia. Opalinata leven vooral in kikkers en padden maar ook in sommige vissen en reptielen. Op



grond van het voorkomen van de gastheren zijn in Nederland ten minste circa tien soorten te veronderstellen. Een andere naam voor het fyllum is Slopalinida. Voor meer informatie wordt verwezen naar Delvinquer & Patterson (2000).

BICOSOECIDA

Wereldwijd 72 beschreven soorten. Heterotrofe heterokonten flagellaten die in zee en zoet water leven. Deze flagellaten bezitten meestal een lorica (soort huisje) en zijn vastgehecht aan het substraat met een van de flagellen. Circa tien soorten van het genus *Bicosoeca* zijn uit zoete wateren in Nederland gemeld (DRESSCHER 1976). De twee mariene genera *Cafeteria* en *Pseudobodo* zijn kosmopoliet en in Nederland te verwachten.

LABYRINTHULOMYCOTA - SLIJMNETTEN

Wereldwijd 56 beschreven soorten. In zee levende heterotrofe eencelligen die zoösporen produceren. Het zijn saprofyten of parasieten op vaatplanten, algen en schimmels. *Labyrinthula zosterae* is de beruchte parasiet van zeegras *Zostera* die verantwoordelijk was voor het afsterven van de zeegrasvelden in de Waddenzee in de jaren 1930.

HYPHOCHYTRIOMYCOTA -

BOLLETJESSLIJMSCHIMMELS

Wereldwijd 24 beschreven soorten. Deze kleine groep van organismen, ook wel aangeduid als Hyphochytriomycota, is verwant aan de waterschimmels (Oomycota). De vegetatieve voortplanting vindt plaats door middel van zoösporen met één naar voren gerichte flagel met twee rijen haartjes; de tweede flagel is afwezig. Het thallus is meestal simpel en *Chytridium*-achtig, compleet met rhizoïden; soms wordt een soort mycelium gevormd. Bolletjesslijmschimmels zijn parasitair op schimmels, zoetwater- en zeevieren of saprofytisch op planten- en insectenresten. Vroeger werden de bolletjesslijmschimmels tot de basale schimmels gerekend. De in Nederland voorkomende soorten zijn niet goed bekend.

ACTINOPHRYIDA

Wereldwijd vier beschreven soorten. Eencelligen die vroeger tot de zonnediertjes ('Heliozoa') gerekend werden. Het zijn vrijlevende predatoren in zoet en brak water. Van de vier beschreven soorten zijn er uit Nederland drie gemeld in de genera *Actinophrys* en *Actinosphaerium* (PAGE & SIEMENSMA 1991, SIEMENSMA 1981).

Chromalveolata (supergroep) ► Stramenopila ► Oomycota (fylum)

OOMYCOTA - WATERSCHIMMELS

ARTHUR DE COCK

De Oomycota is een groep van saprofytisch en parasitair levende organismen waarvan de meeste een netwerk van kleurloze hyfen vormen zoals schimmels. Ze werden daarvoor vroeger (en om praktische redenen nu vaak nog) tot de schimmels gerekend. Fylogenetisch zijn ze echter helemaal niet aan de echte schimmels verwant. Ze onderscheiden zich van schimmels in hun vegetatieve en geslachtelijke voortplanting. De waterschimmels onderscheiden zich verder van de echte schimmels door hun celwandsamenstelling (cellulose en glucanen) en het feit dat het thallus diploïd is en coenocytisch (geen dwarswanden in de hyfen). Een systematiek van de Oomycota die gebaseerd is op moleculair onderzoek is op dit moment nog niet voorhanden. Wel is duidelijk dat er twee grote groepen zijn: de Saprolegniomycetidae en de Peronosporomycetidae. Daarnaast is er nog een groep van waterschimmels die meestal geen uitgebreid mycelium vormen, maar een beperkt thallus dat bestaat uit een of enkele (coenocytische) segmenten: de orde van de Lagenidiales. Sommige soorten van deze orde sporuleren zoals *Pythium* en worden daarom verondersteld verwant te zijn aan dit genus. Waterschimmels leven in zoet water, zee en op land.

Cyclus

De vegetatieve voortplanting geschiedt door middel van zoösporen die twee flagellen bezitten conform de synapomorfie van de Stramenopila: een lange, gladde, naar achter gerichte flagel die zorgt voor de voortbeweging en een korte naar voren gerichte flagel die voorzien is van twee rijen haartjes en die dient als roer. De zoösporen kunnen actief naar een substraat of waard toezwemmen (chemotaxis). De geslachtelijke voortplanting vindt plaats door oögamie: een vorm van gametangiogamie waarbij het vrouwelijke gametangium (oögonium) een of meer oöferen ('eieren') bevat die door kernen uit het mannelijk

NEDERLAND ca. 130 gevestigd (waarvan 7 exoten)
WERELD ca. 1000 beschreven

gametangium (antheridium) worden bevrucht. De bevruchte oöferen ontwikkelen een dikke wand en vormen ruststadia (oösporen).

Ecologie

De Saprolegniomycetidae omvat voornamelijk saprofyten en parasieten die in water leven. Bekende voorbeelden zijn *Saprolegnia*-soorten zoals *S. ferax*, die vissen kunnen aantasten en *Aphanomyces astaci*, de veroorzaker van de kreeftenpest. Andere *Aphanomyces*-soorten zijn veroorzakers van plantenziekten (*A. euteiches* op erwten en *A. cochlioides* op suikerbiet).

De Peronosporomycetidae omvat de meer terrestrische waterschimmels waaronder vele economisch zeer belangrijke plantpathogenen. De bekendste is wel *Phytophthora infestans*, de veroorzaker van de aardappelziekte, die in 1845 in Europa geïntroduceerd werd. Het gevolg was vooral in Ierland dramatisch: 90% van de oogst mislukte waardoor ruim een miljoen mensen stierven en miljoenen anderen noodgedwongen emigreerden. Nog altijd is deze ziekteverwekker niet onder controle. Maar er zijn vele andere *Phytophthora*-soorten die enorme schade veroorzaken als plantpathogenen, schade die jaarlijks wereldwijd in de miljarden loopt. In Nederland komt een aantal *Phytophthora*-soorten voor dat waarschijnlijk meegekomen is met geïmporteerde planten en die vanwege hun (sub)tropische herkomst alleen in kassen kunnen overleven. Andere genera in de Peronosporomycetidae die vele plantpathogenen omvatten zijn *Pythium* en *Peronospora*. De laatste behoort tot de valse meeldauw, een groep obligate parasieten die zodanig aan het terrestrische leven zijn aangepast dat sommige genera geen zoösporen meer vormen. Lagenidiales zijn meestal parasieten van lagere dieren en planten.

Diversiteit

Wereldwijd zijn ongeveer 1000 soorten beschreven (KIRK ET AL. 2008). In Nederland zijn momenteel ongeveer 130 gevestigde soorten bekend, waarvan zeven exoten (A. de Cock pers. obs.).

Voorkomen

Waterschimmels leven op de waardplant of gastheer zowel in zoet, brak en zout water als terrestrisch, maar ook vrijlevend. Er zijn verder te weinig gegevens beschikbaar over patronen in geografische soortenrijkdom of voor- of achteruitgang.

Determinatie

VAN DER PLAATS-NITERINK 1981, DICK 1990, 2001, STAMPS ET AL. 1990, JOHNSON ET AL. 2002, GALLEGHLY & HONG 2008.

►
Phytophthora cactorum



Chromalveolata (supergroep) ▶ Stramenopila ▶ Heterokontophyta (fylum)

HETEROKONTOPHYTA

JAN SIMONS & HERRE STEGENGA

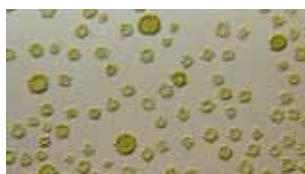
NEDERLAND ca. 1850 gevestigd (waarvan enkele exoten),
nog ca. 1040 verondersteld

WERELD ca. 18.000 beschreven

Een- of meercellige bruینگekleurde wieren. De chloroplasten van de Heterokontophyta lijken te zijn ontstaan uit roodwieren (secundaire endosymbiose), in plaats van uit een prokaryotische cyanobacterie (primaire endosymbiose) zoals wel het geval is bij de Plantae. De pigmenten zijn chlorofyl-a, -c1 en -c2 (en soms ook -c3 en -e), en van de accessoire pigmenten is het carotenoïd fucoxanthine het belangrijkste. Dit fucoxanthine maskeert het groene chlorofyl waardoor de heterokonte algen meestal een bruine of geelbruine kleur hebben. De belangrijkste reservestof is het olieachtige chrysolaminarine. In totaal worden momenteel 12 klassen onderscheiden (ANDERSEN 2004, LEE 2008), die alle in Nederland vertegenwoordigd zijn.

Zes van deze 12 klassen (de Eustigmatophyceae met wereldwijd 35 beschreven soorten, Raphidophyceae met 23 beschreven soorten, Pinguiphyceae met zes beschreven soorten, Dictyochophyceae met 44 beschreven soorten, Pelagophyceae met tien beschreven soorten, Bolidophyceae met twee beschreven soorten) omvatten soortenarme groepjes eencellige flagellaten, en omdat de Nederlandse situatie

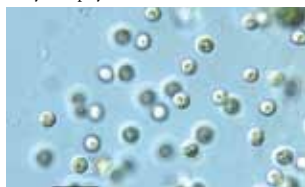
hiervan niet goed bekend is, worden deze hier niet verder behandeld. De zes klassen waarvoor de Nederlandse situatie wel bekend is worden wel nader besproken: goudwieren (Chrysophyceae & Synurophyceae), geelgroene algen (Tribophyceae), Phaeothamniophyceae, bruinwieren (Phaeophyceae) en de diatomeeën of kiezelwieren (Bacillariophyceae).



Goudwieren - Chrysophyceae & Synurophyceae



Geelgroene algen - Tribophyceae



Phaeothamniophyceae



Kiezelwieren - Bacillariophyceae



Bruinwieren - Phaeophyceae

Chromalveolata (supergroep) ▶ Stramenopila ▶ Heterokontophyta (fylum) ▶ Chrysophyceae & Synurophyceae (klassen)

CHRYSOPHYCEAE & SYNUROPHYCEAE - GOUDWIJEREN

JAN SIMONS

NEDERLAND 18 gevestigd, nog ca. 100 verondersteld

WERELD ca. 660 beschreven

Deze 'microalgen' zijn eencellige of kolonievormende flagellaten en leven planktonisch. Er zijn kolonievormende soorten (bv. *Dinobryon*) waarbij de cellen in een stevig omhulsel (lorica) leven. Er zijn ook bentische soorten, waarbij de flagellen ontbreken of omgevormd zijn tot borstels (setae). Veel soorten, vooral binnen de Synurophyceae, hebben uitsteeksels en/of kiezelplaatjes op de buitenkant van de celmembraan. Chrysophyceae en Synurophyceae zijn nauw verwant en werden voorheen ook in één klasse geplaatst: de Chrysophyceae. De belangrijkste verschillen tussen deze twee klassen betreffen de inplanting van de twee flagellen: loodrecht op elkaar bij de Chrysophyceae en evenwijdig aan elkaar bij de Synurophyceae. Bij de Synurophyceae bevinden zich op de celwand ook altijd kiezelplaatjes. Er zijn ook systemen waarbij deze twee klassen in één fylum zitten: de Chrysophyta. Goudwieren zijn met name in zoet water te vinden, minder soorten zijn bekend uit het mariene en brakke milieu.

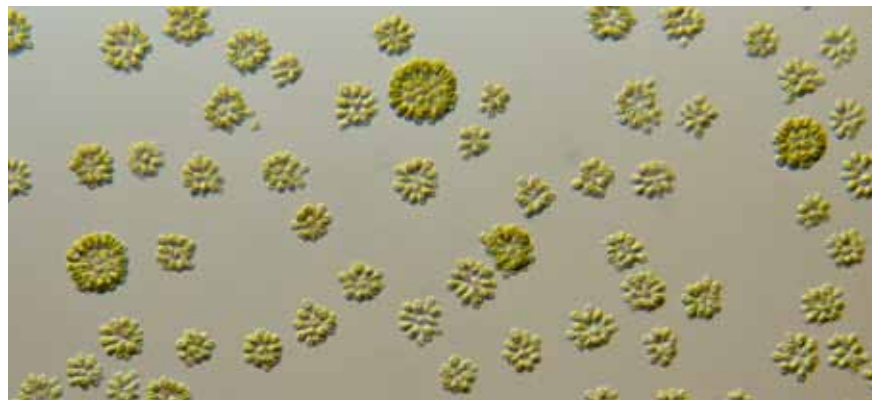
Cyclus

De levenscyclus is haplont, dat wil zeggen dat de ene vegetatieve fase haploïd is. Van veel soorten zijn cysten (stato-sporen) bekend, een ruststadium dat zeer lang kiemkracht kan behouden. Cysten hebben een bolvormige structuur met een kiezelwand en één porie met stop en vaak met wratjes of andersoortige uitsteeksels. Deze cysten kunnen

bij geslachtelijke voortplanting gevormd worden uit de zygote (fusiecel van de gameten, dan veelal zygospore genoemd) of ongeslachtelijk binnen een vegetatieve cel.

Ecologie

De goudwieren zijn foto-autotroof, fagotroof of mixotroof (zowel auto- als heterotroof). De foto-autotrofe soorten gebruiken voor de fotosynthese chlorofyl-a, -c of -e en verscheidene carotenoïden, zoals fucoxanthine, als accessoire pigmenten. Fucoxanthine zorgt voor een goudgele of -bruine kleur. Fagotrofie is een vorm van heterotrofie, waarbij hele dierlijke of plantaardige micro-organismen opgenomen en

▼
Synura uvella

verteerd kunnen worden. Bij *Dinobryon* kan de opgenomen 'prooi' zelfs aanzienlijk groter zijn dan de opnemende cel.

Diversiteit

Wereldwijd zijn circa 660 soorten beschreven (GUIRY & GUIRY 2010), terwijl er waarschijnlijk meer dan 1000 soorten zijn (WAGGONER 1995). Het aantal Nederlandse soorten is niet goed gedocumenteerd, met name betreffende de planktonische soorten. De bentische soorten zijn wel goed gedocumenteerd. Zo zijn acht bentische soorten van de Chrysophyceae gepresenteerd in het boek van Simons et al. (1999, gebaseerd op DOP 1980), en daarnaast worden nog tien zeldzame en semibentische soorten van veenpoeltjes genoemd die ontdekt zijn door Ellis-Adam (1983). Op basis van John et al. (2000) worden hiernaast nog circa 100 planktonische soorten voor Nederland verondersteld (85 Chrysophyceae en 15 Synurophyceae).

Chromalveolata (supergroep) ▶ Stramenopila ▶ Heterokontophyta (fyllum) ▶ Tribophyceae (klasse)

TRIBOPHYCEAE - GEELGROENE ALGEN

JAN SIMONS

Voorkomen

Veel soorten zijn koudebestendig en zijn vooral in de winter en het vroege voorjaar aanwezig. De meeste soorten zijn eutrofiëringsgevoelig en leven bij voorkeur in (matig) voedselarme wateren, waardoor ze belangrijke indicatoren zijn voor de waterkwaliteit. In Nederland zijn goudwieren te vinden in allerlei grote en kleine binnenwateren, in kalkrijke maar vooral ook in kalkarme watertypen. De bentische soorten leven epifytisch op water- of moerasplanten. Slechts enkele soorten komen marien of in brak water voor, maar dit zijn er hooguit een tiental (J. Simons pers. obs.).

Determinatie

STARMACH 1985, JOHN ET AL. 2002. Bentische soorten: SIMONS ET AL. 1999.

NEDERLAND 48 gevestigd, nog ca. 140 verondersteld
WERELD ca. 430 beschreven

Geelgroene algen (voorheen Xanthophyceae) vertonen een breed scala aan vormen: coccale eencellige of kolonievormers en eencellige of kolonievormende flagellaten. Ook zijn er al of niet vertakt draadvormige soorten en er is ook een groep soorten (*Vaucheria*) die een sifonale organisatie hebben met brede coenocytische (meerkernige) filamenten. Geelgroene algen leven in zoet, brak en zout water. Er zijn ook soorten die in of op vochtige bodems leven.

Cyclus

De levenscyclus is haplont, waarbij de vegetatieve delende fase haploïd is. Bij veelcellige soorten komt ongeslachtelijke voortplanting voor door fragmentatie in groepjes cellen. Geslachtelijke voortplanting is vrij zeldzaam, een uitzondering vormen de nopjeswieren *Vaucheria* die geslachtelijk gevormde zygosporen hebben. Met kiezel geïmpregneerde ruststadia (cysten) die zeer lang kiemkrachtig zijn komen ook voor.

Ecologie

Alle soorten zijn foto-autotroof. De fotosynthesepigmenten zijn chlorofyl-a, -c, fucoxanthine en andere carotenoiden. Omdat het groene chlorofyl niet helemaal gemaskeerd wordt

door het bruine fucoxanthine, hebben de meeste soorten een geelgroene kleur. *Vaucheria*-soorten zien er zelfs donker fluweelgroen uit.

Diversiteit

Wereldwijd zijn er ongeveer 430 beschreven soorten (GUIRY & GUIRY 2010). In Simons et al. (1999) worden 24 bentische zoetwatersoorten genoemd, waaronder vier draadalgen van het genus *Tribonema*, de naamgever van de klasse. Verder zijn voor Nederland 33 *Vaucheria*-soorten genoemd (SIMONS 1977), waarvan er 24 alleen in brak of marien milieu leven. Hiermee komt het totaal op 48 gevestigde microsoorten. Daarnaast zijn er zonder twijfel nog meer bodembewonende soorten (naar schatting 40), maar daarover is voor Nederland niets gedocumenteerd. In de Britse flora van John et al. (2002) worden 120 merendeels planktonische soorten genoemd, en dit aantal zal in Nederland niet heel anders zijn. Na aftrek van de 24 brak-mariene *Vaucheria*-soorten en bijtelling van circa 40 bodembewonende soorten, kunnen we het totaal in Nederland veronderstelde aantal soorten op ruim 140 stellen.

Voorkomen

De meeste soorten leven in zoet water, enkele in brak water of zijn marien, zoals *Vaucheria*-soorten. Naast de aquatische soorten zijn er ook vele die aan de lucht blootgesteld leven (aërofytisch) in of op vochtige bodems. *Vaucheria*-soorten komen voor op vochtige en niet-zilte bodems en in het kustgebied op brakke bodems van kwelders, waar ze donker fluweelgroene matjes kunnen vormen (SIMONS 1975). Op vochtige klei- of slibbodems, met name in uiterwaarden op stikstofrijke plaatsen, komen kolonies voor van een eencellige bolvormige soort: *Botrydium granulatum*. Recent is de mariene soort *Vaucheria longicaulis* ontdekt (STEGENGA ET AL. 2006/2007). Evenals de goudwieren komen geelgroene algen vooral in de koudere seizoenen voor.

Determinatie

ETTL 1978, RIETH 1980.

▼
Vaucheria compacta



Chromalveolata (supergroep) ► Stramenopila ► Heterokontophyta (fylum) ► Phaeothamniophyceae (klasse)

PHAEOTHAMNIOPHYCEAE

JAN SIMONS

Dit is een kleine groep van heterokonte algen die vroeger bij de goudwieren (Chrysophyceae) ondergebracht was, maar tegenwoordig als aparte klasse wordt beschouwd. Er is een nauwe verwantschap met de geelgroene algen (Triophyceae) en bruinwieren (Phaeophyceae), maar de pigmentatie verschilt hiervan. Verder hebben deze algen de normale morfologische en biochemische heterokonte eigenschappen. De thallosorganisatie varieert van eencellig of kolonievormend, coccaal tot vertakt of onvertakt draadvormig. Kolonies kunnen verslijmen waardoor de cellen een onregelmatig en los verband vormen ('palmelloïd' stadium). Binnen de Phaeothamniophyceae wordt één orde onderscheiden, Phaeothamniales, met 13 genera (GRAHAM & WILCOX 2000). Phaeothamniophyceae komen in zoet water voor.

Cyclus

Er is alleen ongeslachtelijke voortplanting bekend, waarbij zoösporen of autosporen (niet-geflagelleerd en van dezelfde vorm als de moedercel) gevormd worden binnen de moedercel. Deze sporen komen vrij door verslijming en oplossing van de celwand van de moedercel.

Ecologie

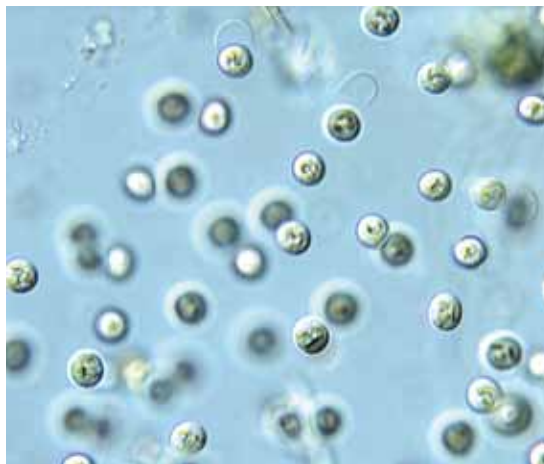
Alle soorten zijn foto-autotroof en een specifiek biochemisch kenmerk is het gezamenlijk voorkomen van de pigmenten fucoxanthine en het daarmee verwante heteroxanthine.

Diversiteit

Wereldwijd zijn slechts 27 soorten bekend (GUIRY & GUIRY 2010), waarvan er zes in Nederland voorkomen: *Phaeobotrys solitaria*, *Phaeoschizochlamys mucosa*, *Sphaeridlothrix compressa*, *Phaeothamnion borzianum*, *Tetrachrysis minor* en *T. dendroides* (DOP 1980). Waarschijnlijk komen nog drie soorten (uit de genera *Stichogloea* en *Tetrasporopsis*) voor in Nederland (JOHN ET AL. 2002). *Tetrachrysis* is door Dop (1980) als nieuw genus beschreven op basis van Nederlands materiaal.

NEDERLAND 6 gevestigd, nog 3 verwacht

WERELD 27 beschreven

◀ *Phaeoschizochlamys*

Voorkomen

Phaeothamniophyceae leven in zwak tot matig voedselrijk zoet water in allerlei, meestal kleine en ondiepe, binnenwateren zoals plassen, vennen, poelen, greppels en sloten. Ze komen meestal bentisch voor op draadalgen of waterplanten, of zijn losjes vastgehecht (semibentisch) tussen waterplanten. De opbouw van de kolonies verschilt per soort. *Phaeobotrys solitaria* is eencellig of meercellig met onregelmatige kolonies. *Phaeoschizochlamys mucosa* is eencellig of heeft kolonies van twee tot vier cellen in een gelatineuze omhulling. *Sphaeridlothrix compressa* komt voor als kolonie van een onvertakte celrij in een stevige omhulling en vastgehecht met de basale cel. *Phaeothamnion borzianum* komt voor als kolonie van langwerpige cellen die aan de top vertakt zijn. *Tetrachrysis minor* en *T. dendroides* komen voor als gelatineuze kolonies van celrijen – van vier cellen in een rij – in een zigzagverband.

Determinatie

SIMONS ET AL. 1999 (hierin staan de Phaeothamniophyceae nog bij de Chrysophyceae), JOHN ET AL. 2002.

Chromalveolata (supergroep) ► Stramenopila ► Heterokontophyta (fylum) ► Phaeophyceae (klasse)

PHAEOPHYCEAE - BRUINWIEREN

HERRE STEGENGA

Meercellige planten, van eenvoudig draadvormig tot blad-vormig en gedifferentieerd in een 'wortel' (rhizoïd), 'steel' (cauloïd) en 'bladeren' (fylloïd). De planten kunnen formidabele afmetingen bereiken, de 'kelps' aan de Noord-Amerikaanse westkust tot 40 m lang; in Nederland worden de geïntroduceerde soorten wakame *Undaria pinnatifida* en Japans bessenwier *Sargassum muticum* tot respectievelijk meer dan 2 m en 5 m lang. Bruinwieren worden wereldwijd onderverdeeld in 18 ordes, de grootste zijn de Ectocarpales en de Fucales, elk met meer dan 500 soorten. De planten zijn voornamelijk marien en komen langs alle kusten in de getijdzone en daar beneden voor. Een klein aantal genera komt in het zoete water voor.

NEDERLAND ca. 80 gevestigd (waarvan 7 exoten)

WERELD 1785 beschreven

Cyclus

Voor veel soorten geldt een cyclus met gescheiden gametofyt en sporofyt (diplobiontische levenscyclus); deze kan twee ongeveer gelijke fases hebben (isomorfe generatiewisseling; bv. *Dictyota*), of twee verschillende generaties, waarvan er één dominant (veel sterker uitgedooid) is (heteromorfe generatiewisseling). Dit kan op twee manieren: een macroscopische sporofyt en microscopisch kleine (maar wel meercellige) gametofyt (bv. de Laminariales) óf een cyclus waarbij de gametofyt overheerst (bv. *Petalonia*). De soortenrijke orde Fucales is echter diplont; de (diploïde) plant produceert hier direct (onder reductiedeling) gameten die na bevruchting weer de diploïde fase opleveren. De

▶ *Hincksia granulosa*

▶▶ Wakame *Undaria pinnatifida*



voortplanting geschiedt in principe door (pluriloculaire) gametangia die de gameten vormen en uniloculaire sporangia die (onder reductiedeling) sporen vormen. In een aantal families van de Ectocarpales kunnen op de sporofyt ook pluriloculaire sporangia gevormd worden die diploïde sporen geven, die weer tot een sporofytische generatie uitgroeien. De geslachtelijke voortplanting varieert van isogaam (met twee gelijkwaardige – zwemmende – gameten) tot oögaam (met een immobiele vrouwelijke gameet en een mobiele mannelijke gameet). De zwemmende gameten hebben twee flagellen van verschillende lengte, waarvan één gewimperde.

Ecologie

Voor de fotosynthese wordt gebruik gemaakt van chlorofylla en -c en fucoxanthine als accessoir pigment. Mineralen en

sporenelementen worden uit het water opgenomen. Hoewel sommige soorten bruinwieren eetbaar zijn wordt hier in Nederland nog weinig gebruik van gemaakt. Vooral de in Nederland geïntroduceerde wakame *Undaria pinnatifida* wordt in het Verre Oosten in grote hoeveelheden gekweekt voor de consumptie. Verder leveren bruinwieren (met name soorten uit de ordes Laminariales en Fucales) 'alginaten'. Deze worden gebruikt in voedsel, zoals diepvroren desserts, saladedressings, zuivelproducten, bakkerijproducten, etc. Ook hebben alginaten een variatie aan industriële toepassingen, speciaal in papierfabricage, het klaren van bier en in farmaceutica waar ze gebruikt worden voor beschermende coating en als oplosmiddelen (BOROWITZKA & HALLEGRAEF 2007).

Diversiteit

Momenteel zijn er wereldwijd 1785 beschreven soorten (GUIRY & GUIRY 2010), maar er zijn er zeker nog tientallen tot mogelijk zelfs honderden soorten te beschrijven (zie bv. KRAFT 2009). In Nederland zijn ongeveer 80 soorten vastgesteld, waarvan zeven exoten (H. Stegenga pers. obs.).

Voorkomen

Bruinwieren komen op alle kusten voor, met name in de getijdzone en iets dieper. Vooral het genus *Sargassum* is zeer soortenrijk, met de grootste diversiteit in de tropen en (warm)gematigde gebieden. Grote 'kelps' (orde Laminariales – meer dan 30 genera) worden vooral in (koud)gematigde gebieden op het noordelijk en zuidelijk halfrond aangetroffen, met de grootste diversiteit in de noordelijke Stille Oceaan. De rijkdom van de Nederlandse kust is minder dan die van de ons omringende landen. Frequent voorkomende soorten zijn verder het eveneens geïntroduceerde Japans bessenwier *Sargassum muticum* (op laagwaterniveau en daar beneden, ook zeer talrijk in het getijdeloze Grevelingenmeer) en de vijf niet-exotische Fucales (zee-eik

▼
Kleine zee-eik
Fucus spiralis



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 voren 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 centrale 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 gelatienus 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 verschillende terrestrische soorten (VAN DAM & MERTENS 2010, VAN DEN HOEK ET AL. 1995).

Cyclus

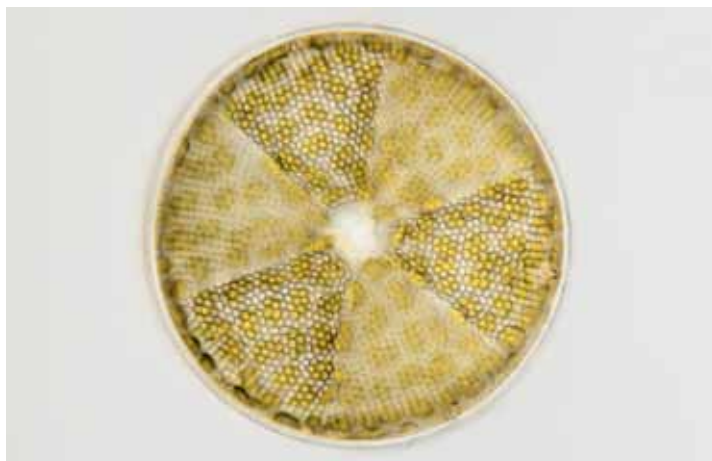
Kiezelwieren kennen een diplonte levenscyclus en vermenigvuldigen zich in hoofdzaak door vegetatieve celdeling. Hierbij deelt de cel in twee dochtercellen. In de meeste gevallen worden de twee schaaltes van de moedercel het ‘dekseltje’ van de dochtercellen en maakt elk dochtercel zelf een nieuw ‘doosje’. 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



Actinopterychus 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 *Lemma* 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 bentos 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

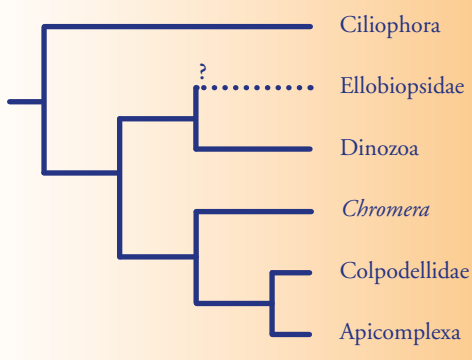
ALVEOLATA

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 18S 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.

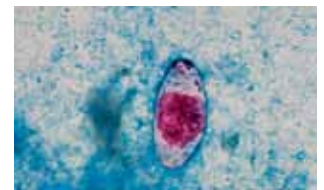
Tot de Alveolata behoort nog een aantal kleine groepen waarvan niets bekend is over het voorkomen in Nederland: Ellobiopsidae (wereldwijd 17 beschreven soorten, parasieten en symbionten van kreeftachtigen), *Chromera* (één beschreven soort) en Colpodellidae (wereldwijd zeven beschreven soorten). We behandelen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



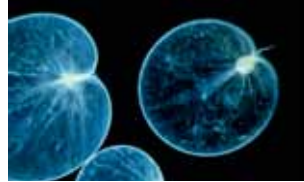
NEDERLAND ca. 670 gevestigd, 33 verondersteld, nog vele verwacht
WERELD ca. 12.130 beschreven



Trilhardiertjes - Ciliophora



Apicomplexa



Dinoflagellaten

Chromalveolata (supergroep) ► Alveolata ► Ciliophora (fyllum)

CILIOPHORA - TRILHAARDIERTJES (CILIATEN)

ERIK J. VAN NIEUKERKEN

NEDERLAND ca. 400 gevestigd, nog vele verwacht
WERELD ca. 5000 beschreven

Trilhaardiertjes (of wimperdiertjes) zijn eencellige organismen van 30-300 µm, bedekt met cilia (talrijke kleine haartjes), waarmee ze zich kunnen voortbewegen. Er zijn twee kernen: een macro- en een micronucleus, hiermee onderscheiden de ciliaten zich van alle andere eencelligen. De diploïde micronucleus bevat de chromosomen en dient voor de voortplanting, de polyploïde macronucleus is verantwoordelijk voor alle andere celfuncties. Omdat deze organismen zich bewegen en geen fotosynthese kennen werden ze vroeger als dieren beschouwd. Moleculair onderzoek heeft aangetoond dat ze tot de Alveolata behoren en verwant zijn aan organismen die vroeger tot de planten werden gerekend. Deze groep is beter bekend en omschreven dan de meeste andere groepen voormalige protozoën. Trilhaardiertjes leven in zee, in zoet water en op vochtige plekken op het land, evenals parasitair.

Cyclus

De voortplanting kan zowel geslachtelijk zijn door uitwisseling via een conjugatiebrug van een haploïde kern ontstaan na reductiedeling, als ongeslachtelijk door deling en knopvorming. Er zijn geen echte gameten, iedere cel kan een gameet zijn.

Ecologie

Trilhaardiertjes zijn heterotrofe, fagotrofe organismen die bacteriën, algen of detritus opnemen. Sommige soorten zijn vastzittend (bv. de orde Suctorina), terwijl er ook veel parasitaire soorten zijn, de meeste op vissen, zoals de veroorzaker van het bij alle aquariumhouders bekende 'witte stip' *Ichthyophthirius multifiliis*, maar ook als commensalen

in de darm van ringwormen (Annelida), of levend op de cuticula van kreeftachtigen. Zelden parasiteren ze ook zoogdieren en de mens (SLUITER ET AL. 1921). Heel bekend is het pantoffeldiertje *Paramecium* dat veel gebruikt is voor allerlei onderzoek, variërend van hun genetica tot zelfs het gedrag.

Diversiteit

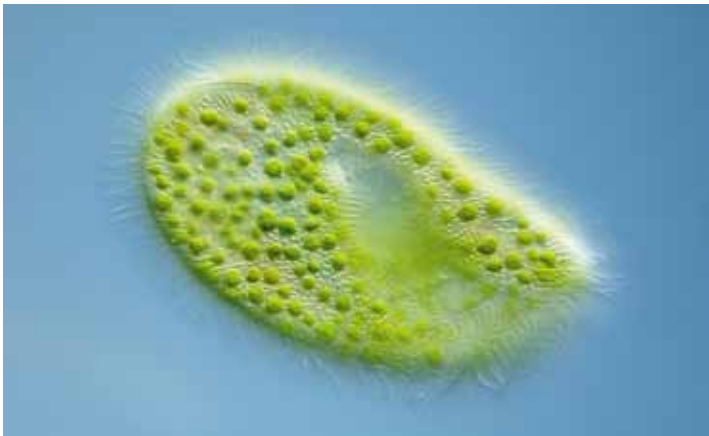
Schattingen van het wereldtotaal lopen uiteen van 3500 tot 10.000 beschreven soorten, wij houden het op een schatting van 5000 (CORLISS 2000, ADL ET AL. 2005). Uit Nederland zijn ongeveer 400 soorten bekend (BAKKER & PHAFF 1976, DRESSCHER 1976, ELGERSHUIZEN ET AL. 1979, FRANZ 1981). Omdat veel trilhaardiertjes kosmopoliet zijn, zijn nog vele extra soorten bij ons te verwachten.

Voorkomen

Trilhaardiertjes komen in allerlei wateren voor, zowel planktonisch als bentisch. De meeste trilhaardiertjes zijn vrijlevende organismen in zoet water en zeewater, vaak interstitieel levend tussen zandkorrels. Er zijn te weinig Nederlandse studies om zinnige uitspraken over verschil in diversiteit te doen.

Determinatie

CORLISS 1979, FOISSNER 1993, LYNN & SMALL 2000. **Mariene soorten:** JÖRGENSEN 1927, JÖRGENSEN & KAHL 1932, KAHL 1933, 1934A, 1934B, MARS-HALL 1969, BAKKER & PHAFF 1976, CAREY 1992. **Zoetwatersoorten:** KAHL 1930, 1931, 1932, 1935, OPPENHEIM & VORSTMAN 1976, CURDS 1982, CURDS ET AL. 1983, MATTHES ET AL. 1988, PATTERSON & HEDLEY 1992. **Parasitaire soorten:** KAHL 1934A.

▼
Paramecium bursaria▶▶
Spirostomum

Chromalveolata (supergroep) ► Alveolata ► Dinozoa (fyllum)

DINOZOA

ERIK J. VAN NIEUKERKEN

NEDERLAND ca. 250 gevestigd, nog ca. 35 verondersteld
WERELD ca. 2100 beschreven

De Dinozoa omvatten de pantserwieren (Dinoflagellata, hierna apart behandeld) en de Perkinsozoa (of Perkinsida). De wereldwijd zeven beschreven soorten Perkinsozoa zijn parasieten van ongewervelden en eencellige algen. Hoewel

nog niet uit Nederland bekend, zijn ze hier wel te veronderstellen. *Perkinsus* parasiteert mariene mollusken (o.a. oesters *Ostrea edulis*) (PERKINS ET AL. 2000), *Rastrimonas* parasiteert eencellige Cryptophyta in zoet water en *Parvilucifera* parasiteert

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 ▶ Dinoozoa (fyllum) ▶ Dinoflagellata (subfyllum)

DINOFLAGELLATA - PANTSERWIJREN

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 draden 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.

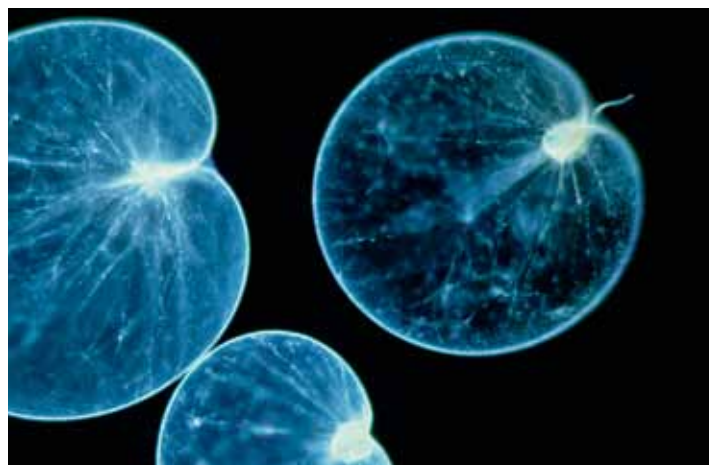
Cyclus

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 uitsturen 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 (fyllum)

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.

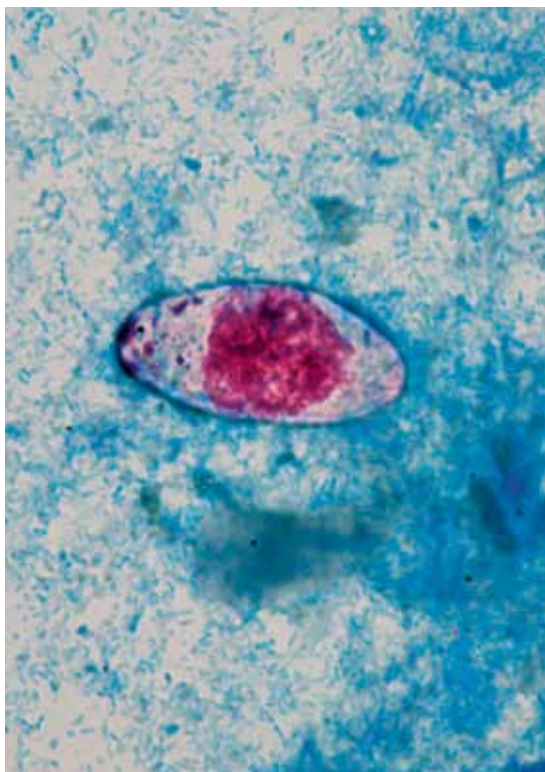
Cyclus

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 gametocyt, die weer door een vrouwelijke mug worden opgezogen. In het spijsverteringstelsel van de mug versmelten de gametocyt 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*

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



(babesiosis, een veeziekte overgebracht door teken, nu ook bij de mens). Coccidiose, veroorzaakt door *Eimeria*-soorten, is een lastige ziekte die bij veel zoogdieren en vogels voorkomt (o.a. kippen, duiven, konijnen, runderen) en darmklachten en sufheid veroorzaakt.

Diversiteit

Er zijn naar schatting circa 5000 soorten beschreven (PERKINS ET AL. 2000, CHAPMAN 2009), er worden wel schattingen gedaan dat er meer dan een miljoen soorten zouden zijn (CHAPMAN 2009). Van de 5000 beschreven soorten behoren 1000 alleen al tot het genus *Eimeria*. In Nederland is de situatie niet goed bekend, op de mens en huisdieren worden ten minste 20 soorten gemeld (SLUTTER ET AL. 1921), al zullen het er verspreid in de literatuur wel meer zijn. Op

grond van de gastheren zijn nog honderden soorten in Nederland te verwachten.

Voorkomen

Sporendiertjes komen overal voor waar de gastheren leven. Door het toenemende reizen naar de tropen neemt de mens steeds vaker tropische soorten mee, maar die hebben nog niet tot blijvende vestiging geleid. Door ziektebestrijding en door achteruitgang van sommige gastheren zullen er zeker soorten uit Nederland verdwenen zijn. Zo kwam de malariaparasiet *Plasmodium vivax* rond 1920 nog algemeen in Nederland voor, maar is inmiddels uitgeroeid.

Determinatie

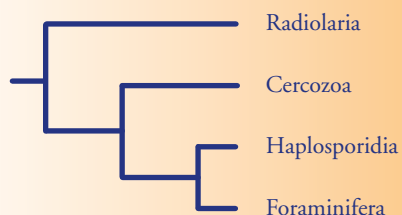
REICHENOW 1932, PERKINS ET AL. 2000.

Chromalveolata (supergroep) ► Rhizaria

RHIZARIA

ERIK J. VAN NIEUKERKEN

De Rhizaria worden pas kort herkend als monofyletische groep (KEELING ET AL. 2005, PAWLOWSKI & BURKI 2009), eerst als aparte 'supergroep', en pas door recent onderzoek als deel van de Chromalveolata, of de SAR-groep (= Stramenopila+Alveolata+Rhizaria) (BURKI ET AL. 2007). De groep Rhizaria is geheel gebaseerd op moleculaire kenmerken, en niet met morfologische kenmerken te karakteriseren. De groep omvat zeer diverse heterotrofe eencelligen (ook enkele autotrofe), vrij-

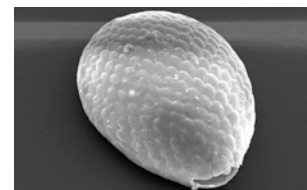


NEDERLAND ten minste 165 gevestigd
WERELD ca. 5500 beschreven

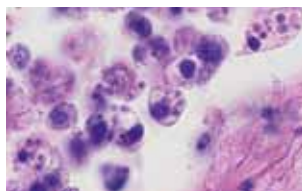
levende groepen met een skelet zoals de Radiolaria en Foraminifera, een groep met amoëboïde en flagellate vormen (Cercozoa) en de parasitaire Haplosporidia. Daarnaast worden nog enkele kleinere, moeilijk plaatsbare groepen onderscheiden die hier buiten beschouwing worden gelaten. De naam Rhizaria moet niet verward worden met de oude 'Rhizopoda', een polyfyletisch samenraapsel van amoëboïde groepen en de foraminiferen.



Radiolaria



Cercozoa



Haplosporidia



Foraminifera

Chromalveolata (supergroep) ► Rhizaria ► Radiolaria (fyllum)

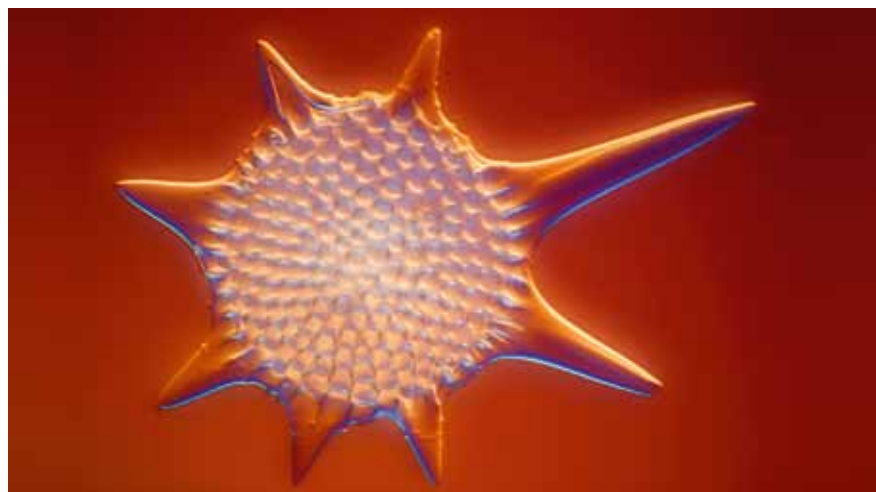
RADIOLARIA - RADIOLARIËN

ERIK J. VAN NIEUKERKEN

Radiolaria vormen een belangrijke groep van mariene planktonische eencelligen, gekenmerkt door het stevige skelet, van kiezel bij de Polycystinea (de 'klassieke' radiolariëen) of van strontiumsulfaat bij de Acantharia. De skeletten zijn zeer fijn gebouwd, hebben allerlei bizarre en fraaie vormen en hebben daarmee kunstenaars en architecten (o.a. Antoni Gaudi) geïnspireerd. De bekende negentiende-eeuwse bioloog Ernst Haeckel (de 'Duitse Darwin') schreef naast de klassieke monografie over de radiolariëen ook een boek *Kunstformen aus der Natur*. Het protoplasma heeft naaldvormige uitstulpingen, de axopodia. Vroeger werden ook de Phaeodaria tot de radiolariëen gerekend, maar die blijken nu tot de Cercozoa te horen. Er zijn ook soorten zonder skelet. Sommige soorten zijn koloniaal. Radiolariëen leven in zee.

NEDERLAND ten minste 5 gevestigd, nog vele verwacht
WERELD ca. 1000 beschreven

▼
Heliodiscus



Cyclus

De voortplanting van radiolariën is onvoldoende bekend. Bij de Polycistinea worden biflagellate zwermers losgelaten, waarvan niet duidelijk is of het gameten zijn of ongeslachtelijke sporen. De vegetatieve vorm van de Acantharia wordt trofont genoemd, de gamont is de vorm die zich geslachtelijk voortplant. Binnen de gamont worden duizenden biflagellate isogameten gevormd, die binnen enkele minuten losgelaten worden. Gamonten vormen soms cysten.

Ecologie

Radiolariën eten een grote variatie aan voedsel, zoals bacteriën, algen, andere eencelligen en zoöplankton. Er zijn zowel omnivore als algivore soorten. Verschillende soorten leven in symbiose met endosymbiotische algen (zoöxanthellen), die voor fotosynthese zorgen. De Polycistinea zijn ook van groot belang in de paleontologie doordat de skeletten goed fossili-

seren en ze vaak talrijk voorkomen. Skeletten van Acantharia lossen daarentegen na de dood op in het zeewater.

Diversiteit

Hoewel er bijna 10.000 soorten zijn beschreven, geven moderne schattingen aan dat er wellicht maar 1000 goede soorten zijn (ANDERSON ET AL. 2000, FEBVRE ET AL. 2000). Uit Nederland zijn ten minste vijf soorten gemeld (DRESSCHER 1976, ELGERSHUIZEN ET AL. 1979, FRANZ 1981).

Voorkomen

Acantharia leven vooral in de bovenste 100 m van de oceanen, vaak wat verder uit de kust. Polycistinea komen op alle diepten van de zee voor.

Determinatie

ANDERSON 1983, ANDERSON ET AL. 2000, FEBVRE ET AL. 2000.

Chromalveolata (supergroep) ► Rhizaria ► Cercozoa (fylum)

CERCOZOA

ERIK J. VAN NIEUKERKEN

De Cercozoa vormen een morfologisch zeer diverse groep, die pas recent is herkend als monofyletisch, en omvatten zowel flagellate als amoëboïde protozoën. Ook de mariene planktonische Phaeodaria, tot voor kort beschouwd als radiolariën met een organisch skelet, en de meer schimmelachtige Plasmodiophoraceae behoren hier. De naam Cercozoa is afgeleid van de cercomonaden, een groep van amoëboflagellaten. Veel soorten werden vroeger gerekend tot respectievelijk de Zoomastigina (dierlijke flagellaten) en Sarcodina (amoeben). Cercozoa zijn terrestrisch, of leven in zoet water of zee.

Cyclus

Geslachtelijke voortplanting is alleen bij Chlorarachniaceae bekend. Cystevorming komt bij veel Cercozoa voor.

NEDERLAND ten minste 58 gevestigd
WERELD ca. 500 beschreven

Ecologie

Cercozoa omvatten vooral heterotrofe eencelligen, die zeer talrijk in de bodem kunnen zijn, en ook voorkomen in zee en zoet water. Daarnaast zijn er de autotrofe Chlorarachniaceae die ontstaan zijn door een groenwier als 'slaaf' op te nemen. Er zijn ook parasieten van planten (galvormers), ongewervelden en andere eencelligen. De vrijlevende soorten eten algen, andere protozoën en bacteriën. *Plasmodiophora brassicae* (Plasmodiophoraceae) veroorzaakt de ziekte knolvoet bij kolen.

Diversiteit

Wereldwijd zijn er 500 beschreven soorten. Uit een vergelijking van de moderne classificaties (ADL ET AL. 2005, BASS & CAVALLIER-SMITH 2009) met onder andere de lijst van DRESSCHER (1976), kennen we ten minste 58 soorten in Nederland. Enkele voorbeelden: *Dimorpha* met zes soorten die voorheen bij de zonnediertjes (Heliozoa) hoorden (SIEMENSMA 1981), de amoëboïde Vampyrellidae met drie soorten die algen leegzuigen (SIEMENSMA 1987), en de meer schimmelachtige Plasmodiophoraceae met onder andere *Plasmodiophora brassicae*. *Hedriocystis minor* en *Frenzelina minima* zijn beschreven aan de hand van Nederlands materiaal.

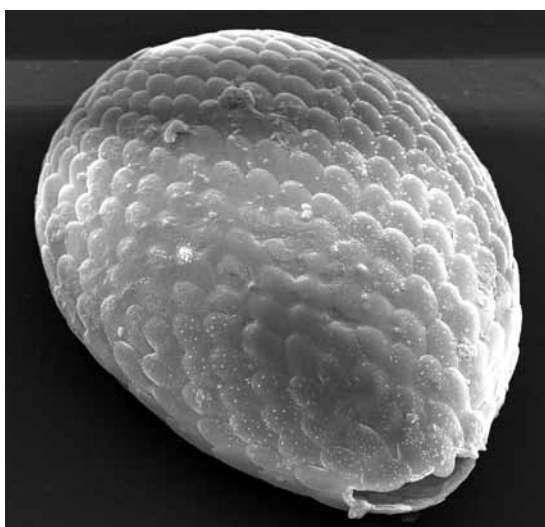
Voorkomen

Cercozoa leven in zee, zoet water en de bodem. Ze leven doorgaans niet planktonisch, maar bewegen zich 'glijdend' voort over het substraat.

Determinatie

HOOGENRAAD & DE GROOT 1940, VAN ESSEN 1968, RAINER 1968, PAGE 1976, 1988, SIEMENSMA 1981, 1987, PAGE & SIEMENSMA 1991, PATTERSON & HEDLEY 1992, MEISTERFELD 2000B, PATTERSON ET AL. 2000B, TAKAHASHI & ANDERSON 2000.

►
Assulina muscorum



Chromalveolata (supergroep) ► Rhizaria ► Haplosporidia (fyllum)

HAPLOSPORIDIA

ERIK J. VAN NIEUKERKEN

Parasitaire eencelligen, die leven in zee en zoet water (één soort) en ongewervelden parasiteren, met name mollusken en kreeftachtigen.

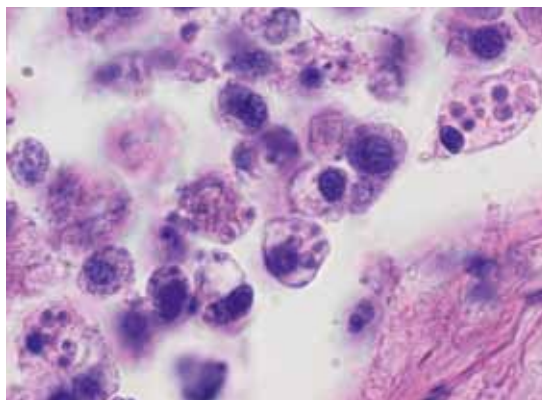
Diversiteit

Wereldwijd zijn er 36 soorten beschreven (PERKINS 2000). *Haplosporidium armoricatum* is beschreven van in Nederland geïmporteerde oesters, onder de naam *Minchinia armoricana* (HINE ET AL. 2007). Ook *Bonamia ostreae* is een in Nederland voorkomende parasiet van oesters.

Voorkomen

De twee in Nederland voorkomende soorten zijn waarschijnlijk vanuit Frankrijk met oesters geïntroduceerde exoten en economisch belangrijk vanwege schade aan de oesterteelt (O. Haenen pers. med.).

NEDERLAND 2 gevestigd (waarvan 2 exoten)
WERELD 36 beschreven

◀ *Bonamia ostreae***Determinatie**

PERKINS 2000.

Chromalveolata (supergroep) ► Rhizaria ► Foraminifera (fyllum)

FORAMINIFERA - FORAMINIFEREN

WILLEM RENEMA

Foraminiferen vormen een soortenrijke groep van voor het merendeel bentische mariene eencelligen. Met name in diep mariene habitats maken ze een belangrijk deel uit van het sediment. De meeste foraminiferen maken een skelet van kalk, organisch materiaal of zandkorrels. Dit skeletje bestaat uit één of meer kamers die worden verbonden met een opening, die in de laatste kamer ook dient om te eten. Nagenoeg alle vertegenwoordigers komen alleen in zout tot brak water voor.

Cyclus

Foraminiferen ondergaan een levenscyclus waarin geslachtelijke en ongeslachtelijke voortplanting elkaar afwisselen. Deze generaties zijn te herkennen aan de eerste kamer van het skeletje, dat groot is bij de ongeslachtelijke generatie en klein bij de geslachtelijke generatie. Echter, recent onderzoek toont aan dat er een veelheid aan variatie op dit basisprincipe is.

Ecologie

Alle Nederlandse foraminiferen zijn heterotroof en voeden zich met zowel dode als levende bacteriën en kiezelwieren, en soms halen ze hun bouwstoffen zelfs direct uit opgelost organisch materiaal. Verscheidene (sub)tropische soorten hebben een fotosynthetiserende eencellige als endosymbiont; dit kan zowel een groenwier (Chlorophyta), roodwier (Rhodophyta), goudwier (Chrysophyceae), kiezelwier (Bacillariophyceae) of pantserwier (Dinoflagellata) zijn. Enkele (sub)tropische soorten zijn kleptoparasitair en ze behouden de chloroplasten van opgenomen algen. Vanwege de skeletjes en hun algemene voorkomen hebben foraminiferen altijd in de belangstelling van paleontologen gestaan, die ze gebruiken voor zowel omgevingsreconstructies als stratigrafie. Ook voor de oceanchemie zijn ze van belang,

NEDERLAND ca. 100 gevestigd
WERELD ca. 4000 beschreven

geschat wordt dat 2,5% van de kalkproductie in de oceaan op rekening van de foraminiferen komt (LANGER 2007).

Diversiteit

Er is nog veel onduidelijk over het aantal soorten foraminiferen, zowel wereldwijd als in Nederland. Tot voor kort werden soorten vooral aan de hand van vorm herkend, en bestond er veel onduidelijkheid over de grenzen van inter- en intraspecifieke variatie. Met de opkomst van moleculaire technieken is hier enige verduidelijking in gekomen. Zo zijn in een genus dat op grond van morfologie als variabel werd beschouwd, minstens 30 genotypen herkend. De meeste van deze genotypen konden achteraf ook morfologisch herkend worden (HAYWARD ET AL. 2004). Murray (2007) schatte dat er wereldwijd zo'n 4000 soorten zijn. Studies met een vrij conservatief soortsbegrip in enkele kleine rifgebieden in Australië en Papoea-Nieuw Guinea komen tot schattingen van 400-700 per gebied, en waarschijnlijk dus veel hogere totalen, eerder in de buurt van de 10.000 (SEN GUPTA 1999). In Nederland komen ongeveer 100 soorten voor (HOFKER 1922, 1977).



◀ Foraminifeer

Voorkomen

Verreweg de meeste soorten hebben een voorkeur voor vol mariene omstandigheden, maar enkele soorten komen zelfs voor in getijdexpoelen hoog op kwelders. In het getijdgebied komen 5-10 soorten voor, maar rond de Doggersbank en het Friese Front kunnen tot 35 soorten op één plek waargenomen worden. De twee belangrijkste ecologische groepen zijn planktonische foraminiferen die

in de waterkolom voorkomen en bentische foraminiferen die op of in de zeebodem leven. Alle gedocumenteerde Nederlandse soorten hebben een bentische levenswijze. Planktonische foraminiferen zijn zeer zeldzaam in de Noordzee.

Determinatie

MURRAY 1971, 1979, LEE 2000.

Eukarya (domein) ▶ Excavata (supergroep)

EXCAVATA

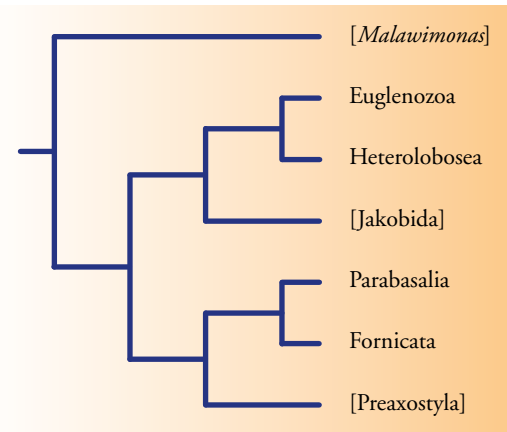
ERIK J. VAN NIEUKERKEN

De supergroep Excavata (of Excavobionta) werd pas in 2002 formeel opgericht (CAVALIER-SMITH 2002), in tegenstelling tot de meeste nieuwe groepen juist meer op morfologie gebaseerd dan op grond van moleculaire analyses. Moleculaire studies hebben wel samenhang binnen de subgroepen van de Excavata aangetoond. Een belangrijk morfologisch kenmerk is de voedingsgroeve waar de flagel ontspringt; deze vormt een soort uitholling (invaginatie), hetgeen 'excavate' genoemd kan worden. Deze groeve is bij veel soorten weer secundair verdwenen. Voor 2002 werden zulke flagellaten al excavate flagellaten genoemd. De groep omvat uitsluitend eencellige flagellate en amoëboïde vormen, zowel autotrofe met fotosynthese als heterotrofe. Autotrofie komt alleen voor bij de Euglenophyceae, en is ontstaan door secundaire endosymbiose met een eencellig groenwier.

Er zijn groepen Excavata die geen mitochondriën bezitten en daarom aanvankelijk als zeer primitieve Eukaryota werden beschouwd. Inmiddels lijkt het waarschijnlijker dat deze endoparasitaire vormen de mitochondriën secundair hebben verloren. Fylogenie en indeling worden bediscussieerd door Hampl et al. (2009), Simpson (2003), Simpson & Roger (2004) en Simpson et al. (2006).

De Excavata omvat de fyla Euglenozoa, Heterolobosea, Jakobida, Parabasalia, Fornicata en Preaxostyla, De Euglenozoa worden onderverdeeld in de groepen Kinetoplastida,

NEDERLAND 52 gevestigd, nog ca. 145 verondersteld
WERELD 2160 beschreven



Diplonemida en Euglenophyceae. Behalve de Euglenophyceae (hieronder apart behandeld) en een aantal bekende parasieten, is deze groep in Nederland nauwelijks onderzocht. Het niet in Nederland voorkomende genus *Malawimonas* (wereldwijd twee soorten beschreven) lijkt de zustergroep van de overige Excavata te zijn (HAMPL ET AL. 2009).

EUGLENOZOA

Voor de Euglenophyceae, zie hieronder. De Kinetoplastida (wereldwijd 350 beschreven soorten) omvat veel obligate parasieten, onder andere *Trypanosoma*, waaronder de parasiet die slaapziekte veroorzaakt (niet in Nederland), maar ook veel soorten die andere gewervelden parasiteren, *Leishmania* die onder andere de tropische ziekte leishmaniasis veroorzaken, maar ook plantparasitaire soorten en vrijlevende soorten (Bodonidae), waarvan in Nederland circa 20 soorten worden verondersteld. De Diplonemida (wereldwijd tien soorten) zijn nog niet uit Nederland bekend.

HETEROLOBOSEA

Wereldwijd 80 beschreven soorten. Deze groep omvat vooral amoëben die ook een tijdelijk flagellaat stadium hebben, maar ook slijmzwamachtige amoëboïden met een vruchtlichaam (Acrasida). De circa 20 Nederlandse amoëboïde soorten werden behandeld door Siemensma (1987) in de families Vahlkampfiidae en Gruberellidae.

JAKOBIDA

Wereldwijd 10 beschreven soorten. Deze groep is nog niet uit Nederland bekend.

▼
Trichonympha (Parabasalia),
symbiont in de darmen van
termieten



PARABASALIA

Wereldwijd 466 beschreven soorten. Dit is een groep van anaërobe parasitaire flagellaten die geen mitochondriën hebben. Hierbij hoort onder andere de parasiet *Trichomonas vaginalis*, veroorzaker van de geslachtsziekte trichomoniasis (het 'geel'), die ook in Nederland voorkomt.

FORNICATA

Wereldwijd 146 beschreven soorten. Dit is een pas recent herkende clade (SIMPSON 2003) van heterotrofe flagellaten. Fornicata hebben geen mitochondriën. De groep omvat onder meer de Diplomonadida, Retortamonadida en *Giardia lamblia*, een darmparasiet van de mens en huis-

dieren. Er zijn ten minste zes soorten uit Nederland bekend.

PREAXOSTYLA

Wereldwijd 96 beschreven soorten. Deze groep omvat vooral de anaërobe Oxymonada die als commensaal of symbiont met name in insecten (o.a. termieten) leven. Het voorkomen in Nederland is te verwachten maar nog niet aangetoond.

Determinatie

SLUITER ET AL. 1921, REICHENOW 1934, ADAM ET AL. 1971, LEVINE 1972, KREIER 1977-1978, BAKER 1982, SIEMENSMA 1987, PATTERSON & HEDLEY 1992, BRUGEROLLE & LEE 2000A, 2000B, 2000C, 2000D, PATTERSON ET AL. 2000A, VICKERMANN 2000A, 2000B.

Excavata (supergroep) ► Euglenozoa (fylum) ► **Euglenophyceae (klasse)**

EUGLENOPHYCEAE - OOGWIEREN

JAN SIMONS

De oogwieren zijn microscopisch klein (cellengte 10-400 µm), eencellig en geflagelleerd. Vaak zijn er twee flagellen die staan ingeplant in een invaginatie aan de top van de cel en waarvan de één langer is dan de andere. De celvorm is ovaal tot spoel- of lancetvormig. Een stevige celwand ontbreekt en in plaats daarvan is er een membraan (pellicula) waarin vaak een gespiraliseerde lijnvormige structuur is te zien. Deze pellicula is vaak dun en flexibel (bv. bij *Euglena*-soorten) en daardoor is de celvorm plastisch. Bij andere genera (bv. *Trachelomonas*) is de pellicula omgeven door een stevige matrix (lorica) die geïmpregneerd is met ijzer en mangaan en daardoor bruinrood van kleur is. Boven in de cel zit een rode oogvlek (stigma) tegen de chloroplast aan, waarmee de cel zich op het licht oriënteert. Oogwieren leven in zoet water, enkele soorten in zee.

Cyclus

Er is alleen ongeslachtelijke voortplanting bekend door tweedeling van de cel.

Ecologie

De meeste soorten zijn foto-autotroof en de fotosynthese gebeurt met de pigmenten chlorofyl-a en -b en enkele carotenoiden en xanthophyllen. Daarnaast zijn er enkele heterotrofe soorten, die dus organische substanties opnemen. Oogwieren slaan het extra aan organische bouwstoffen op in een speciale vorm van zetmeel: paramylum. Dit is te zien als staafvormige deeltjes in de cel.

Diversiteit

Wereldwijd zijn er ongeveer 1000 soorten beschreven (GUIRY & GUIRY 2010). In Nederland zijn ten minste 25 soorten bekend (REDEKE 1948) en op basis van de Britse zoetwateralgenflora (JOHN ET AL. 2002) worden nog ongeveer 125 soorten verondersteld.

Voorkomen

De meeste soorten komen planktonisch voor in zoet water van kleine binnenwateren die zuur of alkalisch en aëroob of anaëroob zijn, in het laatste geval op standplaatsen met veel organisch materiaal. Onder zeer voedselrijke en zuur-

NEDERLAND minstens 25 gevestigd, nog ca. 125 verondersteld
WERELD ca. 1000 beschreven

stofarme condities kunnen bepaalde soorten gaan overheersen en het wateroppervlak met een gekleurd vlies bedekken. Dit vlies is groen in het geval van *Euglena viridis*, rood bij *Euglena sanguinea* en bruin bij *Trachelomonas*-soorten. Een uitzondering op de planktonische levenswijze zijn de *Colacium*-soorten, die vastgehecht leven op zoöplankton, zoals bijvoorbeeld op watervlooien (Branchiopoda).

Determinatie

JOHN ET AL. 2002, WOTOWSKI & HINDAK 2005, CIUGULEA & TRIEMER 2010.



Euglena spirogyra



Eukarya (domein) ► Unikonta (supergroep)

UNIKONTA

ERIK J. VAN NIEUKERKEN



Amoebozoa

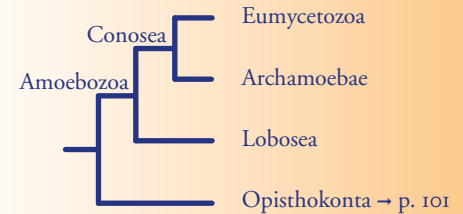


Opisthokonta

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.



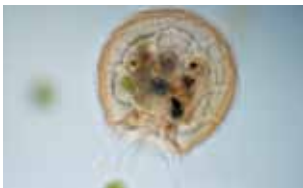
Unikonta (supergroep) ► Amoebozoa (fylum)

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*, *Comatrachia*, *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 (fylum) ► Lobosea (klasse)

LOBOSEA (LOBOSE AMOEBAE, GYMNAMEBAE) - 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 ('Gymnamebae'), 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



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

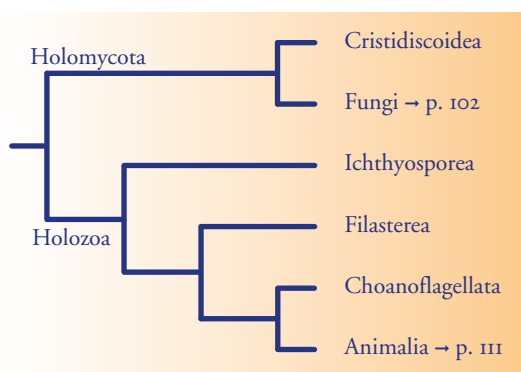
ERIK J. VAN NIEUKERKEN

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: *Amphibocystidium 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*).

CHOANOFAGELLATA - CHOANOFAGELLATEN

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

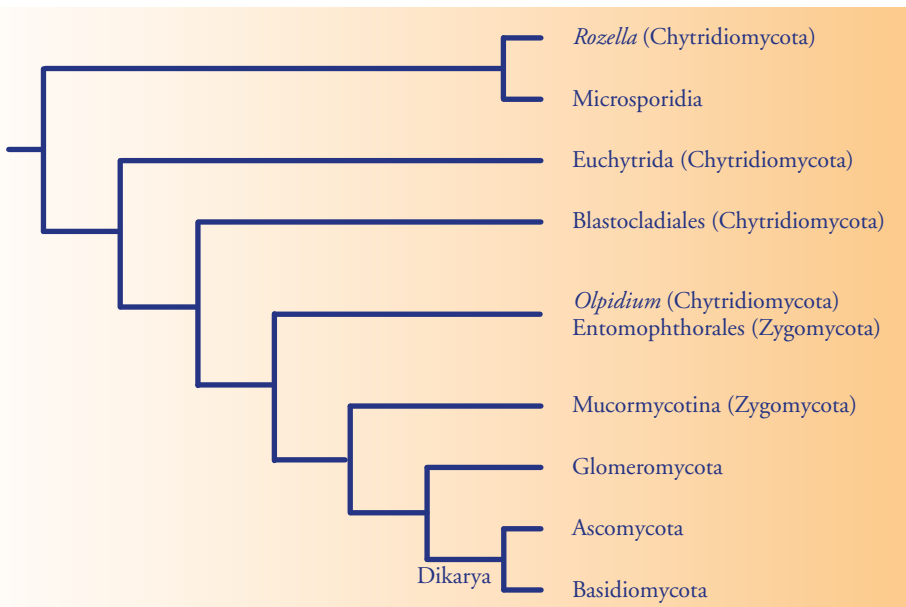
De echte schimmels behoren tot het rijk van de Fungi of Eumycota. Vaak worden ook vertegenwoordigers van de supergroep Chromalveolata (zie boven, o.a. Oomycota) en de hierboven behandelde Eumycetozoa tot het werkveld van de mycologie gerekend.

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-



den ook als korstmossen beschouwd. De basidiomyceten worden onderverdeeld in drie subfyla: Agaricomycotina, Ustilagomycotina en Pucciniomycotina. Het merendeel van de paddenstoelen hoort tot de eerste groep, waaronder plaatjeszwammen (Agaricales), boleten (Boletales) en buisjeszwammen (Polyporales). Tot de Ustilagomycotina behoren de brandzwammen (Ustilaginales), tot de Pucciniomycotina de roestzwammen (Pucciniales, tot voor kort Uredinales). Beide groepen bevatten hoofdzakelijk plantenparasieten.

Daarnaast is van een grote groep schimmels – aangeduid als deuteromyceten (Deuteromycota), Fungi Imperfecti of conidienschimmels – (nog) geen geslachtelijk stadium bekend, hoewel ze fylogenetisch wel tot één van de bovengenoemde fyla behoren. Deze groep is dus geen taxonomische eenheid maar een kunstmatige groep. Voorbeelden van deuteromyceten zijn penseelschimmels *Penicillium* en insectenschimmels *Paeclomyces*.

Het systeem van de schimmels heeft door de moleculaire revolutie ingrijpende veranderingen ondergaan en die veranderingen gaan in hoog tempo door. Twee van de bovengenoemde fyla (Chytridiomycota en Zygomycota) blijken polyfyletisch te zijn in een recente analyse (JAMES ET AL. 2006), zoals ook te zien is in de stamboom hier die gebaseerd is op dat artikel. Te verwachten is dat op grond van moleculaire kenmerken de meeste deuteromyceten tot Ascomycota kunnen worden herleid. Moleculair onderzoek heeft aangetoond dat sommige traditionele groepen paddenstoelen kunstmatige eenheden zijn, zoals de buikzwammen ('gasteromyceten'), plaatjesloze vlieszwammen ('aphyllophorales') en trilzwammen ('phragmobasidiomyceten'). In veel populaire literatuur zijn deze categorieën echter nog steeds in gebruik. Van bijna 100 soorten schimmels is het volledige genoom inmiddels bekend.

Naast de hierboven gegeven formele taxonomische indeling bestaat er een veel gebruikte informele indeling van schimmels in macrofungi (paddenstoelen) en microfungi (schimmels in strikte zin). Deze tweedeling is wel pragmatisch maar niet consequent en valt niet samen met een taxonomische classificatie. De macrofungi omvatten in principe schimmels met macroscopisch goed zichtbare vruchtlichamen, groter dan circa 1 mm. Binnen de basidiomyceten is de scheiding tussen macro- en microfungi eenvoudig. Alle plaatjeszwammen (Agaricales), plaatjesloze vlieszwammen ('aphyllophorales'), buikzwammen ('gasteromyceten') en trilzwammen ('phragmobasidiomyceten') horen tot de macrofungi, hoewel de vruchtlichamen van sommige soorten microscopisch klein zijn. Roestzwammen (Pucciniales) en brandzwammen (Ustilaginales) hebben dikwijls duidelijk waarneembare sporenvormende structuren, maar worden gewoonlijk toch tot de microfungi gerekend. De microfungi omvatten schimmels met vruchtlichamen die kleiner zijn dan 1 mm en gewoonlijk alleen onder de microscoop zichtbaar zijn, alsmede alle schimmels die geen vruchtlichamen vormen (deuteromyceten), hoewel sommige ongeslachtelijke voortplantingsstructuren van deuteromyceten meerdere centimeters groot en met het blote oog goed herkenbaar zijn, zoals insectenschimmels *Paeclomyces*. In de ascomyceten is de scheiding arbitrair. Een wisselend deel wordt tot macrofungi of microfungi gerekend en de scheiding loopt dwars door alle taxonomische groepen.

Het onderscheid tussen micro- en macrofungi wordt vooral gemaakt vanwege de consequenties die hun herkenbaarheid heeft voor de methodologie van onderzoek (MUELLER ET AL. 2004). Onderzoek aan microfungi wordt meestal uitgevoerd in gespecialiseerde laboratoria en is veelal gebaseerd op isolatie van de schimmels zelf of hun DNA uit allerlei substraten (GAMS 1992, LEIJ ET AL. 1995). Macrofungi worden doorgaans geïdentificeerd aan de hand van in het veld verzamelde vruchtlichamen. De vele vrijwilligers in Nederland leveren vrijwel alleen bijdragen aan onderzoek van deze groep. In Nederland worden echter wel steeds meer kleine ascomyceten door amateurs bestudeerd en herkend. Daarmee worden ze geleidelijk ingelijfd bij de macrofungi en verschuift de grens tussen beide groepen. Alleen over macrofungi worden in Nederland systematisch veldgegevens verzameld binnen het karteringsproject van de Nederlandse Mycologische Vereniging en het meetnet bospaddenstoelen als onderdeel van het Netwerk Ecologische Monitoring. Daarom wordt in dit hoofdstuk vooral deze groep belicht, hoewel ze wat diversiteit en ecologische rol betreft zeker niet belangrijker zijn dan microfungi.

Cyclus

De wijze van voortplanting varieert binnen de schimmels sterk en is soms zeer gecompliceerd (ALEXOPOULOS ET AL. 1996). Hier kunnen slechts de belangrijkste processen schematisch worden besproken. Vruchtlichamen van ascomyceten en basidiomyceten (paddenstoelen) produceren vaak enorme aantallen sporen. Deze worden meestal met luchtstromingen verspreid, maar soms spelen bij de verspreiding dieren een belangrijke rol, bijvoorbeeld insecten bij stinkzwammen (Phallales) en zoogdieren bij de ondergrondse vruchtlichamen van truffels (onder andere *Tuber*).

De levenscyclus van de basidiomyceten begint met een eekernige, haploïde spore. Op een geschikt substraat groeit deze spore gewoonlijk uit tot een schimmeldraad met eekernige cellen, het primaire mycelium, dat in het algemeen een korte levensduur heeft. Een primair mycelium kan fuseren met een ander eekernig mycelium en zo een tweekernig (maar nog niet diploïd) mycelium vormen. De secundaire mycelia zijn in principe langlevend en kunnen jaarlijks opnieuw vruchtlichamen vormen. Ze kunnen zeer omvangrijk worden, maar vallen doorgaans op den duur in stukken uit elkaar. Een individuele schimmel kan onder de grond een enorme biomassa hebben. Het grootste levende organisme ter wereld zou een mycelium van een sombere honingzwam *Armillaria ostoyae* (Agaricales) zijn in Noord-Amerika met een oppervlakte van 8,9 km², een geschat gewicht van 605 ton en een leeftijd van 2200 jaar. Een bekend fenomeen is de heksenkring die ontstaat als een mycelium zich in een geschikt milieu ongestoord naar alle zijden kan uitbreiden. In ongestoorde gebieden zijn heksenkringen bekend met een doorsnede van honderden meters en een geschatte ouderdom tot 650 jaar (MICHAEL ET AL. 1985).

Veel schimmels kennen naast een geslachtelijke ook een ongeslachtelijke voortplanting, waarbij het erfelijke materiaal ongewijzigd wordt doorgegeven. Zo vormen zich klonen met identiek genetisch materiaal. Ze kunnen zich verspreiden door ongeslachtelijke sporen, bijvoorbeeld conidiën. Sommige soorten planten zich uitsluitend ongeslachtelijk

voort: men gaat ervan uit dat de arbusculaire mycorrhiza-schimmels (Glomeromycota) het al 460 miljoen jaar zonder seks stellen. Er bestaan ook schimmels met zeer gecompliceerde cycli, waarbij verschillende typen sporen worden gevormd op verschillende gastheren. Deze 'waardwisselende' fungi komen vooral voor bij de plantenparasitaire roestzwammen (Pucciniales).

Ecologie

Fungi hebben geen bladgroen, waardoor ze niet kunnen fotosynthesiseren. Ze zijn voor hun koolstofvoorziening dus altijd afhankelijk van andere organismen (DIGHTON 2003). Op grond van de strategie om koolstof te verwerven kunnen drie functionele hoofdgroepen worden onderscheiden: saprotrofie, mycorrhizavorming en parasitisme. Saprotrofe schimmels leven van de afbraak van dood organisch materiaal. Deuteromyceten en ascomyceten benutten overwegend eenvoudige organische verbindingen afkomstig van de inhoud van plantencellen en dierlijk weefsel. Veel

basidiomyceten zijn gespecialiseerd in de enzymatische afbraak van complexe polymeren, in het bijzonder lignine (GAMAU ET AL. 2007, RAYNER & BODDY, 1988). Dit zijn de belangrijkste bouwstenen van plantaardige celwanden, zoals aanwezig in bijvoorbeeld hout, bladeren en mest van planteneters. Sommige schimmels zijn generalisten, andere zijn gespecialiseerd op de afbraak van specifieke substraten. Zo groeit de sparrenkegelzwam *Strobilurus esculentus* uitsluitend op afgevallen kegels van de fijnspar *Picea abies*, de zeedenmycena *Mycena seynii* alleen op kegels van de zeeden *Pinus pinaster*. Andere fungi, meest ascomyceten, zijn gespecialiseerd in de afbraak van keratine, een belangrijk eiwit in haren, veren, horens en dergelijke. De vogelveerzwam *Onygena corvina* is de enige soort uit deze groep die tot de macrofungi wordt gerekend. Van de 2624 macrofungi die geanalyseerd zijn in het kader van de Rode Lijst (ARNOLDS & VEERKAMP 2008) leven er 1714 (65%) overwegend saprotroof. Daarvan groeien er 1006 (58%) voornamelijk op strooisel en grond, 565 (33%) op hout, 80 (5%) op kruidachtige planten en 63 (4%) op mest.



Basterdwederikroest - *Puccinia pulverulenta*



Seifertia azaleae



Torrubiella op spin



Grote parasolzwam - *Macrolepiota procera*



Gekraagde aardster - *Gastrum triplex*



Gele aardappelbovist - *Scloderma citrinum*



Gele kussentjeszwam - *Hypocrea aureoviridis*



Grote sponszwam - *Sparassis crispa*



Hulstdekselbekertje - *Trochila ilicina*



Rozetkussentjeszwam - *Hypocreopsis lichenoides*



Echte tonderzwam - *Fomes fomentarius*



Paarse eikenkorstzwam - *Peniophora quercina*



Kostgangersboleet - *Pseudoboletus parasiticus* op *Scloderma citrinum*



Kussenvormige jeneverbesroest - *Gymnosporangium tremelloides*

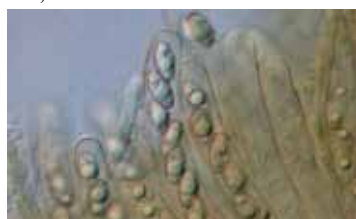


Tinea nigra

Mycorrhizavormende schimmels leven in mutualistische (tot wederzijds voordel strekkende) symbiose met wortels van levende planten. Zij ontvangen suikers van hun waardplanten in ruil voor een efficiënte toevoer van water en nutriënten, in het bijzonder stikstof en fosfor (GIRLANDA ET AL. 2007, SMITH & READ 2008). De taxonomische positie en morfologie van mycorrhizaschimmels zijn divers, evenals de functies voor planten. De twee belangrijkste typen zijn ectomycorrhiza en arbusculaire mycorrhiza. Ectomycorrhiza's worden vrijwel alleen gevormd door macrofungi, vooral basidiomyceten, waaronder bekende paddenstoelen als de vliegenzwam *Amanita muscaria*, eekhoornstjesbrood *Boletus edulis* en hanenkam *Cantharellus cibarius*. Een kleine groep ascomyceten vormt ook ectomycorrhiza, bijvoorbeeld de truffels (onder andere *Tuber*). Van de 2624 geanalyseerde soorten macrofungi in Nederland vormen er ten minste 726 (28%) ectomycorrhiza. Dit type komt vrijwel alleen voor bij bomen en struiken, waarbij de wortels geheel door een schimmelmantel worden omgeven. Arbusculaire mycorrhiza's

worden gevormd door in de bodem levende glomeromyceten. Over de taxonomie en diversiteit van deze schimmels is in Nederland veel minder bekend. Ten opzichte van ectomycorrhiza lijkt het om weinig soorten te gaan, naar schatting enkele tientallen. Het mycelium van deze fungi vormt geen mantel, maar dringt slechts hier en daar de wortels van de gastheer binnen en vormt in de cellen uitwisselingsstructuren (arbuskels), vaak ook opslagorganen voor koolhydraten (vesikels). Deze vorm van symbiose treedt op bij ongeveer 85% van de landplanten, vooral bij kruiden alsmede bij sommige houtige planten. Naast deze twee hoofdtypen zijn er specifieke mycorrhizatypen die voorkomen bij orchideeën en heideachtige planten (VAN DER HEIJDEN & SANDERS 2002).

Parasitaire schimmels onttrekken hun koolstof aan levende organismen. De belangrijkste parasieten horen tot de microfungi. Biotrofe parasieten zijn volledig afhankelijk van levende waardplanten, zoals alle roestzwammen (Pucciniales). Necrotrofe parasieten tasten vooral verzwakte

Vliegenzwam - *Amanita muscaria*Elzenvlag - *Taphrina alni*Inktviszwam - *Clathrus archeri*Krulhaarkelkzwam - *Sarcoscypha austriaca**Microsphaera alphitoides**Phragmidium rubi-idaei*Zeedenmycena - *Mycena seynii*Judasoor - *Auricularia auricula-judae*Kapjesmorielje - *Morchella semilibera*Vossenbesbladgast - *Exobasidium vaccinii*Kaasjeskruidroest - *Puccinia malvacearum**Penicillium chrysogenum*Brede aardtong - *Geoglossum cookeianum*Bruine bekerzwam - *Peziza badia*Kernzwamknopje - *Polydesmia pruinosa*

planten aan en kunnen ook saprotroof leven, bijvoorbeeld een buisjeszwam als de dennenmoorder *Heterobasidion annosum* en een plaatjeszwam als de echte honingzwam *Armillaria mellea*. Veel microfungi en enkele macrofungi zijn biotrofe parasieten op dieren, bijvoorbeeld de ascomycete rupsendoder *Cordyceps militaris*, of op andere schimmels, bijvoorbeeld de kostgangersboleet *Pseudoboletus parasiticus*. Ook zijn er ziekteverwekkende schimmels op mensen, bijvoorbeeld *Candida albicans*. Van de 2624 geanalyseerde macrofungi staan er 84 (4%) bekend als necrotrofe en 29 (1%) als biotrofe parasieten.

De ecologische en economische betekenis van schimmels kan niet worden overschat. Een deel van de soorten wordt als schadelijk ervaren, namelijk indien mensen in het gedrag zijn dan wel voor mensen waardevolle organismen of goederen. De vruchtlichamen van een klein aantal macrofungi, in Nederland een tiental soorten, zijn dodelijk giftig, zoals de groene knolamaniet *Amanita phalloides*. Sommige microschemmels zijn pathogeen voor mensen (bv. *Aspergillus fumigatus* en *Coccidioides*-soorten), andere zijn opportunisten die alleen personen met een verzwakt afweersysteem kunnen infecteren (*Fusarium oxysporum*, *Rhizopus stolonifer*), weer andere produceren gevaarlijke toxines, zoals *Aspergillus flavus* (aflatoxine) en *Fusarium sporotrichoides* (trichothecenen). Houtafbreekende schimmels veroorzaken schade aan houten constructies en gebruiksvoorwerpen. Daarom moet hout in contact met de buitenlucht worden verduurzaamd door verf of andere middelen. De meest beruchte schimmel in gebruikshout is de echte huiszwam *Serpula lacrymans* die in staat is om in enkele jaren vloeren en funderingen te ondermijnen. Parasitaire schimmels kunnen grote economische schade veroorzaken in de land- en bosbouw (ZADOKS 2008). Een voorbeeld is de in Nederland algemene gele roest, die veroorzaakt wordt door *Puccinia striiformis*. Deze wereldwijd verspreide roestzwam tast de bladen aan van granen met op de bovenzijde van het blad lichtgele tot oranje sporenhooptjes. De ziekte kan alleen bestreden worden door gebruik van de modernste rassen of de inzet van bestrijdingsmiddelen. Problematisch is dat de roestschimmel resistentie van de granen snel weet te doorbreken, zodat er steeds weer nieuwe rassen ontwikkeld moeten worden.

De positieve aspecten van schimmels overheersen echter. Ze zijn alomtegenwoordig en terrestrische ecosystemen zijn vanaf het begin van de kolonisatie van het land zonder deze organismen ondenkbaar. Zonder de afbraak van houtbestanddelen en andere complexe organische stoffen door schimmels zouden stofkringlopen spoedig tot stilstand komen (DIGHTON 2007). De wijde verbreiding van mycorrhiza indiceert het belang van deze vorm van symbiose voor de plantengroei. Algemeen wordt aangenomen dat de verovering van het land door de voorlopers van de huidige planten slechts mogelijk was dankzij de symbiose met arbusculaire mycorrhizaschimmels. Parasitaire schimmels spelen een belangrijke rol bij de regulering van populaties van planten en in mindere mate dieren. Daarnaast zijn er specifieke producten die uit schimmels worden geoogst. De bekendste voorbeelden zijn eetbare paddenstoelen die zowel uit natuurlijke ecosystemen als in cultuur kunnen worden verkregen, zoals de gekweekte champignon *Agaricus bisporus*

(gecultiveerd, maar ook gevestigd), oesterzwam *Pleurotus ostreatus* (gecultiveerd, maar ook gevestigd) en hanenkam *Cantharellus cibarius* (nog niet in cultuur). Enkele inheemse plaatjeszwammen ('paddo's') bevatten psychoactieve stoffen en worden als geestverruimend middel gebruikt, bijvoorbeeld het puntig kaalkopje *Psilocybe semilanceata*. Zeer belangrijk is de productie van antibiotica, bijvoorbeeld penicilline uit het deuteromycetengenus *Penicillium*. Voor de bereiding van brood en alcoholische dranken zijn gisten *Saccharomyces* essentieel.

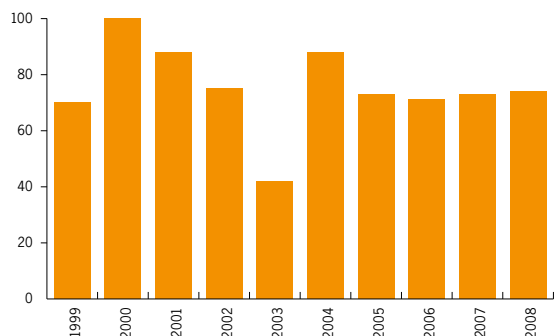
Diversiteit

Wereldwijd zijn er bijna 100.000 soorten beschreven (HAWKSWORTH 2001). Schattingen van het werkelijke aantal soorten kennen een grote onzekerheidsmarge. Vaak wordt het getal genoemd van 1,5 miljoen soorten wereldwijd en de hoogste schatting geeft aan dat er mogelijk tien miljoen soorten bestaan (HAWKSWORTH 2001). In Nederland zijn momenteel ruim 10.300 gevestigde soorten bekend, waarvan ruim 4000 macrofungi, ruim 5350 microfungi en 950 soorten korstmossen, maar dit aantal zal bij intensiever onderzoek nog sterk stijgen, vooral bij de microfungi. Formeel zijn hiervan circa 1200 soorten macrofungi in Nederland nog niet-gevestigd omdat ze pas de laatste tien jaar zijn geregistreerd. Aangenomen mag worden dat meer dan 95% van deze soorten reeds langer aanwezig is, maar dat ze niet eerder zijn opgemerkt. Daarom worden ze in deze bijdrage wel tot de gevestigde soorten gerekend. Onder de gevestigde soorten bevinden zich circa 150 exoten. Op grond van Nederlands materiaal zijn tientallen micro- en macrofungi beschreven. De meeste nieuwe soorten macrofungi zijn beschreven tussen 1970 en 2000 in de plaatjeszwammen (Agaricales), vooral in de genera satijnzwam *Entoloma*, vezelkop *Inocybe*, franjehoed *Psathyrella* en inktzwam *Coprinus*. Een actueel overzicht van deze soorten is niet voorhanden. Er is nooit speciale aandacht besteed aan het behoud van typelocaties. Een deel van de in Nederland beschreven soorten is (nog) niet elders gevonden en dus potentieel endemisch.

Voorkomen

Schimmels zijn alomtegenwoordig in alle ecosystemen, maar schaars in aquatische systemen; daar komen uitsluitend microfungi voor. Over aquatische fungi is in Nederland zeer weinig bekend. De kennis over de verspreiding en diversiteit van terrestrische saprotrofe microfungi is fragmentarisch omdat deze berust op een beperkt aantal isolaten uit vooral landbouwgronden (DOMSCH ET AL. 2007, GAMS 1992). Naar schatting 1000-2000 soorten microfungi zijn plantenpathogenen, waarvan zo'n 100 soorten bodemgebonden zijn en de rest bovengrondse plantendelen aantast. Slechts een klein aantal van deze pathogenen is landbouwkundig van groot belang.

We beperken ons verder tot de macrofungi, die alleen aanwezig zijn in terrestrische ecosystemen. De soortenrijkste gebieden zijn te vinden in het rivierengebied, het Zuid-Limburgse heuvelland en op de hogere zandgronden. Uit sommige kilometerhokken in deze streken zijn meer dan 700 soorten bekend (JALINK 1999). Het soortenaantal wordt echter niet zozeer bepaald door bodemomstandigheden als wel door de aanwezigheid van oude, ongestoorde bossen.

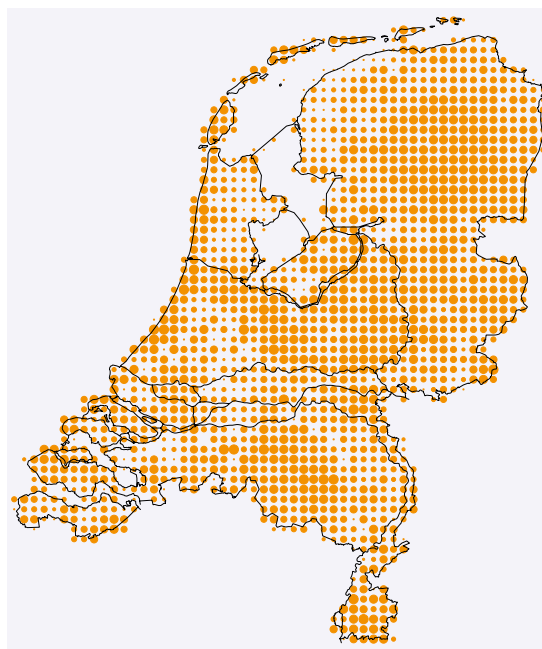


De diversiteit van macrofungi wordt gewoonlijk bepaald op een oppervlakte van 1000 m² omdat individuele mycelia vaak vele vierkante meters groot zijn. Op voedselarme zandgronden worden in naaldbossen gemiddeld 72 soorten macrofungi gevonden op een oppervlakte van 1000 m² en in loofbossen 110 soorten (VEERKAMP 2005). Het rijkst aan soorten zijn oude loofbossen op basenrijke leem met gemiddeld 154 soorten (maximaal 198) per 1000 m². Gemiddeld groeit ongeveer de helft van de soorten op houtige substraten. Ook schrale graslanden kunnen met 50-65 soorten per 500 m² rijk zijn aan soorten macrofungi, voornamelijk saprotrofe soorten op strooisel, humus en op mest van grazers (ARNOLDS 1981). Het aantal soorten macrofungi is gering op voedselrijke, gestoorde bodems, bijvoorbeeld in akkers.

Voor- en achteruitgang van soorten is alleen gedocumenteerd voor macrofungi. Voor de meest recente Rode Lijst zijn 2624 soorten in beschouwing genomen. Daarvan staan er 1619 (62%) op de Rode Lijst, waaronder 171 soorten die sinds 1988 niet meer in Nederland zijn waargenomen en als verdwenen worden beschouwd (ARNOLDS & VEERKAMP 2008). De belangrijkste oorzaak voor de achteruitgang van paddenstoelen is tegenwoordig vermeting, terwijl ook verzuring en verdroging hun tol eisen. Daarnaast hebben veel soorten baat bij specifieke beheersmaatregelen (KEIZER 2003).

Voor de macrofungi is het aantal bekende soorten sinds de standaardlijst uit 1995 (ARNOLDS ET AL. 1995) gestegen van 3488 tot 4745 medio 2008 (digitale standaardlijst Nederlandse Mycologische Vereniging, www.mycologen.nl). De veranderingen voor de belangrijkste taxonomische groepen zijn in de tabel weergegeven. Hierbij zijn de kunstmatige groepen binnen de basidiomyceten nog wel onderscheiden. De toename van het aantal basidiomyceten met 13% wordt veroorzaakt door diverse factoren: intensiever veldonderzoek, opsplitsing van soorten op grond van taxonomische studies en nieuwe vestigingen in Nederland. Waarschijnlijk is de laatste factor het minst van belang. De grote toename van het aantal phragmobasidiomyceten is vooral te danken aan de sterk toegenomen aandacht van veldmycologen voor kleine en onopvallende fungi. Dit verklaart ook de enorme toename van het aantal geregistreerde ascomyceten, waarbij tevens een verschuiving heeft plaatsgehadt van de begrenzing van macrofungi naar steeds minder opvallende soorten. Het einde hiervan is nog niet in zicht. Uiteindelijk valt te verwachten dat het aantal ascomyceten het aantal basidiomyceten in Nederland zal overtreffen.

Recente vestigingen door areaaluitbreiding of aanvoer vanuit andere streken zijn slechts voor weinig macrofungi



◀◀ Trenddiagram bospaddenstoelen (macrofungi). Jaarlijkse gemiddelde trend van alle gemeten soorten in het meetnet. Bron: Nederlandse Mycologische Vereniging & CBS.

◀ Aantal waargenomen soorten paddenstoelen per 5x5 km tot en met 2009. Exponentieel geschaald; grootste stip: 833-1663 soorten. Bron: Nederlandse Mycologische Vereniging.

goed gedocumenteerd, bijvoorbeeld voor de spectaculaire inktviszwam *Clathrus archeri* die bij toeval in 1914 vanuit Australië in de Vogezen is ingevoerd, in 1973 ons land heeft bereikt en thans volledig is gevestigd. Ook onder de plantenpathogene microfungi zijn enkele bekende voorbeelden. De veroorzaker van de iepenziekte ('Dutch elm disease'), *Ophiostoma novo-ulmi*, die in Europa tot een massaal afsterven van iepen *Ulmus* heeft geleid, is een bastaard tussen de Aziatische soort *O. himal-ulmi* (ingevoerd omstreeks 1915) en de in Europa en Noord-Amerika voorkomende *O. ulmi*.

Determinatie

Macrofungi: BREITENBACH & KRÄNZLIN 1984-2005. Plaatjeszwammen in wijde zin: BAS ET AL. 1988-2005, KNUDSEN & VESTERHOLT 2008.

Microfungi: ELLIS & ELLIS 1997, 1998. Plaatjesloze vlieszwammen, buikzwammen, trilzwammen: JÜLICH 1984, HANSEN & KNUDSEN 1997. Ascomyceten gerekend tot de macrofungi: HANSEN & KNUDSEN 2000.

Tabel

Veranderingen in bekende aantallen soorten van enkele groepen macrofungi in Nederland tussen 1995 en 2008 (naar ARNOLDS ET AL. 1995 en de interactieve soortenlijst van de Nederlandse Mycologische Vereniging (www.mycologen.nl)).

Taxonomische groep	Aantal soorten Standaardlijst 1995	Aantal soorten met aanvullingen tot 2008	Toename aantal soorten in %
Macrofungi totaal	3488	4745	36
Basidiomycota	2709	3063	13
<i>Agaricales</i>	1985	2207	11
<i>Aphylliphorales</i>	547	638	16
<i>Gasteromyceten</i>	95	96	1
<i>Phragmobasidiomyceten</i>	82	122	49
Ascomycota	779	1682	116

LICHENES - KORSTMOSSEN

LAURENS B. SPARRIUS & ANDRÉ APTROOT

NEDERLAND 947 gevestigd (waarvan 4 exoten)
WERELD ca. 17.500 beschreven

Korstmossen of lichenen zijn een symbiose van twee organismen: een schimmel en een alg of cyanobacterie. De schimmel betreft een deel van zijn voedingsstoffen uit levende algen. Een korstmos krijgt de naam van de schimmel, die meestal een ascomyceet is. Binnen de korstmossen zijn er veel minder algen- dan schimmelsoorten; veel soorten delen dus dezelfde algensoort. De algensoorten behoren tot verschillende groepen groenwieren, o.a. de Trebouxiaceae in de Chlorophyceae en *Trentepohlia* in de Ulvophyceae. Een eenduidige afgrenzing tussen korstmossen en andere schimmels is niet te maken, al is het maar omdat in sommige genera zowel saprofytische schimmels als korstmossen voorkomen. Ook zijn er soorten waarvan sommige exemplaren een deel van hun levenscyclus als korstmos leven en een ander deel als saprofyt. Een bijzondere groep schimmels, zowel ascomyceten als basidiomyceten, parasiteert op echte korstmossen. Deze soorten worden vaak bestudeerd door lichenologen. Bijna alle soorten komen op het land voor. Ongeveer een derde van de Nederlandse soorten leeft als epifyt op bomen. De andere soorten leven op de grond, hout of steen. Sommige soorten groeien rond de vloedlijn op zeedijken of op stenen in beekjes.

Cyclus

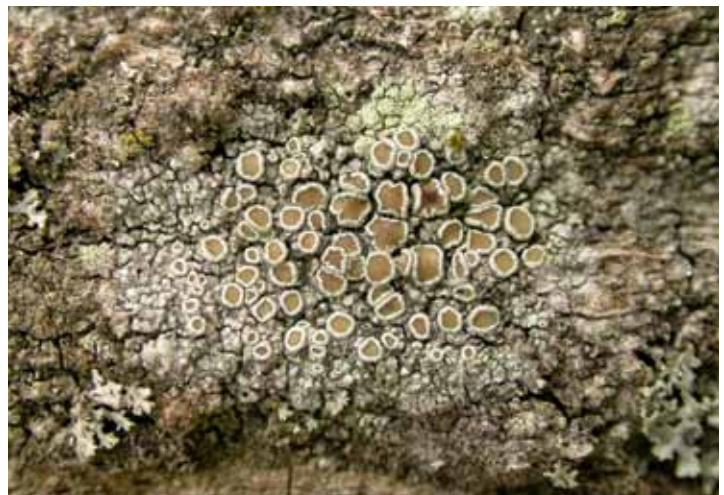
Binnen de korstmossen zijn er twee duidelijke vormen van verspreiding: vegetatief en met schimmelsporen. Omdat een korstmos uit twee organismen bestaat, zijn in de loop van de evolutie steeds meer soorten ontstaan die zich hoofdzakelijk verspreiden met fragmenten waarin schimmel en algen samen aanwezig zijn. Dat gebeurt bij veel soorten met fijn poeder (sorediën). De meeste lokale populaties van deze soorten zijn dus klonaal ontstaan. Korstmossen die zich generatief vermenigvuldigen, kunnen dat alleen met schimmelsporen doen. Ze hebben in hun levenscyclus één moeilijk moment: het punt dat een gekiemde schimmelspore een geschikte alg moet vinden. Het voornaamste probleem is dat een van de algemeenste algengenera in korstmossen (*Trebouxia*) niet vrijlevend voorkomen. Een korstmos kan daarom gewoonlijk alleen ontstaan uit een schimmelspore als de alg afgepakt wordt van een ander korstmos, bijvoorbeeld van een exemplaar in slechte conditie of de sorediën van een andere soort. Als dat gelukt is, wordt de alg ingekapseld en voorzien van zuigdraden (haustoriën) die suikers uit het cytoplasma opnemen. De alg blijft in leven en de cellen kunnen zich delen terwijl het korstmos groeit. Er zijn korstmossoorten waarbij

▼
Eikenmos
Evernia prunastri

▶▶
Gelobde geelkorst
Candelariella medians

▼▼
Sierlijk rendiermos
Cladonia ciliata

▶▶
Witte schotelkorst
Lecanora chlorotera



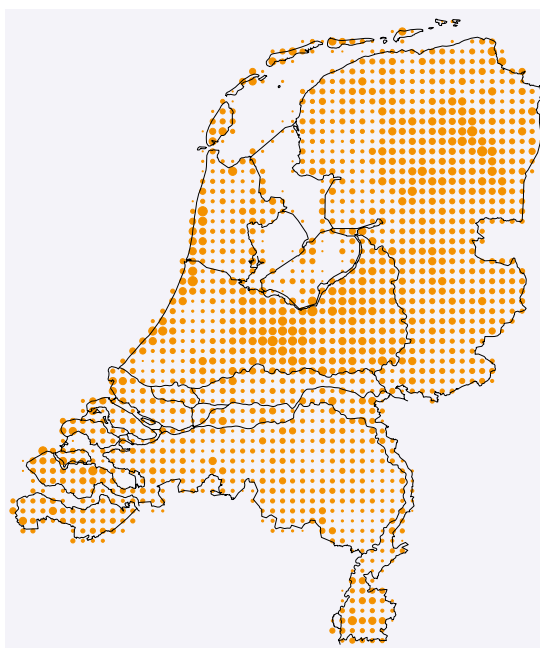
nog nooit een vruchtlichaam is gevonden en deze verspreiden zich dus uitsluitend vegetatief. Een voorbeeld is gewone poederkorst *Lepraria incana*, een soort die op bijna elke wat oudere boom in West-Europa voorkomt. Enkele korstmossen zijn snelle groeiers; dit zijn vaak grotere soorten en die kunnen in Nederland tot zo'n 2 cm per jaar groeien waarbij ze een levensduur van 20 tot 30 jaar hebben. Er zijn ook kortlevende soorten die hun hele levenscyclus in één seizoen volbrengen en die veel sporen produceren. De meeste korstmossen groeien echter zeer langzaam, met name de soorten op steen. Landkaartmossen *Rhizocarpon* groeien bijvoorbeeld een fractie van een mm per jaar en kunnen soms meer dan 100 jaar oud worden.

Ecologie

Korstmossen nemen hun voedsel op via het gehele oppervlak. Er zijn geen speciale wortels of een vaatstelsel dat voor transport van voedingsstoffen zorgt. De meeste korstmossen leven van stoffen die in regenwater opgelost zitten en daarbij is fosfaat meestal beperkend voor de groei. Op bomen wordt een deel van het voedsel gevormd door afbraakproducten van de schors. Op steen komt voedsel vrij door vertering van het steenoppervlak onder invloed van licheenzuren. In tegenstelling tot wat mensen soms denken, zijn korstmossen onschadelijk voor de bomen waarop ze groeien. Wel kunnen korstmossen steenoppervlakken ontzien, bijvoorbeeld kalkstenen ornamenten op gebouwen, doordat ze zich gedeeltelijk in het steen hechten. Bij het schoonmaken raakt het steenoppervlak daardoor beschadigd. Korstmossen worden gebruikt als milieu-indicator voor zure regen en ammoniak. In Nederland worden door een aantal provincies de effecten van ammoniak op natuur met korstmossen gemeten.

Diversiteit

In totaal zijn 17.500 korstmossoorten beschreven, maar er worden er nog wel 10.000 extra verwacht (LÜCKING ET AL. 2009). Voor Nederland zijn 947 gevestigde en vier niet-gevestigde soorten bekend (APTROOT ET AL. 2008). Deze groep is onder te verdelen in Basidiomycota (*Agaricomycotina*) met drie korstmossoorten en negen korstmosparasieten en Ascomycota met 787 korstmossoorten en 148 korstmosparasieten. Er zijn 11 korstmossoorten van Nederlandse exemplaren beschreven: *Bacidia adastrata*, *Bacidia brandii*, *Bacidia neosquamulosa*, *Catillaria nigroisidiata*, *Cladonia monomorpha*, *Collembosidium chlorococcum*, *Fellhenara viridisorediata*, *Lecanora compallens*, *Lecanora barkmaniana*, *Lecanora sinuosa* en *Protoparmelia hypotremella*.



▲ Aantal waargenomen soorten korstmossen per 5x5 km tot en met 2009. Kwadratisch geschaald; grootste stip: 204-257 soorten.
Bron: Bryologische en Lichenologische Werkgroep.

Voorkomen

De duinen, hogere zandgronden en het Zuid-Limburgse heuvelland zijn het rijkst aan korstmossoorten (VAN HERK ET AL. 2005). Korstmossen komen vooral op steen in een mozaïekpatroon voor en omdat de soorten langzaam groeien is er weinig concurrentie. Er kunnen tot wel 25 soorten per m² groeien. Dit is bijvoorbeeld het geval op granietblokken langs zeedijken en op hunebedden. Een individueel thallus (korstmosplant) neemt meestal 5-10 cm² in beslag; per m² kan het dan om enkele honderden exemplaren gaan. Door klimaatverandering en vermesting zijn 122 korstmossoorten verdwenen uit Nederland. De landelijke verspreiding van een groot aantal op bomen groeiende soorten wordt voor een belangrijk deel bepaald door patronen in stikstofdepositie. Verder zijn warmteminnende soorten de afgelopen 20 jaar steeds algemener geworden, met name in binnensteden. In gebieden waar door zure regen tot in de jaren 1980 nauwelijks korstmossen voorkwamen, zijn ze teruggekomen. Zo is in de provincie Utrecht het aantal soorten op bomen bijna verdubbeld over de periode 1981-2001 (VAN HERK 2001). Daarnaast zijn 197 soorten nieuw in Nederland gevonden sinds 1980. Dit heeft alles te maken met toegenomen aandacht van onderzoekers voor korstmossen (APTROOT & SPARRIUS 2008).

Determinatie

WIRTH 1995, DOBSON 2005, VAN HERK & APTROOT 2005, SMITH ET AL. 2009.

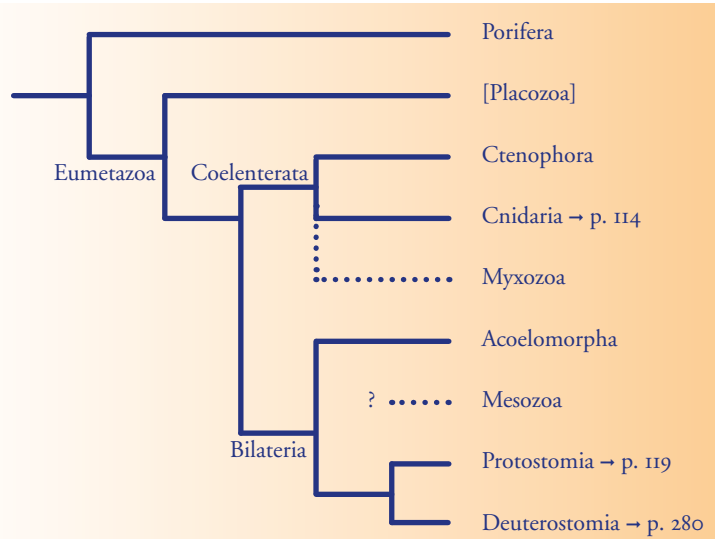
Unikonta (supergroep) ► Opisthokonta ► Animalia

ANIMALIA - DIEREN

ERIK J. VAN NIEUKERKEN

NEDERLAND 27.758 gevestigd (waarvan ca. 655 exoten)
 WERELD ca. 1.487.135 beschreven

Deze meercellige dieren, ook bekend onder de naam Metazoa, zijn meercellige organismen zonder chloroplasten, die leven van organisch voedsel. Ze zijn opgebouwd uit ten minste twee cellagen: ectoderm en entoderm. De voortplanting is in principe geslachtelijk. Uit de diploïde cellen ontstaan tijdens de meiose (reductiedeling) haploïde gameten: sperma- of eicellen. Samensmelting daarvan (bevruchting) leidt tot de diploïde zygote, die uitgroeit tot de zogenaamde blastula, een bolletje cellen. Dit bolletje stulpt bij het verder uitgroeien in tot een zakje, de gastrula. Hieruit groeit het jonge dier. De basale fyta zijn de sponzen (Porifera), Placozoa (één of twee soorten in de tropen), ribkwallen (Ctenophora), holtedieren (Cnidaria) en Myxozoa. Alle overige dieren horen tot de Bilateria, de tweezijdig symmetrische dieren. De stamboom schetst de verwantschappen zoals die onder andere recent zijn bevestigd door fylogenetisch onderzoek met grote DNA-datasets (PHILIPPE ET AL. 2009). Deze methode bevestigt traditionele opvattingen, nadat eerdere moleculaire studies de monofylie van de sponzen en de Coelenterata onderuit hadden gehaald. De positie van de Myxozoa is nog onduidelijk; sommige auteurs beschouwen ze als gereduceerde holtedieren (Cnidaria). De grote groep Bilateria wordt verdeeld in twee grote groepen, de Protostomia en Deuterostomia, gebaseerd op het lot van de embryonale mond (de blastopore): bij Protostomia wordt daaruit



later de echte mond gevormd, bij de Deuterostomia ontstaat daaruit de anus en wordt een nieuwe mond gevormd. Het fylum Acoelomorpha, recent afgescheiden van de Platyhelminthes, staat buiten deze twee hoofdgroepen (maar binnen de Bilateria), en de positie van de sterk gereduceerde Mesozoa is onduidelijk.



Sponzen - Porifera



Holtedieren - Cnidaria



Myxozoa



Platwormen - Platyhelminthes



Raderdieren - Syndermata



Kelkdierjes - Entoprocta



Mosdierjes - Ectoprocta



Hoefijzerwormen - Phoronida



Snoerwormen - Nemertea



Ringwormen - Annelida



Weekdieren - Mollusca



Nematoden - Nematoda



Beerdierjes - Tardigrada



Geleedpotigen - Arthropoda



Stekelhuidigen - Echinodermata



Chordadieren - Chordata

Animalia ► Porifera (fylum)

PORIFERA - SPONZEN

NICOLE J. DE VOOGD

NEDERLAND 22 gevestigd (waarvan 7 exoten)

WERELD ca. 8370 beschreven

Eenvoudig gebouwde dieren met weinig differentiatie van de cellen en zonder organen. Sponzen bestaan uit een verzameling gespecialiseerde cellen die liggen in een gelatineuze massa. De cellen zijn gerangschikt rond één of meer centrale holten met in- en uitstroomopeningen. Trilhaarcellen (choanocyten) zorgen voor watertransport. Deze massa cellen wordt ondersteund door een skelet van collageen-fibrillen, sponsvezels en een inorganisch skelet bestaande uit kleine deeltjes van kalk of kiezel (spicula). De lichaamsbouw is zeer variabel – dunne korstjes, buisvormig, massief of globulair – en het lichaam wordt altijd vastgezet aan een hard substraat. Het fylum sponzen omvat drie recente klassen: kalksponzen (Calcarea), glassponzen (Hexactinellida) en hoornsponzen of kiezelsponzen (Demospongia). Alle soorten zijn sessiele aquatische bodemdieren en komen in zoet, brak en zout water voor.

waterkolom uitgestoten, maar bij andere soorten alleen de spermacellen die vervolgens de eicellen bereiken doordat ze met de waterstroom door de instroomopeningen van de spons worden opgenomen. De eieren ontwikkelen zich tot larven, die meestal vrij in het water zweven, maar soms blijft de larve enige tijd in de moederspons. Uiteindelijk vestigen de larven zich op de bodem. Naast de geslachtelijke voortplanting kunnen sponzen zich op drie manieren ongeslachtelijk vermeerderen. Ten eerste kan elke afzonderlijke cel uitgroeien tot een nieuw individu (regeneratie). Daarnaast vindt er aan de buitenkant van de spons knopvorming plaats, waarbij de knoppen loslaten of afbreken en vervolgens uitgroeien tot een nieuw individu. Ten derde kan er binnen in de spons een gemmula ontwikkelen. Deze gemmulae zijn zeer goed bestand tegen uitdroging en bevriezing en met name zoetwatersoorten produceren ze om tijdelijke droogvallen van hun habitat en de winter te overleven. Sponzen worden in Nederland hoogstens twee jaar oud, maar in gebieden waar de watertemperatuur niet drastisch fluctueert, zoals in koraalriffen en in de diepzee, kunnen ze honderden jaren oud worden.

► Zoetwaterspons
Spongilla lacustris



Cyclus

Sponzen vertonen geslachtelijke voortplanting, waarbij soms sprake is van gescheiden geslachten, maar meestal van hermafrodieten. De individuen hebben in het laatste geval gelijktijdig beide geslachten of ze zijn afwisselend mannelijk en vrouwelijk. De ei- en spermacellen kunnen uit alle cellen ontstaan, maar spermacellen ontstaan meestal uit kraagcellen en eicellen uit gespecialiseerde voortplantingscellen. Bij sommige soorten worden beide celtypen in de

Ecologie

Sponzen komen aan hun voedsel door grote hoeveelheden water door hun lichaam te transporteren en er voedseldeeltjes uit te filteren. Door minuscule openingen in de lichaamswand wordt water naar binnen gezogen, dat via de uitstroomopeningen (oscula) de spons weer verlaat. Bacteriën, virussen, opgelost organisch materiaal en zuurstof worden door speciale cellen als voedsel opgenomen. De zoetwaterspons *Spongilla lacustris* heeft algen in het lichaam die voedingsstoffen produceren met behulp van zonlicht. Zoutwatersoorten kunnen dergelijke samenlevingsverbanden aangaan met cyanobacteriën, bacteriën, macroalgen en soms dinoflagellaten. Sponzen produceren een grote verscheidenheid aan secundaire metabolieten of biologisch actieve stoffen om zich onder andere te beschermen tegen predatoren en ziekten. Veel van deze stoffen hebben potentie als farmaceutische producten of als biochemische hulpmiddelen met een groot aantal praktische toepassingen. In de jaren 1950 was het eerste medicijn uit zee afkomstig uit een spons en wordt nog steeds op de markt gebruikt als antiviraal medicijn en tegen een bepaalde vorm van leukemie. Sindsdien zijn meer dan 4000 verschillende stoffen uit meer dan 500 soorten sponzen geïsoleerd. Veel van deze stoffen worden momenteel onderzocht voor hun potentie als medicijn. Van de hoornige vezels van sommige sponsensoorten (uit de genera *Hippospongia* en *Spongia* die niet in Nederland voorkomen) worden badsponzen gemaakt, deze sponzen hebben geen skeletdelen van glas of kalk.

▼ Geweispons
Haliclona oculata



Diversiteit

Wereldwijd zijn bijna 8500 soorten beschreven, maar het dubbele aantal, 18.000, wordt verwacht (HOOPER & VAN SOEST 2002; VAN SOEST ET AL. 2010). In Nederland komen 22 gevestigde soorten voor, waarvan zeven exoten (VAN SOEST ET AL. 2007).

Voorkomen

De meeste sponzen worden aangetroffen in de kustwateren en grote brakke inlandse wateren. Met name de Oosterschelde en de Waddenzee zijn rijk aan soorten. Eén soort, *Spongilla lacustris*, is algemeen in zoet water. Sinds 1980 zijn er zes soorten nieuw voor Nederland gemeld (waarvan vier niet-gevestigde soorten). Het betreft hier soorten die

ons land hebben kunnen bereiken door een toename in de gemiddelde wintertemperatuur en door mee te liften met geïmporteerd oesterbroed.

Determinatie

Zoetwatersoorten: EGGERS & EISELER 2007. Mariene soorten: VAN SOEST ET AL. 2008.

Animalia ▶ Ctenophora (fylum)

CTENOPHORA - RIBKWALLEN

ARJAN GITTENBERGER

NEDERLAND 3 gevestigd (waarvan 1 exoot)
WERELD 166 beschreven

Kleine doorzichtige, kwalachtige organismen, die voorzien zijn van acht rijen plaatjes (ribben), die bestaan uit samengegroeide trilharen die voor de voortbeweging zorgen. Netelcellen ontbreken. Er is een darmholte met één opening, die zowel de mond als de anus is. Ribkwallen komen voor in het mariene (ook brakke) milieu en bevinden zich hun hele leven in de waterkolom en hebben dus geen poliepstadium zoals bijvoorbeeld veel kwallen (Scyphozoa) dat wel hebben.

Cyclus

De meeste ribkwallen zijn tweeslachtig en planten zich uitsluitend geslachtelijk voort. De bevruchting vindt extern plaats nadat alle geslachtscellen via de mondopening in het water worden vrijgelaten (HARRIS 1996). Hierbij ontstaan kleine larven die meteen al sterk op volwassen dieren lijken.

Ecologie

Alle ribkwallen zijn predatoren, hoewel sommige soorten naast het voornamelijk dierlijke voedsel ook nog kleine hoeveelheden algen eten (HARRIS 1996). Bij één Nederlandse soort, de zeedruif *Pleurobrachia pileus*, zijn twee lange tentakels aanwezig met gespecialiseerde kleefcellen voor het vangen van plankton dat daarna via trilharen naar de mond wordt verplaatst. De overige soorten in Nederland gebruiken geen tentakels om hun prooi te vangen. Zij gebruiken hun relatief grote mondopening waarmee ze veel grotere organismen kunnen vangen dan de zeedruif. Ook andere ribkwallen behoren tot hun prooi. Zo jaagt het komkommerkwalletje *Beroë gracilis* actief op zeedruiven. De in Nederland geïntroduceerde Amerikaanse langlobribkwal *Mnemiopsis leidyi* kan zich, in vergelijking met de andere Nederlandse ribkwallen, veel sneller uitbreiden en daarbij relatief erg veel plankton, waaronder visseneieren, opeten. Vooral in gebieden waar het ecosysteem al onstabiel is, bijvoorbeeld door overbevissing, kan deze soort zeer grote ecologische schade veroorzaken waarbij totale visstanden instorten en daardoor zelfs dolfinnen en zeehonden in aantal dalen. Dit is al op verschillende plekken waar de soort is geïntroduceerd gebeurd, bijvoorbeeld in de Zwarte Zee (BILIO & NIERMANN 2004, KIDEYS 2002). De impact van deze exoot in Nederlandse wateren (FAASSE & BAYHA 2006) is onbekend aangezien de ecologische schade die deze soort veroorzaakt hier nog onvoldoende is onderzocht.

Diversiteit

In totaal zijn er wereldwijd ongeveer 200 soorten bekend, waarvan er 166 zijn beschreven (CHAPMAN 2009). In Nederland

komen drie gevestigde soorten voor. De zeedruif *Pleurobrachia pileus* en het komkommerkwalletje *Beroë gracilis* komen hier van nature voor. De derde soort betreft een invasieve exoot, de Amerikaanse langlobribkwal *Mnemiopsis leidyi*, die afkomstig is van de Atlantische kust van het continent Amerika. Deze soort is hier nog maar sinds 2006 bekend (FAASSE & BAYHA 2006), maar wordt door zijn zeer brede verspreiding en talrijkheid al wel tot de gevestigde fauna gerekend. Daarnaast zijn er drie niet-gevestigde soorten gemeld, waarvan twee inheems voor Noordwest-Europa zijn en incidenteel langs onze kust voorkomen.

Voorkomen

Ribkwallen komen wereldwijd voor in zout tot brak water. De meeste soorten drijven hierbij in grote groepen in open zee mee met de stroming en hebben daardoor zeer grote verspreidingsgebieden. In Nederland komen ribkwallen, afhankelijk van het seizoen, in alle kustwateren in zeer grote dichtheden voor. In 2009 werd de geïntroduceerde Amerikaanse langlobribkwal *Mnemiopsis leidyi* langs de volledige Nederlandse kust vanaf de jachthaven van Breskens in Zeeuws-Vlaanderen tot en met de Eemshaven in Groningen, in hoge dichtheden van enkele tientallen tot honderden per m³ waargenomen (gegevens Stichting Anemoon).

Determinatie

GREVE 1975, HAYWARD & RYLAND 1995, FAASSE & BAYHA 2006.

▼ Amerikaanse langlobribkwal
Mnemiopsis leidyi



Animalia ► Cnidaria (fyllum)

CNIDARIA - HOLTEDIEREN, NETELDIEREN

WIM VERVOORT & ARJAN GITTENBERGER

NEDERLAND 132 gevestigd (waarvan ruim 10 exoten)
WERELD ca. 8500 beschreven

Holtedieren zijn te herkennen aan het bezit van netelcellen, die gebruikt worden om voedsel te vangen en ter verdediging. De dieren zijn radiaal symmetrisch en hebben een vastzittend poliepstadium (in alle groepen) en een vrijzwemmend meduse- of kwalstadium (niet bij de Anthozoa). Het medusestadium is waarschijnlijk ontstaan bij de voorouder van de Medusozoa (zie stamboom). Het poliepstadium kan secundair verloren zijn, zoals bij de kwallen. Alle soorten zijn carnivoor. Holtedieren worden verdeeld in vier klassen:

bloem dieren (Anthozoa), hydroïdpoliepen en staatkwallen (Hydrozoa), zeewespen (Cubozoa; niet in Nederland, wereldwijd 36 beschreven soorten), en kwallen (Scyphozoa). Deze worden, met uitzondering van de niet in Nederland voorkomende Cubozoa, hieronder apart behandeld.



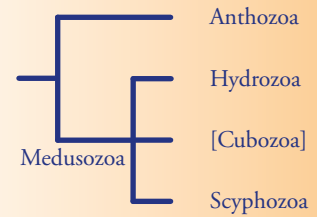
Bloemdieren - Anthozoa



Hydroïdpoliepen - Hydrozoa



Kwallen - Scyphozoa



Animalia ► Cnidaria (fyllum) ► Anthozoa (klasse)

ANTHOZOA - BLOEMDIEREN (ZEEANEMONEN & KORALEN)

ARJAN GITTENBERGER

NEDERLAND 13 gevestigd (waarvan 2 exoten)
WERELD ca. 5000 beschreven

Solitaire of kolonievormende dieren die zich onderscheiden van de meeste andere holtedieren (Cnidaria) door het feit dat ze geen kwalstadium hebben (HARRIS 1996). Netelcellen zijn zowel in het ento- als het ectoderm aanwezig. De darmholte wordt door septen in compartimenten verdeeld. Een in- en/of uitwendig skelet van kalk of chitineuze of hoornachtige stoffen kan aanwezig zijn. Tot de bloemdieren behoren de zeeanemonen en de koralen, inclusief zeeveren en dodemansduimen. Behalve één zachte koraalsoort, de dodemansduim *Alcyonium digitatum*, zijn alle bloemdieren in Nederland zeeanemonen (Actiniaria). Alle soorten leven in het mariene milieu.

voort door het afsnoeren van delen van hun lichaam. Zo kan de in Nederland algemeen voorkomende zeeanemonen *Metridium senile* delen van zijn voet afsnoeren, of zich zelfs dwars doormidden splitsen, waarna uit de verschillende delen zich weer volledige zeeanemonen vormen (bv. KAPLAN 1983). Daarnaast is uitwendige bevruchting, waarbij ei- en spermacellen aan het water worden afgegeven, algemeen. Verder bestaan er bij bloemdieren ook voortplantingsmethoden waarbij spermacellen in wolkjes in het water vrijkomen, op andere anemonen landen en daar intern de eicellen bevruchten. De kleine zeeanemonen die zich bij deze geslachtelijke voortplanting vormen komen via de mondholte van het volwassen individu naar buiten. Afhankelijk van de soort kunnen zeeanemonen eenslachtig en/of tweeslachtig (hermafrodiet) zijn.

▼
Zeeanemonen
Metridium senile

▶▶
Slibanemonen
Sagartia troglodytes

Cyclus
Veel zeeanemonen planten zich voornamelijk ongeslachtelijk



Ecologie

Bloemdieren zijn voornamelijk predatoren die met hun tentakels vol gifpijltjes (netelcellen) zoöplankton vangen waaronder bijvoorbeeld kleine visjes, kreeftachtigen en de larvale stadia van andere mariene dieren. Hoewel zeeanemonen de meeste tijd op één locatie vastzitten en dus sedentair zijn, kunnen ze zich zeer goed verplaatsen, kruipend over het oppervlak of zelfs zwemmend.

Diversiteit

In totaal komen wereldwijd ongeveer 5000 soorten voor (CHAPMAN 2009). In Nederland zijn 13 gevestigde soorten vastgesteld, waaronder twee invasieve exoten: *Diadumene lineata* en *Diadumene cincta*. Daarnaast zijn er negen niet-gevestigde soorten die inheems zijn voor Noordwest-Europa, maar in Nederland slechts incidenteel voorkomen en met name bekend zijn door aanspoelingen op het strand.

Voorkomen

Zeeanemonen komen zowel op hard substraat als in het zand voor. Sommige soorten hebben hierbij de voorkeur voor het litoraal terwijl anderen zich liever in het sublitoraal vestigen. Soorten als *Cerianthus lloydii*, *Edwardsia*-soorten en *Peachia*-soorten leven ingegraven in zacht substraat. Op hard substraat is de grootste soortdiversiteit aanwezig. Aangezien in Nederland de grootste variatie aan hard substraat zich onder water in het Deltagebied bevindt, zijn daar de hoogste dichtheden en diversiteit aan zeeanemonen te vinden. In Nederland bestaan geen zoetwatersoorten, in incidentele gevallen komen enkele soorten (vooral de slibanemoon *Sagartia troglodytes*) in binnendijkse, brakke tot zilte wateren voor.

Determinatie

MANUEL 1988, CORNELIUS ET AL. 1990, ATES 1997.

Animalia ► Cnidaria (fylum) ► Hydrozoa (klasse)

HYDROZOA - HYDROÏDPOLIEPEN & STAATKWALLEN

WIM VERVOORT †

NEDERLAND 114 gevestigd (waarvan ca. 10 exoten), nog ca. 25 verwacht
WERELD ca. 3250 beschreven



nies. De staatkwallen vormen drijvende kolonies van vaak grote aantallen op een kwal gelijkende individuen. Netelcellen zijn alleen in het ectoderm aanwezig. De soorten leven in zoet, brak en zout water.



Pennenschafje
Tubularia indivisa

Cyclus

Hydroïdpoliepen hebben vaak twee levensfasen (generatiewisseling tussen poliep- en medusefase). De verschillen in levenscycli zijn enorm en van een groot aantal soorten is deze cyclus nog maar net bekend (dat wil zeggen, men weet welke kwal bij welke poliep hoort), maar voor een aantal soorten is dit nog een raadsel. Sommige soorten kunnen enkele generaties per jaar hebben. Andere soorten verliezen alleen hun hydranthen onder slechte omstandigheden (bijvoorbeeld in de winter), maar de rest van de kolonie blijft in leven en vormt onder gunstige omstandigheden nieuwe hydranthen. In vergelijking met de drijvende staatkwallen zijn de soms pelagische voorkomende poliepenkolonies van *Leuckartiara octona* en *Clytia gracilis* merkwaardig. Enkele



Lampenkapje
Aequorea vitrina



Ventromma halecioides

Hydrozoa zijn holtedieren met in principe een afwisselend poliep- en medusestadium. De poliepen zijn vaak omgeven door een chitineus uitwendig skelet, de medusen zijn vrijlevend en solitair. Deze groep is onder te verdelen in hydroïdpoliepen (Leptolida) en staatkwallen (Siphonophora). Hydroïdpoliepen vormen vaak vastzittende, vertakte kolo-



hydroïdpoliepen zijn solitair, bijvoorbeeld de zoetwaterpoliepen *Hydra*. Ook het interstitiële leven, dat wil zeggen het leven in het sediment, van *Halamohydra*-soorten is afwijkend. De ontwikkelingsstadia van Narcomedusen leven parasitair bij andere (hydro)medusen. Van deze groep behoort maar één enkele soort (met enige twijfel) tot de Nederlandse fauna.

Ecologie

Hydroïdpoliepen zijn carnivoren die met behulp van netelcellen hun prooi vangen. De meduse van *Gonionemus vertens* is door het gif in zijn netelcellen onprettig en in sommige gevallen zelfs gevaarlijk voor de mens. Netelcellen van andere (hydro)medusen zouden de huid van personen die daar gevoelig voor zijn kunnen irriteren. Veel soorten, en dan in het bijzonder de medusen (kwalletjes), hebben stellig een esthetische waarde. *Hydra*-soorten eten onder andere muggenlarven en verminderen dus de overlast door deze insecten. *Craspedacusta sowerbyi* is waarschijnlijk oorspronkelijk met aquariumplanten uit China (in Engeland) ingevoerd en heeft zich later met dergelijke planten ook in Nederland verspreid. De poliepfase heeft zich via het waterleidingstelsel over het gehele land verspreid; de meduse ontwikkelt zich alleen onder gunstige omstandigheden (hoge watertemperatuur en voldoende licht).

Diversiteit

In totaal zijn naar schatting 3250 soorten beschreven, waarvan 200 staatkwallen en 3050 hydroïdpoliepen (SCHUCHERT 1998). In totaal zijn er circa 3500 te verwachten. In Nederland

zijn 114 gevestigde en zeven niet-gevestigde soorten bekend (MOL 1984, WOLFF 2005, VERVOORT & FAASSE 2009). Onder de gevestigde soorten bevinden zich ongeveer 10 exoten. De niet-gevestigde soorten betreffen vooral op het strand angespoelde dieren. Er kunnen nog zo'n 25 soorten verwacht worden in ons land (CORNELIUS 1995A, 1995B).

Voorkomen

In het zoete water en de brakke en zoute wateren van de Noordzee en het getijdegebied zijn de meeste soorten hydroïdpoliepen te vinden. Het is mogelijk dat de hydroïdpoliep *Laomedea angulata* uit Nederland verdwenen is in verband met de achteruitgang van velden met groot zee gras *Zostera marina* in het mariene milieu, waaraan deze soort gebonden schijnt te zijn. Dit zee gras schijnt zich hier en daar te herstellen en alleen hernieuwd onderzoek kan duidelijk maken of *L. angulata* werkelijk helemaal verdwenen is of dat dit alleen maar verondersteld wordt. De 'Kermin Beroë', beschreven door SLABBER (1760-1778) en gevonden in de Zeeuwse wateren, werd door MITTLAND (1851) geïdentificeerd als *Protiaira tetranema*, maar is nooit in Nederland teruggevonden. Sinds 1980 zijn er zo'n 20 soorten nieuw voor Nederland gemeld. Dit komt met name door een toename van de belangstelling voor de mariene fauna, mede veroorzaakt de ontwikkeling van het scuba-duiken en de vestiging van exotische soorten (WOLFF 2005).

Determinatie

VERVOORT 1946, RUSSELL 1953, 1970, KIRKPATRICK & PUGH 1984, OOSTERBAAN 1985, CORNELIUS ET AL. 1990, CORNELIUS 1995A & 1995B.

Animalia ► Cnidaria (fyllum) ► Scyphozoa (klasse)

SCYPHOZOA - KWALLEN

ARJAN GITTEBERGER

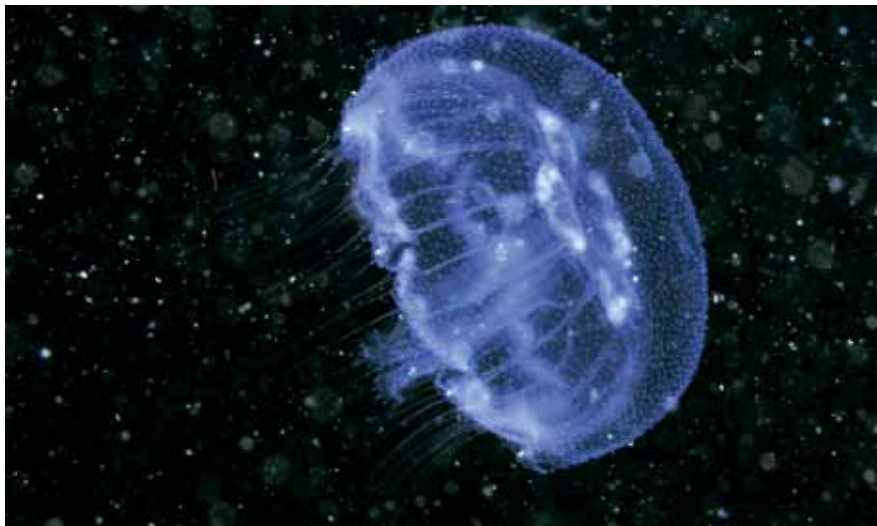
Holtedieren met een opvallend kwalstadium (medusestadium) en meestal een klein en onopvallend poliepstadium dat jonge kwalletjes afsnoert. Vaak is het poliepstadium sterk gereduceerd of zelfs afwezig. De volwassen kwalen zijn meestal relatief groot en duidelijk zichtbaar. Zo heeft de grootste kwal een diameter van wel 2 m en

tentakels tot 70 m (HARRIS 1976); deze komt echter niet in Nederland voor. De netelcellen zijn zowel in ecto- als in entoderm aanwezig. Alle Nederlandse soorten zijn te vinden in het mariene milieu.

Cyclus

Bij de meeste kwalen worden mannelijke en vrouwelijke geslachtscellen in het water vrijgelaten, alwaar de bevruchting plaatsvindt (HARRIS 1996). De in Nederland meest algemene soort, de gewone oorkwal *Aurelia aurita*, heeft een andere cyclus, want deze soort heeft een poliepstadium en kent inwendige bevruchting. De mannelijke kwalen laten de spermacellen vanuit hun mondholte vrij in het water waarna deze bij de vrouwelijke exemplaren weer via de mondopening naar binnen gaan waar de bevruchting intern plaatsvindt. Binnen de mondtentakels van de vrouwelijke kwalen ontstaan hierna de planularlarven die uiteindelijk van de tentakels afvallen en met trilharen naar de bodem zwemmen, waar ze deze trilharen verliezen en zich vestigen. Daar vormt zich dan een poliepstadium. Van elke gevormde poliep snoeren zich hierna meerdere genetisch identieke, enkele millimeters grote kwalletjes af, die binnen enkele weken uitgroeien tot volwassen individuen met een diameter van ten minste 20 cm (HARRIS 1996).

▼
Gewone oorkwal
Aurelia aurita



Ecologie

Kwallen zijn voornamelijk predatoren die met hun tentakels vol gifpijltjes (netelcellen) zoöplankton vangen, waaronder bijvoorbeeld kleine visjes, kreeftachtigen en de larvale stadia van andere zeedieren. Sommige soorten, zoals bijvoorbeeld de in Nederland incidenteel voorkomende *Pelagia noctiluca*, kunnen bij mensen bloedende wonden en blaren veroorzaken.

Diversiteit

In totaal zijn er wereldwijd ongeveer 200 soorten kwallen beschreven (CHAPMAN 2009). In Nederland zijn vijf gevestigde soorten vastgesteld. Daarnaast zijn er drie soorten uit Noord-

west-Europa, die incidenteel in Nederland voorkomen, maar zich hier niet elk jaar voortplanten (niet-gevestigde soorten).

Voorkomen

Kwallen komen wereldwijd in zowel zoet als zout water algemeen voor. De meeste soorten drijven in grote groepen in open zee mee met de stroming en hebben zo relatief zeer grote verspreidingsgebieden. Sommige soorten komen zelfs rondom de hele wereld voor.

Determinatie

RUSSELL 1970, DEKKER & DEKKER 1981, CORNELIUS ET AL. 1990, HAYWARD & RYLAND 1995.

Animalia ► Myxozoa (fylum)

MYXOZOA

ERIK J. VAN NIEUKERKEN

Meestal microscopische parasieten met een extreem gereduceerd lichaam en twee stadia: myxospore en actinospore. De myxospore is het parasitaire stadium in gewervelden en is maar een paar honderdste van een millimeter groot, maar wel meercellig. De polaire capsules lijken enigszins op netelcellen van holtedieren. Het andere stadium is plasmodiaal en leeft in ongewervelden. De sporen van dit stadium worden actinosporen genoemd. Vroeger werden de actinosporen vaak apart beschreven en nog is van veel soorten niet bekend bij welke myxospore ze horen. Tot in de jaren 1990 werden Myxozoa beschouwd als Protozoa, maar moleculair onderzoek aan de ribosomale genen heeft aangetoond dat het meercellige dieren zijn. Onlangs werd ontdekt dat de enigmatische worm *Buddenbrockia plumatellae*, een parasiet van zoetwatermosdierdijtjes die uit België is beschreven, ook tot de Myxozoa behoort (MONTEIRO ET AL. 2002, JIMENEZ-GURI ET AL. 2007). Er is zelfs gesuggereerd dat *Buddenbrockia* tot de Bilateria behoort (de tweezijdig symmetrische dieren), maar de huidige consensus is dat de groep nauw verwant is aan de holtedieren (Cnidaria), of daar misschien zelfs toe behoort. Er zijn twee klassen: de Myxosporidia met de meerderheid van soorten en de Malacosporea met *Buddenbrockia* en nog twee soorten. Voor verdere informatie zie Lom & Dykova (2006) en Fiala (2008). Myxozoa komen in zoet, brak en zout water voor.

Cyclus

De levenscyclus is vaak ingewikkeld met gastheerwisseling tussen een gewerveld dier en een ongewervelde als definitieve gastheer. De myxosporen die uit bijvoorbeeld de vissen vrijkomen infecteren alleen de ongewervelde, hoewel bij enkele soorten ook directe infectie van vis op vis mogelijk is. *Buddenbrockia* schijnt geen sporenstadium te hebben, maar van deze en veel andere soorten is de cyclus nog onbekend.

Ecologie

Myxozoa zijn obligate parasieten van ringwormen (Annelida) en mosdierdijtjes (Ectoprocta) (en vermoedelijk in zee ook andere groepen), met een gewerveld dier als tussengastheer. Dat betreft vooral vissen, zowel in zee als in zoet water,

NEDERLAND ca. 10 gevestigd, nog ca. 110 verondersteld
WERELD 2184 beschreven

maar Myxozoa zijn ook gemeld van amfibieën, vogels en zoogdieren. In vissen en amfibieën leven ze vaak in gonaden (SITJÀ-BOBADILLA 2009) en vormen potentieel dan een ernstige bedreiging omdat ze leiden tot onvruchtbaarheid. *Myxobolus cerebralis* is de veroorzaker van 'whirling disease' bij zalmachtigen; een ernstige ziekte die het kraakbeen aantast en enorme economische schade in viskwekerijen kan veroorzaken. De andere gastheer van deze soort is de gewone zoetwaterworm *Tubifex tubifex*. Andere parasieten zijn schadelijk bij paling *Anguilla anguilla*, haring *Clupea harengus* en kabeljauwachtigen.

Diversiteit

Wereldwijd zijn 2184 soorten beschreven (LOM & DYKOVA 2006). In Nederland komt een onbekend aantal soorten voor, maar ten minste drie: *Myxidium* spec., *Kudoa* spec. (O. Haenen pers. med.) en *Myxobolus cerebralis* (BOOTSMA ET AL. 1971), en Dresscher (1976) meldt ten minste drie typen actinosporen, die wellicht andere soorten betreffen. In België worden circa 120 soorten verwacht (PEETERS & VAN GOETHEM 2003), dus voor Nederland kunnen we een vergelijkbaar aantal veronderstellen. Zeker ook *Buddenbrockia* zal in Nederland gevonden worden. Het is een kosmopolitische soort, ook bekend

▼
Myxozoa



uit België (typelocaliteit), Duitsland, Engeland en Frankrijk.

Voorkomen

Myxozoa komen voor in zoet water en zee, waar de gastheren leven. *Myxidium* spec. leeft op huid en kieuwen van

wilde paling *Anguilla anguilla* en *Kudoa* spec. in visvlees van zeevis. Verder is er weinig bekend van de Nederlandse situatie.

Determinatie

KENT ET AL. 2000, LOM & DYKOVA 2006.

Animalia ► Mesozoa (fyllum)

MESOZOA - MIDDENDIERTJES

JAAP VAN DER LAND

Tot enkele millimeters grote, wormvormige organismen, die uit slechts enkele tientallen, met trilharen bedekte cellen bestaan. Orgaansystemen zijn geheel afwezig. Binnen de Mesozoa worden vaak twee groepen onderscheiden: Rhombozoa en Orthonectida (PAWLOWSKI ET AL. 1996). Volgens veel auteurs zijn deze niet direct verwant, maar recent moleculair onderzoek bevestigt juist dat de groep wel monofyletisch is (MINELLI 2007). Ook is niet duidelijk wat de plaats van de Mesozoa in de stamboom is, maar uit recent moleculair onderzoek blijkt wel dat het vrijwel zeker (sterk gereduceerde) Bilateria zijn. Alle soorten zijn in zee te vinden (GRASSÉ & CAULLERY 1961).

Cyclus

Bij de Rhombozoa kunnen moedercellen ongeslachtelijk uitgroeien tot nieuwe individuen maar er kunnen ook ei-

eren en zaadcellen geproduceerd worden die door zelf-bevruchting een larve gaan vormen. Ook Orthonectida kunnen zich ongeslachtelijk voortplanten, maar jongen kunnen zich ook in een geslachtelijke vorm ontwikkelen. De mannetjes bevruchten dan de vrouwtjes. De ontwikkeling van de embryo's vindt in de vrouwtjes plaats en als ze volledig ontwikkeld zijn barst het vrouwtje open, waarna de larven in het water terechtkomen.

Ecologie

Deze wormpjes leven parasitair in het lichaam van allerlei mariene ongewervelden, zoals inktvissen en zeesterren.

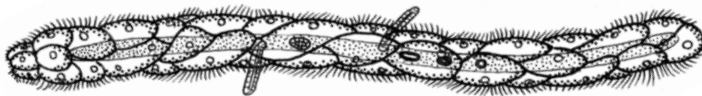
Diversiteit

Er zijn 115 soorten bekend (J. van der Land pers. obs.). Voor Nederland worden ongeveer 10 soorten verwacht (NERESHEIMER 1933), maar er is er nog nooit een gevonden.

Determinatie

NERESHEIMER (1933).

▼
Middendiertje



Animalia ► Acoelomorpha (fyllum)

ACOELOMORPHA

GERARD VAN DER VELDE

Kleine (vaak kleiner dan 2 mm, maar soms tot 15 mm) wormen met een primitieve bouw zonder epitheelcellen voor voedselopname. De Acoelomorpha bestaan uit twee klassen: de Nemertodermatida en Acoela. Deze groep werd aanvankelijk tot de platwormen (Platyhelminthes, Turbellaria) gerekend maar blijkt op grond van moleculair onderzoek daar niet mee verwant te zijn. Vrijwel alle soorten zijn marien, een enkele soort leeft in zoet water.

Cyclus

Acoelomorpha reproduceren geslachtelijk ofschoon er ook

soorten zijn die zich voortplanten door verschillende vormen van deling van het lichaam gevolgd door regeneratie van de ontbrekende delen (ongeslachtelijk). Ze hebben geen duidelijke gonaden; de gameten worden direct in de middelste weefsellaag (het mesenchym) gevormd. Ze zijn tweeslachtig (hermafrodit). Er zijn gewoonlijk geen vrouwelijke eileiders of begeleidende structuren.

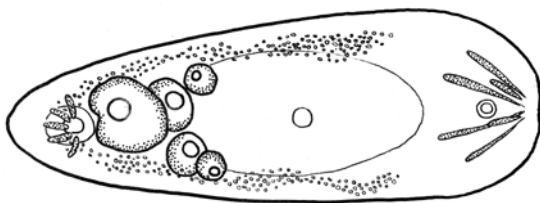
Ecologie

Acoelomorpha leven van algen, micro-organismen en detritus die door de mond worden opgenomen en worden geabsorbeerd en verteerd door individuele cellen (fagocytose). Acoela hebben geen darm, maar Nemertodermatida wel. Sommige soorten leven in symbiose met eencellige algen die in hun epidermis voorkomen (endosymbionten) en komen op het licht af, waar de algen door fotosynthese bouwstoffen kunnen maken. De wormen voeden zich vervolgens met deze algen.

Diversiteit

Wereldwijd zijn ruim 200 soorten bekend, waarvan circa 200 Acoela (TYLER ET AL. 2006-2009) en negen Nemertodermatida

▼
Acoelomorpha



(STERRER 1998). Hoewel Acoela vaak in hoge aantallen worden gevonden in Nederland, worden ze zelden op naam gebracht. Tot nu toe zijn slechts zes soorten gemeld uit ons land (WOLFF & DANKERS 1981, G. van der Velde pers. obs.).

Voorkomen

Acoela komen wereldwijd voor in vooral de ondiepe wateren van de oceaan, van de tropen tot in de poolgebieden. Nemertodermatida vinden we alleen in zee en zijn ook wereldwijd verspreid en onder meer bekend van de Noordzee, alwaar ze in grof zand op de bodem worden aangetroffen. Ze

worden ook als commensaal in onder andere zeekomkommers aangetroffen. In Nederland zijn vertegenwoordigers van de Acoela aangetroffen in zee, brak water en een enkele soort in zoet water (*Oligochoerus limnophilus*). Ze leven planktonisch (vrijzwemmend of laten zich met de stroom meevoeren), interstitieel tussen zandkorrels op de bodem en als commensaal op grotere ongewervelde dieren.

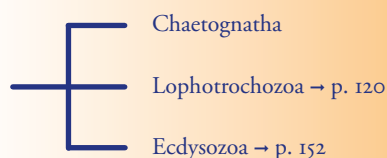
Determinatie

Families en genera: CANNON 1986. Alle soorten: BUSH 1981, STERRER 1998. Alleen Acoela: LUTHER 1960, DÖRJES 1968.

Animalia ► Protostomia

PROTOSTOMIA

ERIK J. VAN NIEUKERKEN



NEDERLAND 27.019 gevestigd (waarvan ca. 590 exoten)

WERELD ca. 1.395.750 beschreven



Chaetognatha



Lophotrochozoa



Ecdysozoa

De Protostomia zijn de dieren waar tijdens de embryonale ontwikkeling uit de embryonale mond van het blastulastadium (de blastopore) ook de definitieve mond gevormd wordt. Het zenuwstelsel ligt in principe ventraal in het lichaam. Deze groep omvat het grootste deel van de onge-

wervelde dieren, te verdelen in twee hoofdgroepen: de Lophotrochozoa en de Ecdysozoa. De positie van het fylum Chaetognatha binnen de Protostomia is nog onduidelijk, hoewel Paps et al. (2009) duidelijke aanwijzingen hebben voor een positie binnen de Ecdysozoa.

Animalia ► Chaetognatha (fylum)

CHAETOGNATHA - PIJLWORMEN

JAAP VAN DER LAND

NEDERLAND 2 gevestigd, nog 1-2 verwacht

WERELD ca. 180 beschreven

Doorzichtige, langgerekte wormen, voorzien van twee paar zijvinnen en een staartvin. Het lichaam is eenvoudig ('embryonaal'), met een herkenbare kop, romp en staartregio. De dieren worden 1-9 cm lang. De mondopening is omgeven door sikkelvormige haren, waarmee prooien worden gegrepen. Alle soorten leven in het mariene milieu.

Cyclus

Alle pijlwormen zijn hermafrodit, de sperma- en eicellen rijpen na elkaar waardoor in principe zelfbevruchting niet mogelijk is. Toch komt dit soms wel voor. De bevruchting vindt intern plaats en de dieren paren door kop-staart tegen elkaar aan te liggen.

Ecologie

Pijlwormen eten allerlei kleine planktondieren. De sikkelvormige stekels rondom de kop worden gebruikt om prooien te pakken en vast te houden tijdens het eten. Pijlwormen scheiden verteringszappen uit via de mond, waarna de prooien worden opgenomen. Een simpele darm loopt door het hele lichaam en zorgt voor de opname van voedingsstoffen.

Diversiteit

Wereldwijd zijn 180 soorten beschreven. In Nederland zijn

twee soorten vastgesteld: *Parasagitta setosa* en *P. elegans* (J. van der Land pers. obs.). Hiernaast worden nog een of twee soorten verwacht, met name de bodembewonende *Spadella cephaloptera* (PIERROT-BULTS & CHIDGEY 1988).

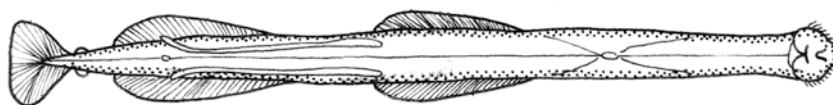
Voorkomen

Veel pijlwormsoorten behoren tot het plankton en kunnen daarbij enorme dichtheden behalen; buitenlands onderzoek toonde aan dat per 1000 m³ tot negen soorten en 10.000 individuen gevonden kunnen worden (PIERROT-BULTS & NAIR 1991). In Nederland leeft *Parasagitta setosa* op of vlak boven de zeebodem langs de hele Nederlandse kust (bv. VAN DER LAND ET AL. 2005). *Parasagitta elegans* komt juist in de diepere delen van de Noordzee algemeen voor.

Determinatie

PIERROT-BULTS & CHIDGEY 1988.

▼
Pijlworm



Animalia ▶ Protostomia ▶ Lophotrochozoa

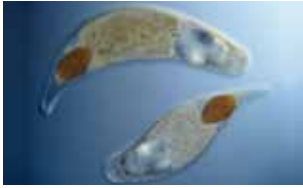
LOPHOTROCHOZOA

ERIK J. VAN NIEUKERKEN

NEDERLAND 1828 gevestigd (waarvan 126 exoten)
WERELD ruim 165.080 beschreven

De Lophotrochozoa werden als nieuwe groep ontdekt door het moleculair onderzoek van de laatste 20 jaar en blijven ook ondersteund in de nieuwste analyses (DUNN ET AL. 2008, MINELLI 2009, PAPS ET AL. 2009, PHILIPPE ET AL. 2005). De naam is samengetrokken uit 'Lophophorata', dieren met een lofofoor (een krans van tentakels) (bv. Brachiopoda en Ectoprocta) en Trochozoa, dieren met een larvaal trochophorastadium (Annelida en Mollusca). De naam 'Lophotrochozoa' wordt hier in ruime zin gebruikt; sommige auteurs beperken die groep tot de tak Phoronozoa tot en met Annelida (MINELLI

2009). De volgende fyla worden hieronder behandeld: platwormen (Platyhelminthes), buikharigen (Gastrotricha), kaakmondjes (Gnathostomulida), raderdieren en stekelsnuitwormen (Syndermata), kransdiertjes (Cycliophora), kelkdiertjes (Entoprocta), mosdiertjes (Ectoprocta), hoefijzerwormen (Phoronida), snoerwormen (Nemertea), ringwormen (Annelida) en weekdieren (Mollusca). De onderlinge verwantschappen zijn nog minder duidelijk en de getoonde stamboom is een compromis, grotendeels naar Minelli (2009).



Platwormen - Platyhelminthes



Buikharigen - Gastrotricha



Kaakmondjes - Gnathostomulida



Kelkdiertjes - Entoprocta



Hoefijzerwormen - Phoronida



Ringwormen - Annelida



Syndermata



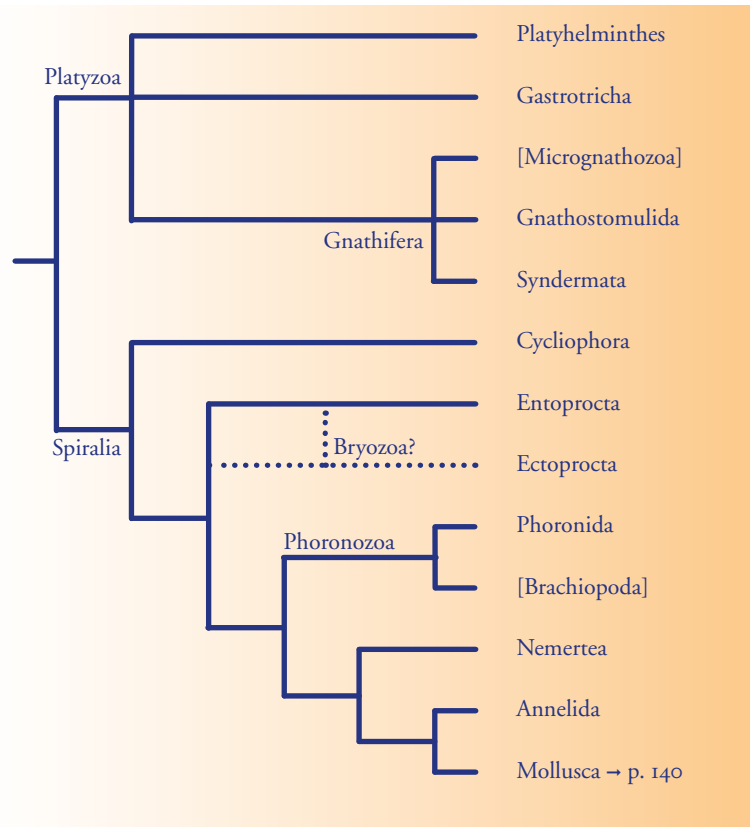
Mosdiertjes - Ectoprocta



Snoerwormen - Nemertea



Weekdieren - Mollusca



Animalia ▶ Platyhelminthes (fyllum)

PLATYHELMINTHES - PLATWORMEN

HERMAN J.W.M. CREMERS, GERARD VAN DER VELDE & JAAP VAN DER LAND

NEDERLAND 428 gevestigd (waarvan 5 exoten),
nog tientallen verondersteld
WERELD ca. 24.000 beschreven

Afgeplatte, ongesegmenteerde wormen zonder lichaamsholte en anus. Uit met name moleculair onderzoek is gebleken dat de Acoelomorpha niet meer gerekend kunnen worden tot de

echte platwormen (DAWKINS 2004, TYLER ET AL. 2006-2009). Platwormen worden in twee groepen verdeeld: de Catenulida en de Rhabditophora, waartoe alle overige vrijlevende en parasiti-



Trilhaarwormen - Turbellaria



Zuigwormen - Trematoda



Lintwormen - Cestoda



Monogenea

taire platwormen behoren. De parasitaire platwormen horen tot de Neodermata, een subgroep van de Rhabdocoela, en hebben alleen in een larvestadium nog trilharen. Hier behandelen we de vrijlevende platwormen (trilhaarwormen) apart,

deze parafyletische groep wordt uit praktische overwegingen nog vaak ‘Turbellaria’ genoemd. De parasitaire groepen zuigwormen (Trematoda), lintwormen (Cestoda) en Monogenea worden daarna apart behandeld.

Animalia ► Plathyhelminthes (fyllum) ► ‘Turbellaria’ (klasse)

CATENULIDA & RHABDITOPHORA (‘TURBELLARIA’) - TRILHAARWORMEN

GERARD VAN DER VELDE & JAAP VAN DER LAND

NEDERLAND 150 gevestigd (waarvan 5 exoten), nog ca. 350 verwacht
WERELD ca. 6600 beschreven

Vrijlevende, meestal kleine – vaak minder dan 1 mm, soms enkele centimeters, maar soms zelfs tientallen centimeters – platwormen zonder lichaamsholte (acoeloomaat), ademhalings- en transportsystemen en anus. Ze bewegen zich over zelf uitgescheiden mucus voort met behulp van trilharen die de epidermis bedekken. Trilhaarwormen ontwikkelen zich, in tegenstelling tot de parasitaire platwormen, zonder larvestadium. Een praktische indeling van de trilhaarwormen is de indeling in macro- en microturbellariën. Onder de eerste groep worden de planariën of triclade platwormen en de polyclade platwormen gerekend; de rest zijn dan de microturbellariën. De meeste Nederlandse soorten leven vrijlevend in de zee en in brak en zoet water. Er zijn in ons land twee tot drie soorten op het land aangetroffen die leven in vochtige aarde.

Cyclus

Trilhaarwormen zijn gelijktijdig hermafrodit dus de volwassen individuen bezitten zowel mannelijke als vrouwelijk geslachtsorganen. Alle soorten planten zich geslachtelijk voort door middel van inwendige bevruchting. De eieren worden vaak in cocons afgezet. De diertjes komen als juveniel uit het ei en verlaten de cocon. Bij andere trilhaarwormen zoals uit het genus *Mesostomum* komen zogenaamde rusteieren voor en sommige soorten binnen deze groep zijn levendbarend. Bij sommige groepen en soorten vindt er ook ongeslachtelijk reproductie plaats door deling van het lichaam gevolgd door regeneratie van de ontbrekende delen. Sommige trilhaarwormen staan bekend om hun regeneratievermogen.

Ecologie

De meeste trilhaarwormen zijn predator van allerlei kleine ongewervelden. Andere soorten zijn aaseters of herbivoren van met name de algenfilm, waarbij vooral kiezelwieren gegeten worden. Verscheidene soorten leven in symbiose met eencellige algen. Ook zijn er veel commensalen en ectoparasieten op met name kreeftachtigen, bijvoorbeeld alle soorten binnen de orde Temnocephalida. Commensalen leven op de gastheer, maar brengen die geen schade toe, terwijl de ectoparasieten van het bloed van de gastheer leven. Tussenvormen van deze twee samenlevingsvormen komen ook voor. Het verteringskanaal van trilhaarwormen bestaat alleen maar uit een ruimte net achter de gespierde mond (farynx), die meestal uitgestulpt kan worden om voedsel te omsluiten en op te nemen. De voedingsdeeltjes verspreiden zich in het vaak uitgebreide darmstelsel en worden door middel van fagocytose door de lichaamscellen opgenomen. De laatste fase van vertering vindt plaats in de cellen. Onverteerbare voedseldelen

verlaten het lichaam door de mond, terwijl restproducten na de vertering door zogenaamde protonephridia worden uitgescheiden door de huid (epidermis). Trilhaarwormen worden relatief vaak gebruikt voor wetenschappelijk onderzoek naar fysiologie, regeneratievermogen en evolutie (bv. JOFFE ET AL. 1998). Enkele van de mooi gekleurde polycladen worden verkocht om in zee-aquaria uit te zetten. De grotere macro-turbellariën worden bij biodiversiteitsstudies en beoordeling van waterkwaliteit gebruikt, omdat ze relatief makkelijk te herkennen zijn.

Diversiteit

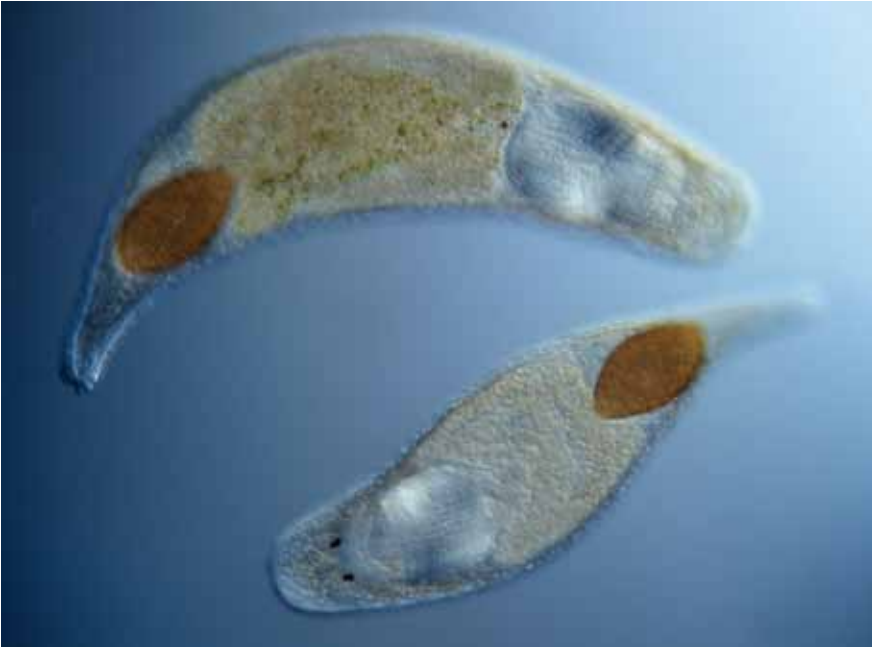
Wereldwijd zijn er circa 6600 soorten beschreven, waarvan zo'n 1400 in zoetwater, ongeveer 830 soorten op het land en de meeste soorten in zee (TYLER ET AL. 2006-2009, SCHOCKAERT ET AL. 2008). In Nederland zijn 150 soorten vastgesteld, waaronder vijf exoten (MOL 1984, WOLFF & DANKERS 1981, G. van der Velde & J. van der Land pers. obs.). Zes van deze soorten behoren tot de Catenuclida, de overige tot de Rhabditophora. De macro-turbellariën zijn het best bekend met zes soorten Polycladida (marien en brak water) en 18 soorten Tricladida (VAN DER VELDE & DE VRIES 1985, BIJ DE VAATE & SWARTE 2001, FAASSE 2003A, 2003B, FAASSE & ATEs 2003, TULP 2004, SLUYS ET AL. 2005). Hiernaast worden nog ongeveer 350 soorten verwacht (KARLING 1962, LUTHER 1960-1963, ILLIES 1978, DÖRJES 1968).

Voorkomen

Trilhaarwormen leven in Nederland met name in zee (ca. 100 soorten) en in zoet water (ca. 50 soorten). Enkele soorten (twee of drie) leven onder vochtige omstandigheden op het land. Twee soorten tricladen zijn exotisch, namelijk de

▼ Melkwtite platworm
Dendrocoelum lacteum





▲
Gieystoria cuspidata

van oorsprong Noord-Amerikaanse *Dugesia tigrina* (DEN HARTOG 1962A) en de ponto-kaspische *Dendrocoelum romano-*

danubiale (BIJ DE VAATE & SWARTE 2001). Drie polyclade platwormen zijn ook exoten: *Stylochus flevensis* (HOFKER 1930) en *Imogine necopinata* (SLUYS ET AL. 2005), beide van onbekende, maar mogelijk subtropische oorsprong, en de Noord-Amerikaanse *Euplana gracilis* (FAASSE & ATEES 2003). De microturbellariën worden zelden bestudeerd ofschoon het aantal soorten groot kan zijn en ze in zeer hoge dichtheden kunnen voorkomen in allerlei biotopen zoals grondwater, tussen sedimentdeeltjes, op waterplanten, zwemmend in het water, etc. Er wordt te weinig onderzoek aan deze groep als geheel gedaan om iets te zeggen over patronen in diversiteit en abundantie, slechts voor een zeer beperkt aantal soorten tricladen is iets bekend over de verspreiding (CUPPEN & VAN DER VELDE 1981, DEN HARTOG 1962A, 1963A, VAN DER VELDE & CUPPEN 1981). Het is aannemelijk dat er (lokaal) soorten verdwijnen door vervuiling of vermessing van aquatische habitats en verdroging (NEW 1995).

Determinatie

Algemeen: LUTHER 1955, 1960, 1961, 1962 & 1963, KARLING 1962 & 1974, CANNON 1968. **Microturbellaria (zoet water):** YOUNG 2001. **Tricladida (vooral zoet water):** DEN HARTOG 1962B, BALL & REYNOLDSOON 1981, VAN DER VELDE & DE VRIES 1985, REYNOLDSOON & YOUNG 2000. **Mariën:** SLUYS 1994. **Alleen Polycladida:** PRUDHOE 1982 & 1985.

Animalia ► Platyhelminthes (fylum) ► Trematoda (klasse)

TREMATODA - ZUIGWORMEN

HERMAN J.W.M. CREMERS

NEDERLAND 154 gevestigd

WERELD ca. 9000 beschreven

Parasitaire platwormen zonder trilharen. Ze hebben vaak een mondzuignap en een buikzuignap, waarmee ze zich vasthechten in de organen van de gastheer. Ze hebben één of meer tussengastheren, de eerste tussengastheer is altijd een slak. Zuigwormen leven zowel in terrestrische, aquatische en mariene gastheren.

Cyclus

Volwassen zuigwormen leven in bepaalde organen van de eindgastheer (vrijwel altijd een vertebraat) en leggen daar

eieren die de gastheer in de regel met de uitwerpselen verlaten. In het ei ontwikkelt zich het zogenaamde miracidium. Deze komt actief of passief in de slak terecht, waarin zich vervolgens langs ongeslachtelijke weg verschillende larvestadia ontwikkelen: achtereenvolgens sporocysten, soms ook nog dochtersporocysten, rediën, eventueel dochterrediën en ten slotte cercariën. De cercariën verlaten de slak actief of passief door opeten van de slak door de volgende gastheer en encystreren tot metacercariën, hetzij vrij op de vegetatie, hetzij in een tweede tussengastheer. In de regel zijn de metacercariën infectieus voor de eindgastheer, maar soms zijn dit de cercariën zoals bij de Schistosomatidae. Bij diverse zuigwormen zijn afwijkingen van bovenstaand schema bekend; bijvoorbeeld minder larvestadia of het volwassen worden in de tussengastheerslak zelf. Alle zuigwormen zijn hermafrodiet, met uitzondering van de Schistosomatidae, waarbij wel vrouwelijke en mannelijke individuen voorkomen. Een totale cyclus van ei tot volwassen worm in een nieuwe gastheer duurt in de regel vele maanden. De leeftijd van de zuigwormen wordt daarnaast onder meer bepaald door de levensduur van de gastheer, maar hierover is verder weinig bekend.

Ecologie

Volwassen zuigwormen leven als parasiet in vertebraten; de larvale stadia leven in één of meer tussengastheren. Als eerste tussengastheer fungeert altijd een slak, als tweede tussengastheer kunnen bijvoorbeeld weekdieren, geleedpotigen en vissen dienen. Zuigwormen zijn in de regel vrij specifiek in de keuze van de eerste tussengastheer (slak) en

▼
Dicrocoelium dendriticum
uit galgang van schaap



minder specifiek in hun keuze van de eindgastheer. Zo heeft de voor herkauwers in ons land gevestigde leverbot *Fasciola hepatica* bijna uitsluitend de zoetwaterslak *Galba truncatula* als tussengastheer, terwijl de volwassen wormen gevonden kunnen worden bij allerlei runderen, schapen, herten, hazen, paarden en zelfs bij de mens. Volwassen zuigwormen kunnen afhankelijk van de soort in diverse organen van de gastheer gevonden worden, zoals maag-darmkanaal, lever, longen, nieren of zelfs bloedvaten, waar ze zich voeden met weefselcellen. De larvale stadia voeden zich met de weefsels van de tussengastheerslak. Metacercariën zijn ingekapseld en voeden zich verder niet. In ons land komen voor de mens pathogene zuigwormen alleen voor bij mensen die de infectie in de tropen hebben opgedaan (bv. schistosomiasis of bilharziose). Een enkele keer wordt hier een klinisch geval gediagnosticeerd van een infectie bij de mens met de leverbot na het rauw eten van met metacercariën besmet gewas zoals waterkers. Verder is het een bekend fenomeen dat zwemmers in water waarin zich veel cercariën bevinden van bepaalde zuigwormen van watervogels een heftige jeuk kunnen ontwikkelen. Verschillende bij huisdieren, met name landbouwdieren, voorkomende soorten kunnen veel schade veroorzaken. Het bekendste voorbeeld is de leverbot bij runderen en schapen. In sommige jaren met regenrijke zomers kan er grote economische schade optreden door ziekte, sterfte, productieverlies en kosten van behandeling.

Diversiteit

In de wereld zijn naar schatting zo'n 9000 zuigwormen bekend (CHAPMAN 2009). In Nederland zijn 154 soorten vastgesteld (H.J.W.M. Cremers pers. obs.), waarbij parasieten van dierentuindieren niet zijn meegeteld. Eén soort is aan de hand van Nederlandse exemplaren beschreven: *Phagicola septentrionalis* van de gewone zeehond *Phoca vitulina*.

Voorkomen

Het is moeilijk om geografische patronen in soortdiversiteit te noemen. Zeer waarschijnlijk is de Noordzee zeer rijk aan soorten die in vissen leven en zijn kustgebieden zeer rijk aan soorten die in vogels leven. Naar verwachting zullen soorten bij huisdieren door een steeds betere bestrijding met anthelmintica (medicijnen tegen wormen) uitgedund worden of (tijdelijk) verdwijnen. Ook wijzigingen in de manier van veehouderij hebben een grote invloed op het voorkomen van zuigwormen, aangezien deze allemaal slakken als (eerste) tussengastheer hebben. Terwijl



een aantal soorten bij huisdieren nog slechts zelden gezien wordt, zijn er de laatste decennia relatief veel soorten voor de Nederlandse fauna bijgekomen door inventariserend onderzoek bij veterinaire instituten. Een opvallende verschijning is de voor de bever *Castor fiber* specifieke zuigworm, *Stichorchis subtriquetrus*, die pas na de herintroductie van de bever in Nederland voor het eerst in 1994 gedetermineerd werd uit een in het wild levend dier.

Determinatie

SKRJABIN 1947-1978. Genusniveau: GIBSON ET AL. 2001-2008.



▲ *Leucochloridium paradoxum*
in oogsteel van barnsteenslak

◀ Metacercariën in oog
van kabeljauw

Animalia ► Platyhelminthes (fyllum) ► Cestoda (klasse)

CESTODA - LINTWORMEN

HERMAN J.W.M. CREMERS

NEDERLAND 121 gevestigd, nog tientallen verondersteld
WERELD ca. 5000 beschreven

Deze parasitaire platwormen bestaan uit een kop (scolex), vaak voorzien van zuignappen en haken, en een langgerekt lichaam (strobila), dat bestaat uit een aantal segmenten (geleding of proglottiden), die ieder een compleet geslachtsapparaat bevatten en vaak zelfs per geleding een dubbel stel. Lintwormen hebben geen darmkanaal. Ze kunnen afhankelijk van de soort tot 10 m lang worden, hoewel er ook

soorten zijn van slechts enkele millimeters. De klasse der lintwormen is verdeeld in verschillende ordes. De belangrijkste zijn de Cyclophyllidea en de Pseudophyllidea. Alle cestoden hebben één of meer tussengastheren en de eindgastheer is altijd een vertebraat. Door de verscheidenheid aan gastheren zijn lintwormen dan ook zowel in het terrestrische, aquatische als in het mariene milieu te vinden.



▲
Moniezia uit darm van schaap

Cyclus

Volwassen lintwormen leven in het darmkanaal van de eindgastheer. In de laatste proglottiden bevinden zich de rijpe eieren. Deze proglottiden laten los en verlaten via de anus het lichaam. Bij de Cyclophyllidea worden de eieren, waarin zich een zogenaamd hexacanth embryo bevindt, opgenomen door een tussengastheer. Hierin ontwikkelt zich een larve waarin de latere scolex al in aanleg aanwezig is en die zich in de tussengastheer nestelt tot deze weer door een eindgastheer wordt opgegeten. Hierin groeit de larve vervolgens weer uit tot een complete lintworm. Bij de Cyclophyllidea, met uitzondering van de familie Taeniidae, fungeren ongewervelden (bijvoorbeeld slakken en insecten) als tussengastheer; de larven worden cysticercoïden genoemd. Bij *Rodentilepis nana*, die bij de muis maar ook bij de mens bekend is, kan de hele cyclus voltooid worden in een en dezelfde gastheer. Bij de familie der Taeniidae zijn zoogdieren de tussengastheer en is de larve blaasvormig (blaasworm of afhankelijk van de soort cysticercus, coenurus of hydatide genoemd). Een bekend voorbeeld is de ongewapende

▼
Scolex van *Taenia pisiformis*



(scolex zonder haken) lintworm van de mens *Taenia saginata*, waarvan de blaasworm (cysticercus bovis) in het spierweefsel voorkomt van runderen. Door het eten van onvoldoende verhit rundvlees kan de mens (weer) besmet worden. Bij de Pseudophyllidea komen meerdere larvestadia voor in verschillende tussengastheren. Uit het ei komt een trilhaarlarve, het coracidium, dat vervolgens via een zogenaamd procercoïdstadium in bijvoorbeeld kreeftachtigen en een plerocercoidstadium in bijvoorbeeld vissen ten slotte terecht komt in de darmen van de eindgastheer, vaak visetende zoogdieren en vogels. De levensduur van zowel larvale als volwassen lintwormen wordt sterk bepaald door die van de gastheer en kan vele jaren bedragen.

Ecologie

Volwassen lintwormen houden zich stevig vast aan de darmwand van de gastheer met behulp van hun kop met zuignappen en eventueel aanwezige haken. Ze voeden zich met darminhoud van de gastheer via absorptie door hun cuticula. Als parasieten zijn ze min of meer schadelijk te noemen: hoewel een lintworminfectie vaak onopgemerkt blijft kunnen er soms klinische symptomen optreden. Bij de mens komen de gewapende en de ongewapende lintworm voor (respectievelijk *Taenia solium* en *T. saginata* waarbij opgemerkt moet worden dat eerstgenoemde een niet-gevestigde soort is). Van de lintworm *Echinococcus granulosus* van de hond is de blaasworm in diverse organen zoals lever en longen te vinden bij slachtdieren en soms bij de mens. De laatste jaren wordt de vossenlintworm *Echinococcus multilocularis* ook in Nederland waargenomen (VAN DER GIESSEN ET AL. 1999). De hydatiden van deze worm zijn te vinden in diverse knaagdieren, maar kunnen ook bij de mens voorkomen, vaak met fatale afloop.

Diversiteit

In totaal zijn naar schatting circa 5000 soorten bekend (CHAPMAN 2009). In Nederland zijn 121 soorten vastgesteld (H.J.W.M. Cremers pers. obs.), waarbij soorten van exoten en diertuindieren niet zijn meegeteld. Er komen echter in ons land met name bij vogels nog vele tientallen soorten voor, die nog nooit verder dan familie- of genusniveau zijn gedetermineerd. Nadere determinatie is vaak niet mogelijk aangezien bij het verzamelen van de wormen uit de darmen van de gastheer de kop achterblijft in de darmwand.

Voorkomen

Aangezien lintwormen een parasitaire levenswijze hebben is er weinig te zeggen over het geografisch voorkomen in ons land. Dit hangt uiteraard sterk samen met de leefgebieden van de gastheer. Zo wordt de reeds genoemde *Echinococcus multilocularis* tot nu toe vooral gevonden bij vossen in de grensstreken van Groningen en Limburg (VAN DER GIESSEN ET AL. 1999). De aantallen lintwormen die in één gastheer gevonden kunnen worden variëren sterk en zijn onder meer afhankelijk van zowel de lengte van de darm als van de lintwormsoort.

Determinatie

JOYEUX & BAER 1936, SKRJABIN 1951-2003, DELYAMURE 1955. Genusniveau: SCHMIDT 1986, JONES & BRAY 1994, KHALIL ET AL. 1994.

Animalia ► Platyhelminthes (fyllum) ► Monogenea (klasse)

MONOGENEA

HERMAN J.W.M. CREMERS

Monogenea zijn kleine platwormen die vooral parasiteren op vissen, maar sommige op amfibieën of visparasieten. De lengte van de wormpjes varieert als ze bewegen. Een lichaamsholte (coeloom of pseudocoeloom) is aanwezig. Hun monddelen zijn slecht ontwikkeld, maar ze gebruiken haakjes om zich aan de gastheer vast te zetten. Alle soorten leven in zoet of zout water.

Cyclus

Deze wormen zijn hermafrodiet, maar de mannelijke geslachtsdelen komen eerder tot ontwikkeling dan de vrouwelijke. De meeste soorten zetten hun eieren af, maar enkele soorten zijn levendbarend (de eieren komen dan dus in het lichaam uit). Uit het ei komt een larve (oncomiracidium), waarvan het lichaam bedekt is met trilhaartjes en die zich kan verplaatsen naar een ander gastheerindividu. De hele levenscyclus wordt voltooid op één gastheersoort.

Ecologie

Monogenea zijn ectoparasieten bij vissen, zowel zoet- als zoutwatersoorten. Ze leven op de huid en de kieuwen van hun slachtoffer en hier voeden ze zich met epitheel, slijm en soms bloed.

Diversiteit

De schattingen voor het totaal aantal soorten in de wereld liggen tussen de 3000 en 4000 (CHAPMAN 2009). In Nederland zijn slechts drie soorten bekend bij inheemse vissoorten,

NEDERLAND 3 gevestigd, nog tientallen verwacht
WERELD ca. 3000-4000 beschreven

onder andere bij de paling *Anguilla anguilla* (BORGSTEEDE 1999). Vrijwel zeker zijn er nog vele tientallen soorten op vissen aan te treffen.

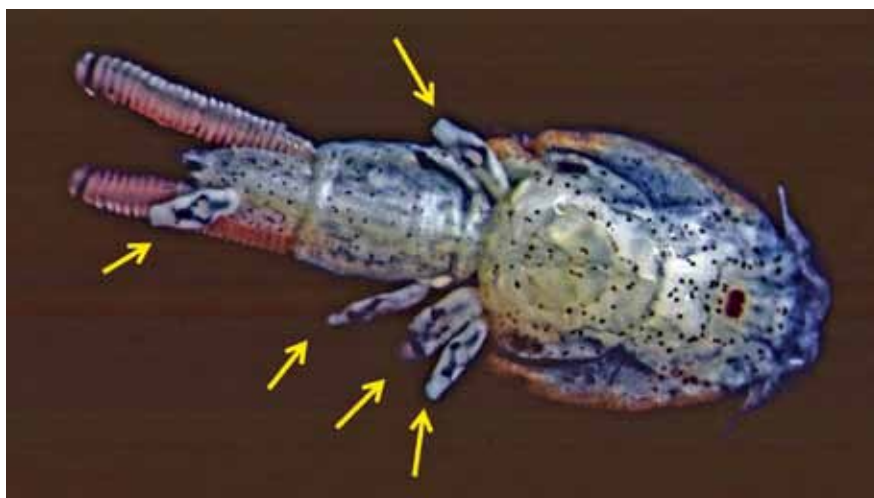
Voorkomen

Er wordt bijna geen onderzoek gedaan aan Monogenea, dus het is moeilijk om iets te zeggen over patronen in diversiteit, talrijkheid en veranderingen.

Determinatie

Genusniveau: YAMAGUTI 1963A.

▼
Udonella caligorum op het roei-
pootkreeftje *Caligus elongatus*
(visparasiet)



Animalia ► Gastrotricha (fyllum)

GASTROTRICHA - BUIKHARIGEN

JAAP VAN DER LAND

Microscopisch kleine (0,06-3 mm), ongesegmenteerde, afgeplatte wormpjes met een volledig darmkanaal. Een lichaamsholte (coeloom) is afwezig. De mondopening is omgeven door tastharen. Aan de achterzijde van die diertjes bevinden zich twee klieren. Eén daarvan scheidt een soort lijm uit, zodat het zich aan substraat kan vastzetten. De andere scheidt juist een oplosmiddel uit, zodat het ook weer los kan komen. Deze dieren leven op de bodem van zoet water en de zee.

Cyclus

Zoetwatersoorten planten zich uitsluitend door middel van parthenogenese voort. Mariene soorten zijn hermafrodiet, maar niet gelijktijdig, hetgeen wil zeggen dat in een individu óf de mannelijke óf de vrouwelijke geslachtsorganen functioneren. In dit geval worden spermatofoeren gebruikt voor de bevruchting. Uit de eieren komen kleine wormpjes en buikharigen kennen dus geen larvaal stadium. Binnen twee dagen kunnen de jonge beesten al geslachtsrijp zijn. Buikharigen hebben de kortste levensduur van alle dieren: tussen de drie dagen en enkele tientallen dagen.

NEDERLAND 27 gevestigd, nog ca. 125 verwacht
WERELD ca. 510 beschreven

Ecologie

Het voedsel van buikharigen bestaat uit bacteriën en kiezelwieren. Deze worden door de tastharen rondom de mond naar binnen gewerkt.

▼
Chaetonotus



Diversiteit

In totaal zijn ongeveer 510 soorten beschreven (SCHWANK & BARTSCH 1990). In Nederland zijn 27 soorten vastgesteld, waarvan zeven in zoet water (MOL 1984) en 20 in zee leven (BOADEN 1976, ZANEVELD 1938). Er kunnen op het Nederlandse

grondgebied echter nog wel 125 soorten extra verwacht worden (JOUK ET AL. 1992, SCHWANK & BARTSCH 1990).

Determinatie

Zoet water: VOIGT 1958, SCHWANK & BARTSCH 1990. Zout en brak water: REMANE 1928A, FORNERIS 1961, D'HONDT 1971, 1974.

Animalia ► **Gnathostomulida (fylum)**

GNATHOSTOMULIDA - KAAKMONDJES

JAAP VAN DER LAND

Tot één mm grote wormpjes zonder lichaamsholte en zonder anus. De mondopening is voorzien van verharde plaatjes met tanden en een paar kaken. Het hele lichaam is bedekt met trilharen. Kaakmondjes worden onderverdeeld in twee ordes: de Filospemoidea en de Bursovaginoidea (BARNES ET AL. 2001). Deze wormen zijn verwant met de raderdieren (Syndermata) en de niet in Nederland voorkomende Micrognathozoa. Alle soorten leven in zee.

NEDERLAND 1 gevestigd, nog 10 verwacht
WERELD ca. 100 beschreven

Cyclus

Kaakmondjes zijn hermafrodiet en twee individuen kunnen elkaar dus bevruchten.

Ecologie

Deze wormen eten allerlei zeer kleine organismen, die ze met hun gespecialiseerde spierkaak afschrapen van zandkorreltjes.

Diversiteit

In totaal zijn ongeveer 100 soorten bekend (BOUCHET 2006). In Nederland is één soort vastgesteld: *Gnathostomula paradoxa* (BOADEN 1976), maar er kunnen nog wel tien soorten verwacht worden.

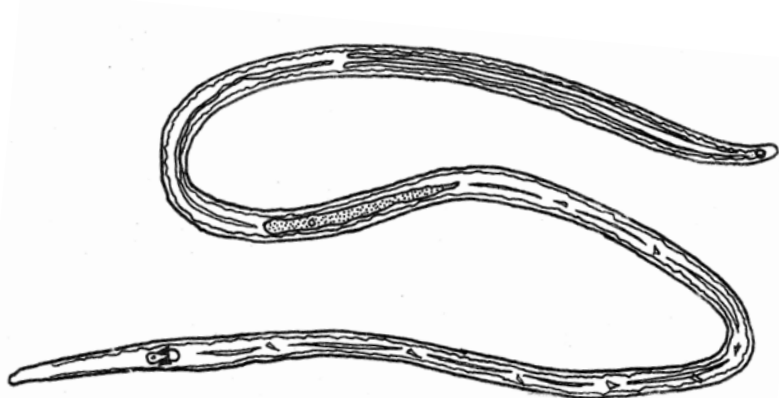
Voorkomen

Alle kaakmondjes leven in zuurstofloze modder op de zeebodem. Er kunnen ongeveer maximaal 25 individuen per dm³ aangetroffen worden (BOADEN 1976).

Determinatie

STERRER 1982.

▼
Kaakmondje



Animalia ► **Syndermata (fylum)**

SYNDERMATA (ROTIFERA S.L.) - RADERDIEREN & STEKELSNIUTWORMEN

HENDRIK SEGERS & HERMAN J.W.M. CREMERS

NEDERLAND 406 gevestigd (waarvan enkele exoten)
WERELD ca. 3180 beschreven

Dit nieuwe fylum is opgericht toen uit moleculair onderzoek bleek dat de parasitaire Acanthocephala nauwer verwant zijn met een deel van de raderdieren, waarschijnlijk de Bdelloidea, en niet de zustergroep van alle raderdieren zijn (SØRENSEN & GIRIBET 2006, WITEK ET AL. 2008). Raderdierspecialisten prefereren de naam Rotifera voor het hele fylum (o.a. SEGERS 2002). Om praktische redenen behandelen we Rotifera en Acanthocephala hieronder als aparte groepen.



Raderdieren - Rotifera



Stekelsnuitwormen - Acanthocephala

Animalia ► Syndermata (fylum) ► **'Rotifera' (subfylum)**

'ROTIFERA' - RADERDIEREN

HENDRIK SEGERS

NEDERLAND 380 gevestigd (waarvan enkele exoten), nog 100 verwacht
WERELD ca. 2030 beschreven

Vrijlevende of vastzittende, meestal microscopisch kleine (0,04-3 mm), ongesegmenteerde wormen die gekenmerkt worden door de aanwezigheid van een ciliënkrans (corona ciliata) en een gespecialiseerd kauwapparaat (mastax) met daarin complexe tandstructuren (trophi). Een lichaams-

holte (pseudocoeloom) is aanwezig. De huid is voorzien van een skeletvormende laag die de dieren een gesegmenteerd uiterlijk geeft of verharde platen en stekels vormt (lorica). Er zijn drie grote groepen: de mariene Seisonida, en de hoofdzakelijk zoetwaterbewonende Bdelloidea en

Monogononta (zie voor een uitgebreide inleiding Wallace et al. 2006). Raderdieren leven overal waar water aanwezig is, zowel in zoet, brak als zout water.

Cyclus

De verschillende groepen raderdieren hebben zeer verschillende levenscycli. De Seisonida planten zich enkel geslachtelijk voort, terwijl de Bdelloidea de meest succesvolle zich uitsluitend ongeslachtelijk voortplantende diergroep zijn. De Monogononta hebben afwisselend ongeslachtelijke en geslachtelijke cycli, waarbij de mannetjes sterk gereduceerd en nauwelijks als raderdieren te herkennen zijn. Bdelloiden zijn in staat tot anhydrobiose, een verschijnsel waarbij individuen bij uitdroging van het milieu in een staat van sterk verminderd metabolisme overgaan. Hierbij stoten ze water uit en vormen zich om tot een tonnetje. In deze toestand zijn ze in staat langdurige perioden van ongunstige omstandigheden te overleven. Monogononta daarentegen produceren vergelijkbare duurstadia alleen als resultaat van geslachtelijke voortplanting. Het betreft duureieren die bestaan uit een dikke schaal met daarin een zich in een vroeg ontwikkelingsstadium bevindend embryo. De ontwikkeling van het embryo gaat slechts verder wanneer het duurei zich weer in voor de soort gunstige omstandigheden bevindt. Bij de drie groepen is sprake van een 'directe' ontwikkeling; een echt larvestadium is afwezig. Alleen bij vastzittende soorten is er een mobiele larve waarin wel alle organen reeds ontwikkeld zijn. Bij alle raderdieren is het aantal celkernen na de embryonale ontwikkeling constant (eutelie) en zijn er geen celdelingen meer. Regeneratie na beschadiging is dus niet mogelijk. Afhankelijk van de soort bedraagt de levensduur van actieve exemplaren enkele dagen tot weken.

Ecologie

Raderdieren voeden zich voornamelijk met bacteriën en algen die ze ofwel uit het water filteren door middel van hun ciliënkrans, ofwel van het substraat grazen. Een groot aantal betreft echter predatoren die leven van eencelligen, andere raderdieren of zelfs kleine watervlooien. Zelf vormen ze een belangrijke prooigroep voor allerhande kreeftachtigen en insectenlarven. Door hun grote aantal en snelle en efficiënte (parthenogenetische) voortplanting vormen raderdieren een belangrijke schakel in het voedselweb van zoetwater-ecosystemen. Voor veel vislarven vormen ze een noodzakelijke voedselbron en als zodanig worden gekweekte raderdieren dan ook massaal in de aquacultuur gebruikt. Ter bescherming tegen predatie zijn veel raderdiersoorten in staat stekels te ontwikkelen als reactie op de aanwezigheid van predatoren in hun milieu; deze laatste geven stoffen af (kairomonen) die parthenogenetische vrouwtjes aanzetten tot het produceren van nakomelingen met stekels. In de afwezigheid van predatoren worden dergelijke stekels niet ontwikkeld. Dit is een vorm van fenotypische plasticiteit en resulteert in een optimale allocatie van energie en bouwstoffen in verdediging of voortplanting.

Diversiteit

Wereldwijd zijn momenteel circa 2030 soorten raderdiertjes bekend, waarvan drie Seisonida, 461 Bdelloidea en 1570 Monogononta (SEGERS 2007). Deze aantallen zijn zeer waarschijnlijk

grove onderschattingen gezien aanwijzingen dat cryptische diversiteit binnen de groep bijzonder groot zou zijn (bijvoorbeeld SUATONI ET AL. 2006, WALSH ET AL. 2009) en aangezien zelfs uit goed onderzochte gebieden nog nieuwe soorten en zelfs families beschreven worden (DE SMET 2006, 2007). In Nederland zijn ongeveer 380 soorten vastgesteld (MOL 1984), maar deze informatie is dringend aan revisie toe. Er worden nog zeker 100 soorten verwacht. Recent werden nog twee nieuwe *Encentrum*-soorten beschreven uit de Westerschelde (DE SMET 2000). Door onze gebrekkige kennis over raderdiertjes is het moeilijk te bepalen welke soorten er eventueel een exoot zouden zijn. Slechts van *Kelicottia bostoniensis* is met zekerheid bekend dat het een van oorsprong Amerikaanse soort is (BALVAY 1994). Te verwachten exotische warmwatersoorten zijn *Brachionus variabilis* en *Lecane decipiens*, terwijl *Keratella tropica* reeds geregistreerd werd in Nederland (AZEMAR ET AL. 2007).



Brachionus quadridentatus



Filinia terminalis

Voorkomen

Ook wat hun voorkomen betreft zijn de drie groepen raderdieren zeer verschillend. De Seisonida leven uitsluitend vastgehecht op mariene kreeftachtigen van het genus *Nebalia*. Bdelloïden zijn een bijzonder succesvolle diergroep en komen overal voor waar water voorhanden is. Ze zijn bijzonder algemeen in zogenaamde limnoterrestrische milieus, dit zijn habitats die bestaan uit substraten (zoals mossen en korstmossen) waarin de dieren overleven in de minuscule hoeveelheden water die tijdelijk voorhanden zijn na regen. Uiteraard speelt hun vermogen tot anhydrobiose een belangrijke rol in hun overleven in dergelijke onstabiele habitats. In relatief grotere watervolumes zijn Monogononta alge-

meen. Zij vormen daar één van de klassieke zoöplankton-groepen (naast roeipootkreeftjes Copepoda en watervlooien Cladocera) die algemeen bestudeerd worden in ecologische studies. Tot 150 verschillende soorten Monogononta kunnen in gematigde streken in eenzelfde meer aangetroffen worden (DUMONT & SEGERS 1996). Veel soorten leven in open water maar de meest diverse gemeenschappen worden tussen waterplanten aangetroffen.

Determinatie

Seisonida: SØRENSEN ET AL. 2005. Bdelloidea: DONNER 1965. Monogononta: KOSTE 1978, SEGERS 1995, DE SMET 1996, DE SMET & POURRIOT 1997, NOGRADY & SEGERS 2002.

Animalia ► Syndermata (fyllum) ► Acanthocephala (subfyllum)

ACANTHOCEPHALA - STEKELSNUITWORMEN

HERMAN J.W.M. CREMERS

NEDERLAND 26 gevestigd, nog meerdere soorten verwacht
WERELD ca. 1150 beschreven

Enkele milimeters tot enkele tientallen centimeters lange wormen met een simpele lichaamsholte en een in trekbare snuit (proboscis) waarop vele kromgebogen stekels of haakjes staan. Er is geen darmkanaal en de wormen zijn van gescheiden geslacht. De stekelsnuitwormen zijn het nauwst verwant met een deel van de raderdieren. De volwassen wormen leven als parasiet in vertebraten terwijl het larvale stadium in een ongewervelde tussengastheer leeft. Stekelsnuitwormen leven in het mariene, aquatische en terrestrische milieu.

Cyclus

De vrouwelijke wormen produceren na bevruchting door de mannetjes eieren, die de gastheer met de ontlasting verlaten. Deze eieren worden vervolgens opgenomen door een ongewervelde tussengastheer (een insect of kreeftachtige). Hier ontwikkelt de larve, die reeds in het ei aanwezig is, zich verder tot een zogenaamde cystacanth. Dit larvestadium blijft vervolgens in de tussengastheer wachten totdat deze door een eindgastheer wordt opgegeten, waarna de worm volwassen wordt.

Ecologie

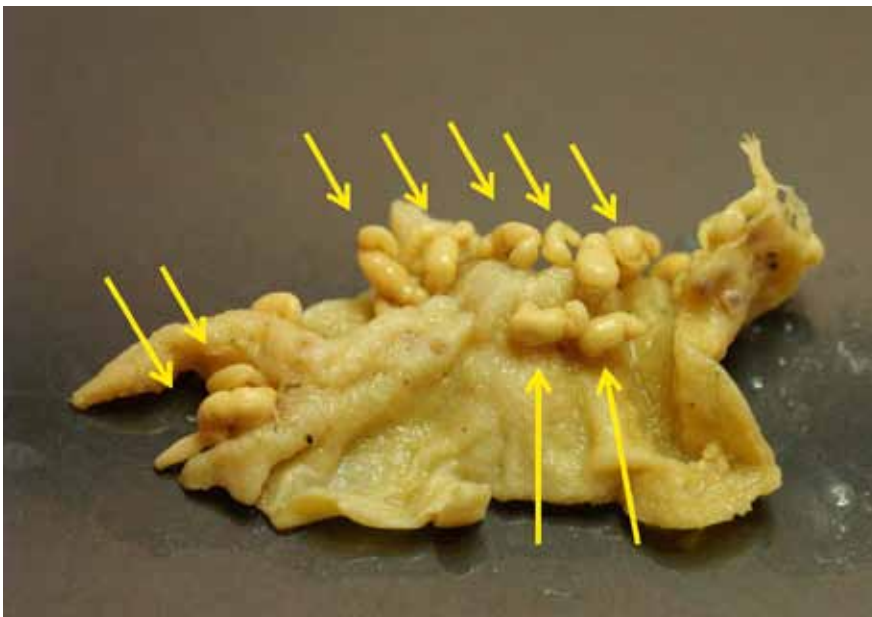
De volwassen wormen leven in het darmkanaal van gewervelde dieren. Met hun proboscis klampen ze zich stevig vast aan de darmwand, die ze soms zelfs volledig kunnen doorboren. Ze voeden zich met de darminhoud van de gastheer. In Nederland worden vrijwel geen stekelsnuitwormen aangetroffen bij huisdieren of bij de mens. In het verre verleden werd bij varkens nog wel eens *Macracanthorhynchus hirudinaceus* gevonden (BENNET & VAN OLIVIER 1826).

Diversiteit

In de wereld zijn ongeveer 1150 soorten beschreven (CHAPMAN 2009), maar er zijn veel meer soorten te verwachten. In Nederland zijn 26 soorten vastgesteld (H.J.W.M. Cremers pers. obs.) en er zijn bij uitgebreid onderzoek en nadere determinatie nog meer soorten te verwachten.

▼
Profilicollis botulus in darm van eider

►►
Proboscis van *Prosthorhynchus*



Voorkomen

Er is niet veel bekend over patronen in diversiteit en talrijkheid van stekelsnuitwormen. Er kunnen verschillende soorten in één gastheer worden aangetroffen; bijvoorbeeld drie soorten bij de grijze zeehond *Halichoerus grypus* (NICKOL ET AL. 2002). Soms vindt men zeer grote aantallen wormen in één

gastheerindividu. Zo werden in eiders *Somateria mollissima* in de Waddenzee soms meer dan 1000 (maximum 1933!) exemplaren gevonden van *Profilicollis botulus* (CAMPHUYSEN ET AL. 2002).

Determinatie

PETROCHENKO 1956-1958. Genusniveau: YAMAGUTI 1963B.

Animalia ► **Cycliophora (fylum)**

CYCLIOPHORA - KRANSDIERTJES

ERIK J. VAN NIEUKERKEN

Kransdiertjes werden pas in 1995 ontdekt door Deense biologen (FUNCH & KRISTENSEN 1995). De soort *Symbion pandora* is ongeveer 350 µm lang en zit met een hechtschijf op de monddelen van een kreeft. De mannetjes zijn maar 85 µm en zetten zich vast op het volwassen vrouwtje. Waarschijnlijk leven alle kransdiertjes commensaal op kreeften in het mariene milieu.

Cyclus

De levenscyclus is complex met een aantal vastzittende en vrijlevende stadia met verschillende morfologie. Het sessiele voedingsstadium is het grootst. Vrijzwemmende stadia duren kort en eten niet. In het 'pandoralarvestadium' zit een klein compleet voedingsstadium opgesloten, vandaar dat de beschreven Europese soort genoemd is naar de 'doos van Pandora'. Er bestaat zowel geslachtelijke als ongeslachtelijke voortplanting.

Ecologie

De bekende soorten zijn commensalen die leven op de monddelen van kreeften. Naar alle waarschijnlijkheid eten ze hier de kleine voedseldeeltjes die vrijkomen tijdens het eten van de kreeften.

Diversiteit

In Europa is naast *Symbion pandora* een nog onbenoemd soort gevonden. De uit Noord-Amerika beschreven soort vormt waarschijnlijk een complex van vier soorten (BAKER & GIRIBET 2007). Wereldwijd zijn er dus minstens zes soorten. Tijdens de voorbereiding van dit boek werden in 2010 exemplaren van *Symbion pandora* gevonden op de monddelen van een Noorse kreeft, gevangen in 1936 ten westen van Texel, uit de collectie van Naturalis. Hoewel de exacte

NEDERLAND 1 gevestigd, nog 1 verwacht

WERELD 2 beschreven, nog ca. 4 onbeschreven soorten bekend

vindplaats onbekend is, gaan we ervan uit dat dit het Nederlandse deel van het Continentaal Plat betreft. Het voorkomen van deze soort en de soort die op zeekeeft *Homarus gammarus* leeft was te verwachten (OBST ET AL. 2005). Over deze vondst zal nog worden gepubliceerd (FRANSEN ET AL. in voorbereiding).

Voorkomen

Cycliophora zijn gevonden op gastheren in zee. *Symbion pandora* leeft op de monddelen van de Noorse kreeft *Nephrops norvegicus*. De nog onbekende Europese soort leeft op de zeekeeft *Homarus gammarus*.



◀ *Symbion pandora*

Animalia ► **Entoprocta (fylum)**

ENTOPROCTA - KELKDIERTJES, KELKWORMEN

MARCO A. FAASSE

Kleine (<5 mm), aquatische, sessiele diertjes. Er zijn solitaire soorten en soorten die kolonies vormen door middel van een stolon (kruipstengel) of een basale plaat. Het lichaam bestaat uit een steel en een urnvormig (kolonievormende soorten) of kelkvormig (solitaire soorten) deel met een tentakelkrans. Typerend zijn de periodieke krommingen van de steel, die mogelijk een aangroeiwerende functie hebben. Zowel de mond als de anus bevinden zich binnen de tentakelkrans. De lichaamsholte (pseudocoeloom)

NEDERLAND 4 gevestigd (waarvan 1 exoot), nog 10 verwacht

WERELD ca. 150 beschreven

is gevuld met een gelatineuze massa. De Nederlandse soorten komen alle in zout water voor.

Cyclus

Solitaire soorten vermeerderen zich ongeslachtelijk door 'knopvorming' aan de buitenzijde van het lichaam van adulten en soms larven. Ongeslachtelijke voortplanting bij kolonievormende soorten vindt plaats door vorming van nieuwe individuen aan de stolon of basale plaat. Nieuwe



▲
Pedicellina cernua

stolons kunnen bij de familie Barentsiidae ook ontstaan aan de gespierde segmenten van de steel. Bij dezelfde familie kunnen toppen van stolons tot ruststadia (hibernacula) worden, die later weer knoppen vormen. Een kelk kan degenereren en van de top van de steel afvallen, waarna uit de top van de steel een nieuwe kelk kan ontstaan. Bij geslachtelijke voortplanting worden eieren in het lichaam bevrucht, waar ze blijven tot de larven zich zwemmend of kruipend kunnen verspreiden. Uit een larve kunnen door knopvorming nieuwe larven ontstaan (solitaire soorten) of er kan een vastzittend volwassen individu gevormd worden.

Ecologie

Entoprocta zijn suspensievoeders, die met de trilharen op de tentakels een waterstroom naar de mondopening opwekken

waar klein plankton wordt opgenomen. De kolonievormende Entoprocta leven op een grote variatie aan substraten: stenen, schelpen, wieren, Hydrozoa, Ectoprocta, enz. De solitaire soorten zijn gewoonlijk geassocieerd met grotere ongewervelde gastheren die waterstromen opwekken voor ademhaling of voedselvergaring. Daar vinden ze veelal een beschermde positie in leefbuizen of tussen lichaamsaanhangsels. De meeste soorten zijn zeer gastheerspecifiek. In Noordwest-Europa zijn de meeste solitaire Entoprocta geassocieerd met borstelwormen (Polychaeta), maar ook onder andere sponzen (Porifera) en mosdierjes (Ectoprocta) zijn gastheren. Buiten Europa is de diversiteit aan gastheren nog groter.

Diversiteit

Er zijn wereldwijd ongeveer 150 soorten beschreven (NIELSEN 1989), maar er zijn zeker 500 soorten te verwachten. Ze zijn klein en onopvallend en steeds worden nieuwe soorten van het solitaire epizoïsche type gevonden. In Nederland zijn vier kolonievormende soorten gevestigd, waarvan één exoot: *Barentsia matsushimana* (FAASSE 2006, JEBRAM 1968), maar naar solitaire soorten (die meestal op specifieke gastheren leven) is niet serieus gezocht. *Barentsia ramosa* is een exoot die enkele malen is waargenomen, maar wordt voorlopig als niet-gevestigd beschouwd. Waarschijnlijk zijn er nog ongeveer tien extra soorten te verwachten (NIELSEN 1989), waaronder één zoetwatersoort: *Urnatella gracilis*.

Voorkomen

Alle Nederlandse soorten zijn gevonden op harde substraten in brakke binnenwateren en in kustwateren, in de lage getijdenzone en onder de laagwaterlijn. Meestal zijn ze vastgehecht aan andere vastzittende ongewervelden als Hydrozoa en Ectoprocta. *Barentsia matsushimana* en *B. ramosa* zijn pas na 1980 waargenomen; waarschijnlijk heeft dit te maken met introductie door de mens.

Determinatie

NIELSEN 1989.

Animalia » Ectoprocta (fylum)

ECTOPROCTA - MOSDIERTJES

MARCO A. FAASSE

Vastzittende kolonievormende diertjes met een hoefijzervormige (meeste zoetwatersoorten) of ronde tentakelkrans (lofofoor), meestal omgeven door een kalkachtig of chitineus uitwendig skelet. De anus bevindt zich buiten de tentakelkrans. De individuen in een kolonie (zoïden) zijn onderling verbonden door middel van poriën in het skelet. Kolonies kunnen tot meer dan 10 cm groot worden. Enkele decennia geleden werden de kelkdierjes (Entoprocta) ook tot de mosdierjes gerekend en interessant genoeg wijst recent moleculair onderzoek weer op die verwantschap, die lang verworpen werd. Mosdierjes leven zowel in zout en brak water (klassen Gymnolaemata en Stenolaemata) als in zoet water (klasse Phylactolaemata).

Cyclus

Zee- en brakwatersoorten: Uit een mosdierlarve ontstaat

NEDERLAND 61 gevestigd (waarvan 8 exoten), nog ca. 20 verwacht
WERELD ca. 5000 beschreven

een enkele zoïde, de zogenaamde (meestal afwijkend gevormde) ancestrula, waaraan door knopvorming meer zoïden kunnen ontstaan. Op deze wijze kan een korstvormige of opgerichte, eventueel vertakte kolonie gevormd worden. Larven ontwikkelen zich bij de overgrote meerderheid van soorten na bevruchting in het lichaam van de zoïden, soms in een apart broedkamerje (ovicel) aan de top van de zoïden. De min of meer bolvormige larven voeden zich niet en vertonen een vrijlevend stadium dat slechts enkele uren duurt, waarna ze zich op een vaste ondergrond zetten en binnen een dag een ancestrula vormen. Bij enkele genera (onder andere *Electra*, *Conopeum*) vindt de bevruchting buiten het lichaam plaats en ontstaat een zogenaamde cyphonauteslarve, die zich voedt met fytoplankton en enkele weken als planktonorganisme leeft.



Zoetwatersoorten: Een larve zet zich na een kortdurend vrijzwemmend bestaan vast en na het terugrollen van de mantel is al een zoïde ontstaan, die door knopvorming een kolonie kan vormen. Larven ontstaan na bevruchting in de zoïden. In zoïden kunnen eveneens, door knopvorming, platte schijfjes met een hard omhulsel (statoblasten) ontstaan, die soms in de zomer het zoïdenlichaam verlaten, maar doorgaans pas vrijkomen tijdens het uiteenvallen van de zoïden in het najaar. Deze meestal drijvende statoblasten gaan gewoonlijk in het voorjaar open en vormen dan weer een kolonie.

Ecologie

Behalve de typische zoet- en zeewatersoorten is er een aantal gespecialiseerde brakwatersoorten, alle behorend tot de grotendeels mariene klasse Gymnolaemata. Mosdiertjes zijn voor het overgrote deel gebonden aan harde ondergronden en komen op zuiver zand en slib haast niet voor. Veel sedimentatie wordt eveneens slecht verdragen. Mosdiertjes zijn suspensievoeders die door middel van de trilharen op de tentakels een waterstroom opwekken die naar de mondopening leidt. Uit dit water voeden ze zich met onder andere fytoplankton. Mosdiertjes worden met name gegeten door zeenaaktslakken (Nudibranchia), die veelal specifiek van een enkele voedselsoort leven. Ook zee-egels eten mosdiertjes.

Diversiteit

Wereldwijd zijn ongeveer 5000 soorten bekend, waarvan een honderdtal in zoet water (MASSARD & GEIMER 2008). In Nederland komen negen zoetwatersoorten (klasse Phylactolaemata en *Paludicella articulata*) voor en 52 zee- en brakwatersoorten (klassen Gymnolaemata en Stenolaemata) (DE BLAUWE 2009, LACOURT 1949). Deze verschillende ecologische groepen vallen bijna exact samen met de onderscheiden taxonomische groepen. Onder deze 61 soorten bevinden



zich acht exoten. Hiernaast worden nog zo'n 20 Noordzeesoorten en exoten verwacht. *Arachnidium lacourti*, waarschijnlijk een exoot, is beschreven van Nederlandse exemplaren.

Voorkomen

In Nederland zijn mosdiertjes voor zover bekend grotendeels gebonden aan de kust. Mariene mosdiertjes komen met name voor op stenige ondergronden, maar ook bodems met losse schelpen kunnen veel soorten herbergen. Stenen, oesters, mossels en wieren zijn hier de meest voorkomende substraten. De hoogste diversiteit aan soorten wordt gevonden in de zoute delen van het Deltagebied. Het Nederlandse deel van de Noordzee is echter niet goed onderzocht op mosdiertjes en is mogelijk nog veel rijker aan soorten. Hier zijn nog heel wat nieuwe soorten voor de Nederlandse fauna te verwachten op stenen en schelpen. De in zoet water voorkomende soorten behoren vrijwel alle tot de klasse Phylactolaemata – die een relatief laag aantal soorten bevat – en groeien op stenen, hout en waterplanten. De Nederlandse soorten die pas na 1980 gevonden zijn betreffen grotendeels zeer cryptische soorten (*Arachnidium fibrosum*, *Panolicella nutans*) en exoten. Hoe de exotische zoetwatersoort *Pectinatella magnifica* Nederland bereikte is niet bekend. Zeven exotische mosdiertjes van zout en brak water bereikten ons via schelpdierimporten en scheepvaart. Nieuwe exotische soorten kunnen vooral verwacht worden in de Oosterschelde door import met schelpdieren en aanvoer met zeiljachten. De toename van het aantal autochtoon Noordwest-Europese soorten in Nederland is dus zeer beperkt.

Determinatie

Zoetwatersoorten: WOOD & OKAMURA 2005. Statoblasten: LACOURT 1982. Mariene soorten: HAYWARD 1985, HAYWARD & RYLAND 1985, 1998, 1999, DE BLAUWE 2009.



Kruipend geleimosdiertje
Cristatella mucedo



Cryptosula pallasiana

Animalia » Phoronida (fylum)

PHORONIDA - HOEFIJZERWORMEN

JAAP VAN DER LAND

Dunne wormvormige organismen, vaak met een dubbele, hoefijzervormige tentakelkrans (lofofoot) (EMIG 1982). De mondopening ligt binnen de tentakelkrans, het verteringskanaal maakt een lus in het lichaam en de anus ligt net buiten de tentakelkrans. Deze tentakelkrans kan na beschadiging door regeneratie hersteld of opnieuw gemaakt worden. De bloedvaten en het zenuwstelsel zijn simpel. Hoefijzerwormen zijn zeer nauw verwant aan de schelpdragende brachiopoden (Brachiopoda), die in Nederland alleen bekend zijn van de fossiele schelpen die op de Zeeuwse stranden gevonden kunnen worden. Soms worden deze twee groepen in één fylum, de Phoronozoa, geplaatst. Hoefijzerwormen maken een chitineuze buis, waarin ze leven op of verticaal ingegraven in de zeebodem of in hard substraat, waarbij de tentakelkrans in het langsstromende water wordt gehouden.

▼
Kleine hoefijzerworm
Phoronis hippocrepia



NEDERLAND 2 gevestigd, nog 1 verwacht
WERELD ca. 10 beschreven

Cyclus

Hoefijzerwormen zijn hermafrodiet of de seksen zijn gescheiden. Waarschijnlijk vindt de bevruchting van de eicel in het lichaam plaats. Bij enkele soorten worden weinig eieren geproduceerd die in het lichaam uitkomen. Bij andere soorten worden juist zeer veel eieren geproduceerd die op het moment van bevruchting worden vrijgelaten en dus als plankton leven. Na enkele weken vindt de metamorfose naar volwassen individu plaats.

Ecologie

De tentakelkrans wordt zo gehouden dat er veel water langsstroomt, waaruit micro-organismen en organisch afval gehaald kunnen worden. Hoefijzerwormen hebben een belangrijke ecologische rol op de zeebodem omdat ze in kalkgesteente en schelpen kunnen boren en zo leefgebiedjes voor andere organismen maken.

Diversiteit

In totaal zijn er 10 soorten bekend (EMIG 1979). In Nederland zijn twee soorten vastgesteld: *Phoronis hippocrepia* (ADEMA 1993, FAASSE 1994, WOLFF & POST 1979) en een andere soort die (nog) niet op naam is gebracht (M.A. Faasse pers. obs.). Er kan nog minstens één extra soort verwacht worden (EMIG 1979, HAYWARD & RYLAND 1990).

Voorkomen

Phoronis hippocrepia is een kosmopolitische soort. Uit Nederland is deze soort alleen uit de zee bij Zeeland bekend (FAASSE 1994). Dichtheden aan hoefijzerwormen op de zeebodem kunnen oplopen tot wel 20.000 individuen per m² (EMIG 1979).

Determinatie

EMIG 1979.

Animalia » Nemertea (fylum)

NEMERTEA - SNOERWORMEN

JAAP VAN DER LAND

Ongesegmenteerde roofwormen met een darm, anus en bloedvaten (MCCLINTOCK TURBEVILLE ET AL. 1992). Het kopgedeelte heeft een uitstulpbare tentakel en hierop kan zich een tandje bevinden, waarmee prooien aan de haak worden geslagen. Wanneer het tandje afbreekt, kan het vervangen worden door één van de reservetandjes die zich in zakjes in de mondholte vormen. Het lichaam is samentrekbaar. Het lichaam van *Lineus longissimus* kan in uitgerekte toestand wel 30 m zijn, maar de meest soorten zijn (veel) kleiner. De vroegere indelingen van deze wormen bij de platwormen lijkt, gezien de aanwezigheid van een lichaamsholte en bloedvaten, niet correct; ze lijken nauwer verwant aan ringwormen en weekdieren, hetgeen ook bevestigd wordt in moderne moleculaire studies (MCCLINTOCK TURBEVILLE ET AL. 1992, MINELLI 2009). Buiten de tropen leven alle soorten in zoet of zout water.

NEDERLAND 20 gevestigd, nog 30 verwacht
WERELD ca. 1200 beschreven

Cyclus

De geslachten van de meeste soorten zijn gescheiden, maar alle zoetwaterdieren zijn hermafrodiet. Het bevruchte ei ontwikkelt zich tot een larve, voordat het metamorfoseert. De bevruchting vindt vaak buiten het lichaam plaats, waardoor de larve gedurende enkele weken vrij in het water zweeft (plankton). Soms vindt de bevruchting in het lichaam plaats en bij enkele soorten vindt de ontwikkeling van het ei ook in het lichaam plaats zodat de larve 'geboren' wordt.

Ecologie

Snoerwormen zijn in het algemeen roofdieren op kleine ongewervelden, zoals kreeftachtigen en ringwormen of de eieren van ongewervelden. Om hun prooi te vangen wordt

de tentakel naar buiten geschoten in of om de prooi. Uit de tentakel komt soms gif vrij, zodat de prooi verdoofd wordt (RUPPERT & BARNES 1994). Het slachtoffer wordt vervolgens in zijn geheel opgeslokt. Enkele soorten, bijvoorbeeld *Malacobdella grossa*, leven in de mantelholte van weekdieren en eten daar de microben die de gastheer heeft opgenomen. *Carcinonemertes carcinophila* leeft parasitair in de kieuwen en op de eimassa van krabben.

Diversiteit

Er zijn ongeveer 1200 snoerwormen beschreven (CHAPMAN 2009). In Nederland zijn 20 soorten vastgesteld (FAASSE 2003C, MOL 1984), terwijl er nog circa 30 soorten verwacht worden (FRIEDRICH 1936).

Voorkomen

In Nederland zijn er vier zoetwatersoorten en de andere soorten leven in de zee. Hier zijn enkele microscopisch kleine soorten en de *Emplectonema*-soorten vrij algemeen. Er wordt relatief weinig onderzoek gedaan aan snoerwormen,



◀ *Lineus longissimus*

zodat er vrijwel geen gegevens zijn over patronen in voorkomen en dynamiek in de soorten aantallen.

Determinatie

FRIEDRICH 1936, STIASNY-WIJNHOF 1938, SCHWANK & BARTSCH 1990, GIBSON 1994, 1995, HAYWARD & RYLAND 1995. Voor naamgeving taxonomische groepen zie SUNDBERG 1991.

Animalia ► Annelida (fylum)

ANNELIDA - RINGWORMEN

ERIK J. VAN NIEUKERKEN & A. (TON) VAN HAAREN

NEDERLAND 458 gevestigd (waarvan 24 exoten)

WERELD ruim 15.150 beschreven

Gesegmenteerde wormen met een lichaamsholte (coeloom). Verwantschap binnen dit fylum is ondanks gedetailleerde studies nog steeds vrij onduidelijk; diverse analyses spreken elkaar op veel punten tegen (JENNINGS & HALANICH 2005, ROUSSET ET AL. 2007, STRUCK ET AL. 2007). Wel staat vast dat de vroeger als aparte fyła beschouwde zandwormen (Echiura) en pindawormen (Sipuncula) onder de ringwormen vallen en dat de Clitellata een monofyletische groep zijn. Zowel de Polychaeta als de Oligochaeta zijn vrijwel zeker parafyletische groepen. Hier behandelen we

de volgende groepen: borstelwormen (Polychaeta), Aphanoneura, zandwormen (Echiura), pindawormen (Sipuncula) en Clitellata waartoe de volgende groepen behoren: oligochaeten (Oligochaeta), bloedzuigers (Hirudinea) en branchiobdelle wormen (Branchiobdellida).



Borstelwormen - Polychaeta



Aphanoneura



Zandwormen - Echiura



Pindawormen - Sipuncula



Oligochaeten - Oligochaeta



Bloedzuigers - Hirudinea



Branchiobdelle wormen - Branchiobdellida

Animalia ► Annelida (fylum) ► Polychaeta (klasse)

POLYCHAETA - BORSTELWORMEN

DAVID TEMPELMAN, GODFRIED W.N.M. VAN MOORSEL & MARIO DE KLUIJVER

NEDERLAND ca. 250 gevestigd (waarvan 11 exoten), nog ca. 50 verwacht

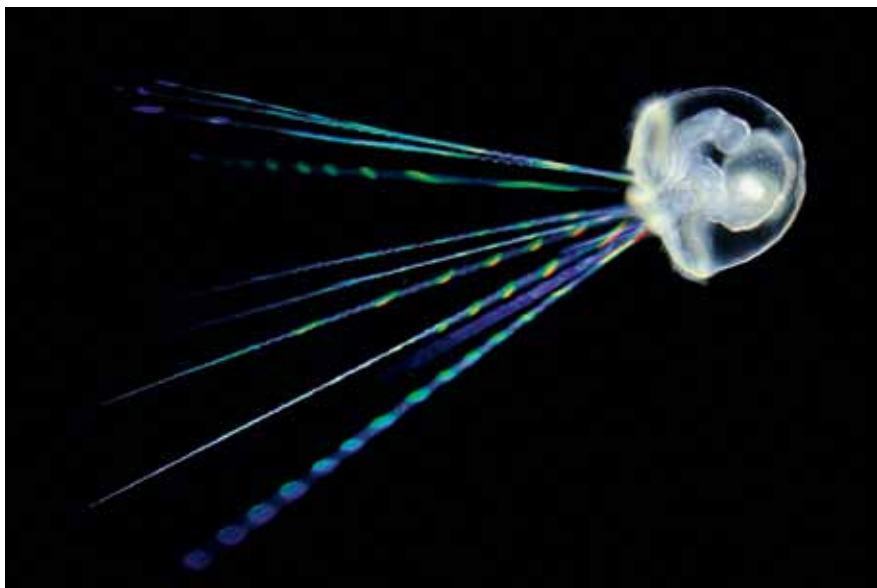
WERELD ca. 9000 beschreven

In- en uitwendig gesegmenteerde ringwormen, vaak met tentakels op het kopgedeelte. De dieren bewegen zich voort met behulp van borstels, die geplaatst zijn in bewegelijke uitstulpingen (parapodia) langs de zijkant van het lichaam. Deze parapodia hebben ook vaak een kieuwfunctie. De lengte van de wormen varieert tussen 1 mm bij verschillende interstitieel levende soorten en 50 cm bij de zager *Alitta virens*. Borstelwormen vormen de soorten- en vormenrijkste klasse binnen de ringwormen. Ze komen

voor in het mariene en brakke milieu, een enkele soort ook in zoet water.

Cyclus

Het merendeel van de borstelwormen kent gescheiden seksen en vertoont geslachtelijke voortplanting. Sommige soorten zijn hermafrodit. Primitieve soorten hebben geslachtsorganen in elk lichaamssegment, maar bij andere soorten zijn deze organen meer geconcentreerd. De ei- en



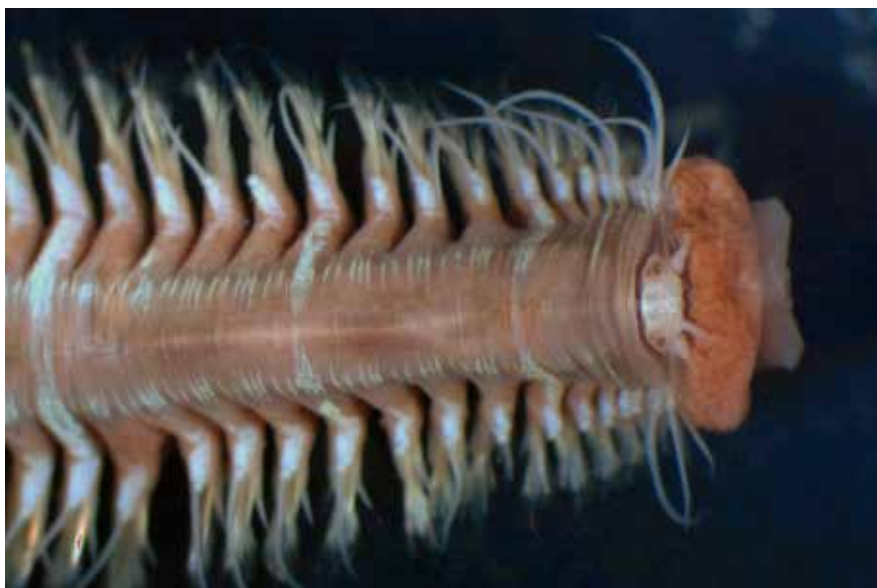
▲ Larve van de dakpankokerworm
Owenia fusiformis

spermacellen worden in het algemeen in het water vrijgelaten, waardoor de bevruchting extern plaatsvindt. Enkele soorten copuleren echter. Uit het bevruchte ei komt een larve, die vaak planktonisch leeft. Door het aangroeien van lichaamssegmenten wordt de larve uiteindelijk volwassen. In een enkel geval komt er uit het ei gelijk al een organisme

▶ Gladschubige zeerups
Harmothoe imbricata



▼ *Ophiodromus flexuosus*



met kenmerken van het volwassen dier. Allerlei variaties in levenscyclus komen voor. Zo kent de familie Syllidae het fenomeen waarbij nieuwe individuen zich afsnoeren van het 'moederdier'; deze 'nieuwgeborenen' zijn dan al zowat even groot als het ouderdier. Bij de zeeduizendpoten (familie Nereididae) komt soms een kortdurend planktonisch stadium voor dat aan het wateroppervlak gaat zwermen.

Ecologie

Borstelwormen vertonen een grote variatie in dieet; zo zijn er predatoren, aaseters, herbivoren, depositievoeders en filteraars. Daarnaast zijn er commensalen en parasieten. Zo leven zeerupsen commensaal in de kokers van de schelpkokerworm en leeft de heremietworm *Neanthes fucata* in de schelp van heremietkreeften. Veel soorten hebben kaken en een ruimte bij de mond (proboscis) die ze uit kunnen stulpen om hun voedsel te grijpen en het verteringskanaal in te trekken. De exotische trompetkalkkokerworm *Ficopomatus enigmaticus* kan een plaag vormen omdat ze grote kolonies ('rifjes') kunnen vormen op schepen en allerlei structuren in havens, bijvoorbeeld in het Noordzeekanaal (ENO ET AL. 1997, VAN DER VELDE ET AL. 1993). De wadpier *Arenicola marina*, de zager *Alitta virens* en zandzagers *Nephtys* worden vaak gebruikt als aas door vissers. Sommige genusnamen zijn afgeleid van mythologische godinnen, zoals *Aphrodite*, *Nereis* en *Nephtys*.

Diversiteit

Wereldwijd zijn zo'n 9000 soorten beschreven (ROUSE & PLEIJEL 2001), maar er zijn zeker nog vele onbeschreven soorten. In Nederland (inclusief het Nederlandse deel van het Continentaal Plat) zijn ruim 250 soorten vastgesteld, waarvan 11 exoten (MOL 1984, WOLFF 1968, 2005, en rapporten in opdracht van Rijkswaterstaat). Er worden nog zo'n 50 soorten verwacht. Indien we ons beperken tot de kustzone (twaalfmijlszone), dan ligt het aantal soorten rond de 125 en kunnen er nog ruim 25 extra soorten worden verwacht. De soort *Alkmaria romijni* is beschreven aan de hand van Nederlandse exemplaren.

Voorkomen

Veruit de meeste soorten leven in de zeebodem. Enkele soorten leven interstitieel. Polychaeten komen ook veel in de estuaria van de Schelde en de Waddenzee voor. Hier leven circa 25-50 soorten, die deels van belang zijn voor foeragerende steltlopers. Sommige van de estuariene soorten zijn ook te vinden in binnendijkse brakke wateren, zoals karrevelden, inlagen, brakke slootjes en kanalen. Eén van de opvallendste soorten is de exotische groenworm *Marenzelleria viridis*, die plaatselijk met meer dan 10.000 exemplaren per m² kan voorkomen en een drooggewicht tot 40 g per m² bereikt. Op harde substraten, zoals de dijken langs de Oosterschelde, leeft een tiental soorten. Er bestaan ook planktonische soorten en diepzeesoorten en enkele soorten zijn bekend uit grotten, maar hiervan zijn geen Nederlandse vertegenwoordigers bekend. Eén soort, de exotische *Hypania invalida*, komt alleen in zoet water voor. Tot de talrijkste wormen behoren soorten uit de geslachten *Nephtys*, *Magelona* en *Phyllodoce*. De meeste soorten Polychaeta leven buiten onze directe waarneming. Op wadden en slikken



vinden we echter de bekende wad- of zeeper *Arenicola marina*, die als uitwerpsel de bekende ‘tandpastasliertjes’ maakt. Een andere bekende soort van het wad is de veelkleurige zeeduizendpoot *Nereis diversicolor*. De laatste jaren valt op dat de noordelijke kustzone aanzienlijk soortenrijker is dan de zuidelijke. Bovendien kunnen de aantallen soorten en individuen sterk fluctueren. De recente hoge aantallen wormen in de kustzone en Waddenzee in vergelijking met bijvoorbeeld schelpdieren heeft onderzoekers wel verleid tot het gebruik van de term ‘verworming’. Een relatie met invloed van de mens, vooral door visserij en zandwinning, ligt hierbij voor de hand. Er zijn sinds circa 1980 verschillende nieuwkomers te melden. Het gaat hierbij om zo’n tien soorten exoten die via ballastwater of door vasthechting op de romp van schepen in Nederland zijn gearriveerd (WOLFF 2005). Sinds de jaren 1990 komt in rivieren, kanalen, de Biesbosch en zelfs in de Am-



sterdamse grachten *Hypania invalida* voor, van oorsprong afkomstig uit de Zwarte Zee. Deze soort heeft Nederland bereikt door de aanleg van het Rijn-Main-Donaukanaal (KLINK & BIJ DE VAATE 1996). De groenworm *Marenzelleria viridis* is van Noord-Amerikaanse komaf (o.a. WOLFF 2005). Het leeuwendeel van de nieuwe soorten sinds 1980 is echter het gevolg van een toename in inventarisatie-inspanning (vooral in het kader van opdrachten voor Rijkswaterstaat). Over polychaeten die nieuw in ons land zijn verschenen door klimaatverandering is nog niets gepubliceerd. Over een eventuele achteruitgang van borstelwormen is weinig bekend.

Determinatie

FAUCHALD 1977, WESTHEIDE 1990, HARTMANN-SCHRÖDER 1996, FIEGE ET AL. 2000, DE KLUIJVER ET AL. 2000, ROUSE & PLEIJEL 2001, GARWOOD 2007, BARNICH & FIEGE 2009, WORSFOLD 2009.



Pseudopolydora pulchra



Waaierkokerworm
Sabella pavonina

Animalia ► Annelida (fyllum) ► Aphanoneura (klasse)

APHANONEURA

A. (TON) VAN HAAREN

Tot ongeveer 1 cm lange wormen met een lichaam dat in maximaal 17 segmenten is onderverdeeld. Vroeger werden deze wormen onder Oligochaeta geschaard, maar hiervan verschillen ze door het ontbreken van een clitellum en door de zeer fijne beharing van de kop, waarmee ze over het substraat kunnen glijden. Tegenwoordig worden ze in een aparte klasse geplaatst (ROTA 2010), hoewel niet iedereen het daarmee eens is (bv. TIMM 2009). In Nederland behoren alle Aphanoneura tot de orde Aeolosomatida en de familie Aeolosomatidae. De Nederlandse soorten leven in zoet en licht brak water.

Cyclus

Aphanoneura zijn hermafrodiet en twee wormen kunnen elkaar dus bevruchten. De reproductie vindt echter vaker ongeschlachtelijk plaats door het afsnoeren van een deel van het lichaam, waaruit een nieuw individu kan groeien.

NEDERLAND 9 gevestigd, nog 12 verwacht
WERELD ruim 30 beschreven



Aeolosoma

Ecologie

Aphanoneura zijn over het algemeen bentische dieren die van levend of dood plantaardig materiaal leven. Maar ook glijden ze over waterplanten en hun wortels, draadalgen, mossen, bryozoënkolonies of door het zand. Ten minste één niet-inlandse soort leeft commensaal op kreeften.

Diversiteit

In totaal zijn wereldwijd ruim 30 soorten beschreven (TIMM 2009), maar er zijn zeker nog veel extra soorten te verwachten. Voor Nederland zijn negen soorten gemeld: acht *Aeolosoma*-soorten en *Rheomorpha neisvestnovae* (MOL 1984, A. van Haaren pers. obs.). Naar verwachtingen kunnen er nog zo'n 12 soorten in ons land worden aangetroffen.

Voorkomen

Vrijwel alle Nederlandse Aphanoneura leven in zoet water, zowel in stilstaande als stromende wateren. *Aeolosoma hemprichi* is bekend uit de voormalige Zuiderzee dus uit licht brak

water (zoutgehalte van 7‰) (UDE 1929). Sommige soorten leven in het sediment (interstitieel). Verder is deze groep in Nederland te beperkt onderzocht om uitspraken te doen over patronen in diversiteit en talrijkheid. Waarschijnlijk zijn Aphanoneura uiterst algemeen in Nederland, maar ze worden niet bij routinematig onderzoek (van bijvoorbeeld waterschappen) betrokken. De dieren kunnen alleen levend goed bestudeerd worden, ze zijn namelijk slecht te conserveren waardoor de mogelijkheden om een collectie aan te leggen gering zijn.

Determinatie

TIMM 2009.

Animalia ► Annelida (fylum) ► Echiura (klasse)

ECHIURA - ZANDWORMEN

JAAP VAN DER LAND

NEDERLAND 1 gevestigd, nog 1 verwacht

WERELD 176 beschreven

Ongesegmenteerde wormen met een lichaamsholte (coeloom) en een 'slurf' die niet intrekbaar is. De wormen leven in zee ingegraven in de bodem, in schelpen of in allerlei holten.

Ecologie

Zandwormen eten over het algemeen dood organisch materiaal, maar ook wel kleine diertjes. De 'slurf' met een mond die boven de zeebodem of buiten de leefholte uitsteekt wordt gebruikt om zand en slib te verzamelen waaruit voedseldeeltjes gefilterd worden. Aan het andere uiteinde van het lichaam is de anus.

Diversiteit

Er zijn wereldwijd 176 soorten bekend (BOUCHET 2006). In Nederland is één soort vastgesteld: *Echiurus echiurus* (WOLFF 1973), en is er nog één extra te verwachten (STEPHEN & EDMONDS 1972).

Voorkomen

Echiurus echiurus komt langs de gehele Nederlandse kust voor van de Oosterschelde tot de Waddenzee (VAN DER LAND ET AL. 2005). Hier zit het lichaam in een U-vorm in de zandbodem ingegraven. Verder is deze soort in arctische tot tropische wateren aangetroffen.

Determinatie

STEPHEN & EDMONDS 1972.

▼
Echiurus echiurus



Cyclus

De geslachtscellen van zandwormen worden meestal in het zeewater vrijgelaten waar de bevruchting plaatsvindt. Uit een ei komt een larve (trochophora).

Animalia ► Annelida (fylum) ► Sipuncula (klasse)

SIPUNCULA - PINDAWORMEN

JAAP VAN DER LAND

NEDERLAND 8 gevestigd, nog 4 verwacht

WERELD 145 beschreven

▼
Nephasoma minutum



Ongesegmenteerde wormen met een lichaamsholte (coeloom) en een lengte van 1-30 cm. Het lichaam bestaat uit twee delen: een romp en een introvert. De introvert is een slurfachtig lichaamsdeel met een mond en kan met kracht naar binnen getrokken worden (CUTLER 1994). De wormen leven ingegraven in de zeebodem.

Cyclus

De meeste pindawormen, zo ook de Nederlandse soorten, hebben mannetjes en vrouwtjes die hun geslachtscellen in het zeewater loslaten voor de bevruchting. Na enkele larvale stadia wordt het dier volwassen. Bij een enkele soort komt facultatieve parthenogenese (*Nephasoma minutum*) of

ongeslachtelijke reproductie voor door het afsplitsen van een deel van het lichaam.

Ecologie

Het grootste gedeelte van het lichaam is verscholen in sediment of in holten. De introvert en de tentakeltjes rondom de mond worden gebruikt om in de directe omgeving allerlei voedseldeeltjes (met name dood organisch materiaal) van de naburige zeebodem te verzamelen. De darm is U-vormig en mondt uit in een anus aan de basis van de introvert; een aanpassing aan het leven in een holletje.

Diversiteit

Er zijn ongeveer 145 soorten beschreven (STEPHEN & EDMONDS 1972). In de zuidelijke Noordzee zijn acht soorten vastgesteld

(VINKESTIJN 1982) en kunnen nog vier soorten verwacht worden (VAN DER LAND ET AL. 2005).

Voorkomen

De meeste soorten leven in ondiep zeewater in het sediment, holten of lege schelpen. *Sipunculus nudus*, *Golfingia elongata*, *G. vulgaris* en *Phascolion strombi* zijn relatief algemeen in de kustwateren (VAN DER LAND ET AL. 2005). Deze laatste soort leeft uitsluitend in lege slakkenhuizen en heeft daarvoor een spiraalvormig lichaam. *Nephasoma minutum* is ook aangetroffen in het brakke water van de Ooster- en Westerschelde (VAN DER LAND ET AL. 2005).

Determinatie

STEPHEN & EDMONDS 1972, GIBBS 2001.

Animalia ► Annelida (fylum) ► Oligochaeta (klasse)

OLIGOCHAETA - OLIGOCHAETEN

A. (TON) VAN HAAREN

NEDERLAND 158 gevestigd (waarvan 10 exoten), nog ca. 100 verwacht
WERELD 5000 beschreven

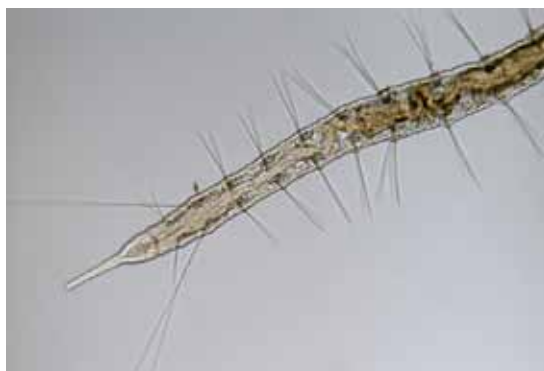
In- en uitwendig gesegmenteerde ringwormen zonder kop-tentakels, maar met een klierrijk 'zadel' (clitellum). De langs de zijkant van het lichaam aanwezige borstels zijn niet op huiduitstulpingen geplaatst. De klasse Oligochaeta wordt in vijf ordes onderverdeeld: potwormen (Enchytraeida), roofwormen (Haplotaxida), bloedwormen (Lumbriculida), regenwormen (Opisthopora) en slibwormen (Tubificida). Oligochaeten zijn algemeen in het zoete water en het terrestrische milieu en enkele soorten zijn marien of leven in grondwater.

Cyclus

Oligochaeten kunnen zich op meerdere manieren voortplanten, zowel geslachtelijk als ongeslachtelijk. Alle soorten zijn hermafrodit, met mannelijke en vrouwelijke geslachtsorganen. Bij sommige soorten wordt ongeslachtelijke voortplanting geprefereerd, met name wanneer omstandigheden een snelle groei vereisen. Binnen ongeslachtelijke voortplanting worden drie typen onderscheiden: archytomie, waarbij een individu in een of meerdere stukken uiteenvalt en elk deel tot een nieuw individu ontwikkelt; paratomie, waarbij een individu aan de staart een nieuw individu ontwikkelt; en parthenogenese, waarbij de eieren zonder bevruchting ontwikkelen tot een nieuw individu. Onder bepaalde omstandigheden kunnen soorten zelfs hun voortplantingsstrategie wijzigen, bijvoorbeeld onder invloed van verontreiniging. Bij geslachtelijke voortplanting en parthenogenese worden cocons met een of meerdere eieren in aquatische of terrestrische substraten afgezet. De cocons worden iets onder het oppervlak van de (water)bodem gelegd om predatie te voorkomen. Uit de cocons komen de jongen die zonder enige ouderzorg verder groeien. Ze groeien over het algemeen door het vormen van meerdere segmenten aan de staartkant (zie ook TIMM 1987). Oligochaeten kunnen een of enkele keren per jaar cocons afzetten, waarbij de meeste soorten zich vanaf het vroege voorjaar tot het begin van de zomer voortplanten. Van enkele soorten zijn vrijwel het gehele jaar seksueel volwassen individuen te vinden. Oligochaeten kunnen één tot 17 jaar oud worden.

Ecologie

Oligochaeten eten over het algemeen dood organisch materiaal van of uit de (water)bodem. Sommige aquatische soorten leven van fytoplankton. Slechts een enkele soort is predator van zoöplankton (*Chaetogaster*) of valt andere wormen aan (*Haplotaxis*). Enkele lintwormen (Cestoda) zijn



▲ *Dendrobaena veneta*

◀ *Pristina longiseta*

algemene visparasieten van karperachtigen en gebruiken sommige soorten oligochaeten als intermediaire gastheer. In het buitenland zijn ook parasieten bekend die oligochaeten als tussengastheer hebben (met name *Tubifex tubifex*) en die de zogenaamde 'whirling disease' veroorzaken bij zalmachtigen. Er is een aantal (semi)aquatische oligochaeten dat gebruikt wordt in afvalwaterzuiveringsinstallaties voor het reinigen van de filterbedden (enkele regenwormen en *Aulophorus furcatus*). Pot- en regenwormen zorgen door hun gegrave in de bodem voor menging en beluchting van de grond. Op deze wijze spelen ze een zeer belangrijke rol in het vruchtbaar houden en maken van de bodem, waaronder ook landbouwgronden.

Diversiteit

Er zijn in totaal ongeveer 5000 soorten beschreven (MARTIN ET AL. 2008). In Nederland zijn 158 gevestigde soorten aangetoond, waaronder tien exoten (A. van Haaren & J. Soors pers. obs.). Er worden nog ongeveer 100 extra soorten verwacht.

Voorkomen

Het rivierengebied is duidelijk de soortenrijkste regio van Nederland. Een onderzoek in bijvoorbeeld de riviertak Hollandse IJssel leverde in vijf jaar 31 soorten op (A. van

Haaren pers. obs.). In de Belgische Zeeschelde kunnen door de hoge voedselrijkdom van het water tot vier miljoen oligochaeten per m² worden aangetroffen (J. Soors pers. med.). Oligochaeten behoren tot een zeer intensief onderzochte groep dieren; gegevens over de verspreiding van deze wormen zijn echter alleen nog te vinden in rapporten. Het onderzoek naar grondwatersoorten is nog nauwelijks verricht en het is goed mogelijk dat het aantal soorten in Nederland vele malen hoger is dan nu bekend is. Ditzelfde geldt ook voor mariene soorten, die weinig aandacht krijgen. Door een toename in onderzoeksactiviteiten konden de laatste twee decennia wel aardig wat (zoetwater)soorten aan de Nederlandse lijst worden toegevoegd die hier waarschijnlijk al lang aanwezig waren (zie bijvoorbeeld VAN HAAREN 2002, VAN HAAREN ET AL. 2005, SIMS & GERARD 1999). Daarnaast kunnen nieuwe soorten Nederland bereiken via de import van land- en waterplanten, afvoer van bovenstrooms Rijnwater vanuit het Donaustroomgebied en mogelijk ook via import van ballastwater.

Determinatie

Zoetwatersoorten: TIMM & VELDHIJZEN VAN ZANTEN 2002, TIMM 2009. **Mariene soorten:** BRINKHURST & JAMIESON 1971, BRINKHURST & BAKER 1979, BRINKHURST 1982, 1985, 1986. **Regenwormen:** VAN RHEE 1970, BOUTCHE 1972, SIMS & GERARD 1999. **Potwormen:** SCHMELZ & COLLADO 2010.

Animalia ► Annelida (fylum) ► Hirudinea (klasse)

HIRUDINEA - BLOEDZUIGERS

A. (TON) VAN HAAREN

NEDERLAND 31 gevestigd (waarvan 3 exoten), nog 2 verwacht
WERELD 650 beschreven

Ringwormen met een (gereduceerde) lichaamsholte (coeloom), waarbij de (schijnbare) uitwendige segmentatie niet overeenkomt met de inwendige. Borstels en tentakels zijn afwezig. Zowel rond de mond als rond de anus is een zuignap aanwezig. Bloedzuigers zijn predatoren of ectoparasieten. In Nederland leven bloedzuigers voornamelijk in zoet water en enkele soorten in zout water. Eén soort is een ectoparasiet van zoogdieren en is op deze wijze incidenteel ter-restrisch.

▼
Medicinale bloedzuiger
Hirudo medicinalis



Cyclus

Bloedzuigers zijn tweeslachtig (hermafrodit) en hebben zowel een mannelijk als een vrouwelijk geslachtsorgaan. Ze leggen net als alle andere ringwormen vlak na de copulatie cocons op allerlei substraten met daarin één of enkele embryo's. Er zijn soorten die zich na het afzetten van de cocon niet verder meer bekommeren over de verdere ontwikkeling van de eieren. Van andere soorten is bekend dat ze aan broedzorg doen. Deze soorten hechten de cocon aan hun buikzijde vast waarna de eieren zich ontwikkelen tot jonge bloedzuigers. Na het uitsluipen dragen ze de jongen onder hun buik met zich mee en helpen hen ook aan voedsel. Soms worden de cocons op nog levende slakken gelegd (bijvoorbeeld *Viviparus*- en *Lithoglyphus*-soorten). Populaties bloedzuigers kunnen sterk uitgedund worden of geheel verdwijnen onder grote predatiedruk van platwormen, die op cocons en jonge bloedzuigers prederen. Bepaalde soorten leven enkele maanden tot twee jaar, de grotere soorten (uit de genera *Haemopsis* en *Hirudo medicinalis*) kunnen vele jaren leven.

Ecologie

De vers uitgeslopen jongen eten eerst de cocon leeg waarna ze als predator verder leven. Veel soorten bloedzuigers hebben een gespecialiseerd dieet bestaande uit een bepaalde diergroep, zoals slakken (Glossiphoniidae), regenwormen en landslakken (*Haemopsis*) of borstelwormen, dansmuggenlarven, kokerjuffers en zelfs erwtenmossels (Erpobdellidae). Visbloedzuigers en de medicinale bloedzuiger *Hirudo medicinalis* hebben een ander voedselpatroon: zij zuigen zich

vast aan een gastheer om zo hun bloed op te nemen. Visbloedzuigers zijn parasitair op diverse vissoorten en zijn vaak te vinden rondom de kieuwopeningen en de staart. De medicinale bloedzuiger *Hirudo medicinalis* leeft op zoogdieren en amfibieën. Zo nu en dan zuigt deze soort zich aan de mens vast. Deze bloedzuiger werd 2500 jaar geleden al gebruikt voor aderlatingen. Tegenwoordig wordt dit dier gebruikt in ziekenhuizen bij de verzorging van grote open wonden; de aanwezigheid van bloedzuigers rondom de wond zorgt voor een betere doorbloeding.

Diversiteit

Wereldwijd zijn ongeveer 650 soorten beschreven (BORDA & SIDDALL 2004). In Nederland zijn 31 gevestigde soorten bekend, waaronder drie exoten (HAAREN ET AL. 2004, TEMPELMAN 2008). Ook zijn er vijf niet-gevestigde soorten; het gaat hierbij om soorten die af en toe in Nederland opduiken door introducties door de mens of minder dan tien jaar in ons land zijn geweest). Er worden nog twee soorten in Nederland verwacht: *Dina pseudotrocheta* en *Haemopsis elegans* (GROSSER 2004, GROSSER & EISELER 2008).

Voorkomen

In Nederland zijn de kleigebieden en het laagveen- en rivierengebied het rijkst aan soorten (HIGLER & VAN DER VELDE

1988, A. van Haaren pers. obs.). De dichtheden kunnen flink oplopen; onder vuile omstandigheden kan één soort, *Helobdella stagnalis*, in enorme aantallen voorkomen. Mogelijk dat een enkele visbloedzuiger is verdwenen die op een specifieke en (vrijwel) uitgestorven vissoort voorkomt (zoals steur *Acipenser sturio* en zalm *Salmo salar*), maar omdat er geen oude geverifieerde waarnemingen van zijn, is dat onbekend. De medicinale bloedzuiger *Hirudo medicinalis* is erg zeldzaam geworden; er zijn nog slechts enkele populaties bekend (FELIX & VAN DER VELDE 2000). De achteruitgang is te wijten aan de vernietiging van de biotoop (stilstaande wateren op zandgronden) en het verzamelen van de dieren uit de natuur. Sinds de publicatie van Dresscher & Higler (1982) zijn er 15 soorten nieuw gemeld voor Nederland (zie tabel) (VAN HAAREN ET AL. 2004, TEMPELMAN 2008). De opening van het Rijn-Main-Donaukanaal is de oorzaak geweest dat *Caspiobdella fadejewi* Nederland kon bereiken. De overige 'nieuwe' soorten waren waarschijnlijk al lang in Nederland, maar worden door een toegenomen inventarisatieactiviteit aangetoond (zie bijvoorbeeld CUPPEN 1994, SOES 2004, SOES & CUPPEN 2004).

Determinatie

BIELECKI 1997, NESEMANN & NEUBERT 1999, GROSSER 2004.

Tabel

Bloedzuigers die na 1982 nieuw voor Nederland zijn gemeld.

Alboglossiphonia hyalina
Alboglossiphonia striata
Glossiphonia concolor
Glossiphonia nebulosa
Glossiphonia verrucata
Helobdella europaea
Caspiobdella fadejewi
Piscicola brylinskai
Piscicola borowieci
Piscicola margaritae
Piscicola pojmanskae
Dina punctata
Erpobdella monostriata
Erpobdella vilnensis
Barbronia weberi

Animalia ► Annelida (fyllum) ► Branchiobdellida (klasse)

BRANCHIOBDELLIDA - BRANCHIOBDELLE WORMEN

A. (TON) VAN HAAREN

NEDERLAND 1 gevestigd, nog ca. 5 verwacht
 WERELD ca. 150 beschreven

In- en uitwendig gesegmenteerde ringwormen zonder kop-tentakels met een zuignap aan het einde van het lichaam. In bouw zijn deze dieren enigszins vergelijkbaar met bloedzuigers, waar ze vroeger toe gerekend werden. Bij bloedzuigers is er echter geen inwendige segmentering in het volwassen stadium. Branchiobdelle wormen hebben geen borstels en bestaan altijd uit 15 segmenten, onderverdeeld in een kop-deel (vier segmenten), middenlijf (tien) en achterzuignap (één). Het zadell (clitellum), met het merendeel van de voortplantingsorganen, bevindt zich in segment 9-10. De lengte bedraagt 3-10 mm. Branchiobdelle wormen leven in het zoete water als ectosymbiont, en in Nederland strikt commensaal, op zoetwaterkreeften.

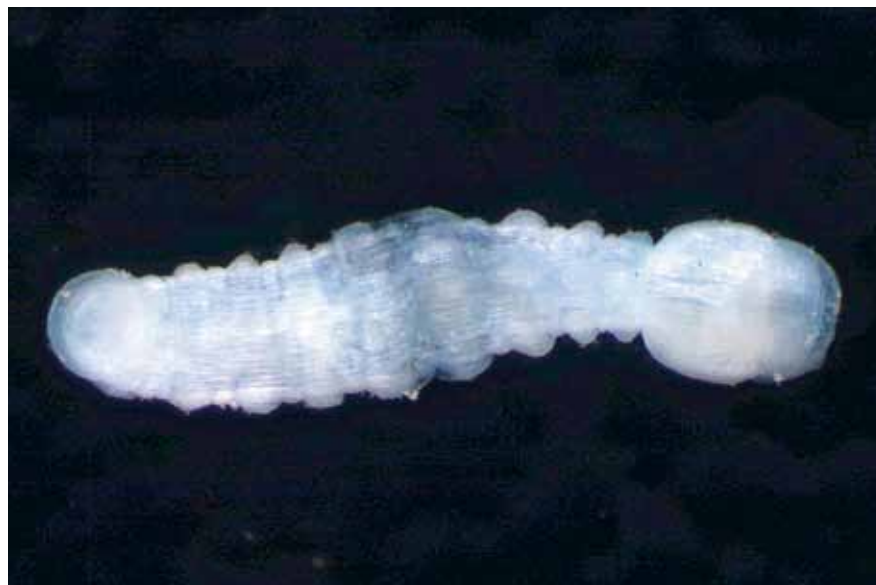
Cyclus

Branchiobdelle wormen planten zich uitsluitend geslachtelijk voort. Alle soorten zijn hermafrodiet, met mannelijke en vrouwelijke geslachtsorganen. Bij de paring bewegen beide dieren zich kruisgewijs tegen elkaars buikzijde aan. Het sperma van het ene dier wordt via een penis in de vrouwelijke spermatheca ingebracht. Het bevruchte ei wordt vervolgens door het clitellum middels een cocon op het pantser van een kreeft afgezet. Bij de subfamilie Branchiobdellinae bevindt zich slechts één ei in de cocon, bij de niet-inlandse Cambarincolinae twee eieren. De samenleving met kreeften is essentieel: als de cocon afgezet wordt op het lege exoskelet van de kreeft, dan sterven de embryo's. In normale gevallen komen de eieren na 10-12 dagen uit bij 20-22°C.

Ecologie

Branchiobdelle wormen leven niet van de kreeft (of andere Crustacea als garnalen en krabben) zelf, maar bevinden zich op het exoskelet. Het voordeel voor de gastheer is dat de wormen hun lichaam goed schoon houden door allerlei aangroei (algen, protozoa), detritus, insectenlarven, roeipootkreeften, etc. te verwijderen. De gastheer garandeert de wormen bescherming tegen predatoren, maar ook een constante voedselbron. De wormen zijn aan te treffen op verschillende

▼ Branchiobdelle worm



plekken van het exoskelet, maar meestal aan de onderzijde van het achterlijf, rond de kieuwen, aan de zijkant van het borststuk of op de scharen. De plaats waar ze zitten is niet soortspecifiek; als er meerdere soorten op één en dezelfde kreeft leven, vertonen ze wel enige differentiatie.

Diversiteit

Wereldwijd zijn in totaal ongeveer 148 soorten Branchiobdellida beschreven (GELDER 2006, NESEMANN 1997). In Nederland zijn twee soorten gemeld (MOL 1984): *Branchiobdella parasita* en *B. astaci*. Het voorkomen van ten minste de tweede soort verdient nader onderzoek. Naar schatting kunnen nog ongeveer vijf exotische soorten aan de lijst worden toegevoegd.

Voorkomen

Over het voorkomen van branchiobdelle wormen in Nederland is nog niets bekend. In Noord-Amerika zijn populaties aangetroffen op één kreeft variërend van 1800 individuen van één soort tot 100 individuen van acht soorten. De verschillende soorten vertonen geen echte voorkeur voor een bepaalde soort kreeft. De twee soorten die uit Nederland gemeld zijn, leven op Astacidae (*Astacus astacus* en *A. leptodactylus*). Beide kreeften zijn echter tegenwoordig vrijwel uitgestorven respectievelijk vrij zeldzaam. Het is dan ook goed voor te stellen dat daarmee ook de branchiobdelle wormen in Nederland zijn uitgestorven. In een groot deel

van Midden-Europa is er een duidelijke afname van de kreeft *Astacus astacus* en wordt *Branchiobdella astaci* daarmee ook met uitsterven bedreigd (NESEMANN 1997). Uit het buitenland zijn branchiobdelle wormen ook bekend van de kreeftenfamilie Cambaridae (onder andere *Procambarus clarkii* en *Orconectes virilis*). In Europa komen ongeveer negen soorten branchiobdelle wormen voor, waarvan de meeste beperkt zijn tot Centraal- en Zuid-Europa. Het merendeel van de Europese kreeftensoorten komt echter niet of nauwelijks in Nederland voor. Met de introductie van nieuwe kreeftensoorten kunnen mogelijk ook branchiobdelle wormen meekomen. Dit is onder meer het geval met de Noord-Amerikaanse soort *Xironogiton instabilis* (die leeft op *Pacifastacus leniusculus*) die is waargenomen in Oostenrijk en Zweden en *Cambarincola mesochoreus* (op *Procambarus clarkii*) die in Italië is gesignaleerd. De kans is dus groter dat er in Nederland Noord-Amerikaanse soorten zullen worden ontdekt dan dat andere Europese soorten Nederland bereiken. Het onderzoek naar deze cryptische diergroep kan dus pas echt op gang komen door de exotische kreeftensoorten eens nader te bestuderen.

Determinatie

Europese soorten: NESEMANN 1994, NESEMANN 1997, NESEMANN & NEUBERT 1999, TIMM 2009. Nearctische soorten: HOLT & OPELL 1993, GELDER 1996, GELDER 2006; GELDER ET AL. 2002.

Animalia ► Mollusca (ylum)

MOLLUSCA - WEEKDIEREN

A.J. (TON) DE WINTER, JEROEN GOUD & RYKEL H. DE BRUYNE

NEDERLAND 390 gevestigd (waarvan ruim 80 exoten)
WERELD ruim 115.230 beschreven



Schildvoetigen - Caudofoveata



Keverslakken - Polyplacophora



Tweekleppigen - Bivalvia



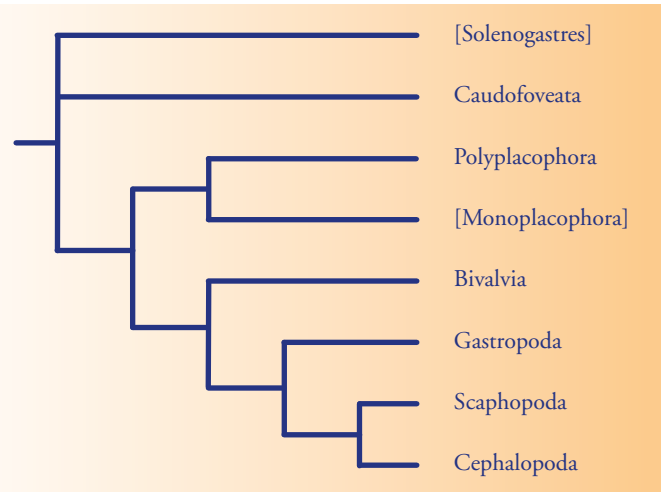
Slakken - Gastropoda



Stoottanden - Scaphopoda



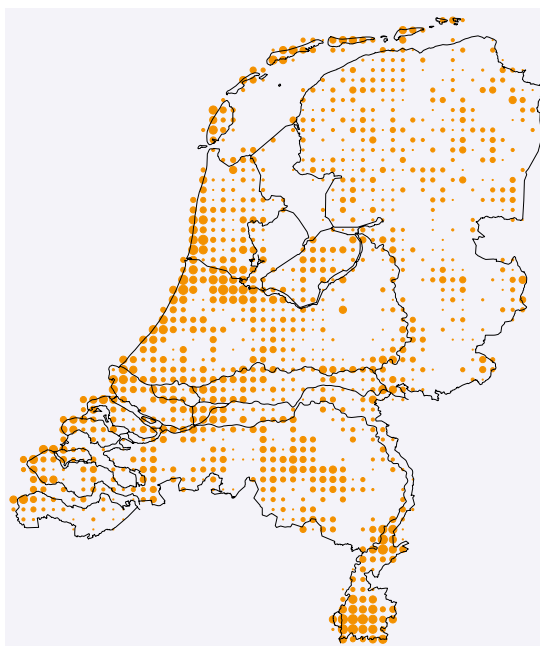
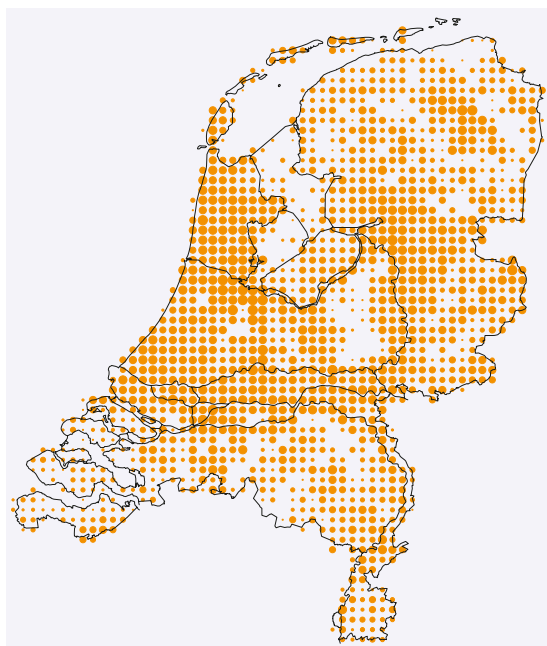
Inktvissen - Cephalopoda



vormt (soms secundair gereduceerd tot inwendige, soms rudimentaire schelp, of schelp zelfs verdwenen). De mond is meestal (behalve bij tweekleppigen) voorzien van een rasptong (radula) waarmee voedsel wordt verzameld en verkleind. De radulakenmerken geven vaak aanwijzingen over de voedselspecialisatie van een soort. Zenuwstelsel en bloedvatstelsel zijn goed ontwikkeld. De onderlinge ver-

Ongelede dieren, die omgeven zijn door een mantel die een uitwendige schelp van kalk

wantschappen van de duidelijk herkenbare klassen zijn nog steeds niet goed duidelijk (LINDBERG ET AL. 2004, WILSON ET AL. 2009), de stamboom hier geeft de mogelijke verwantschappen weer. Er zijn zeven klassen: de schildvoetigen (Caudofoveata), wormslakken (Solenogastres), keverslakken (Polyplacophora), Monoplacophora, tweekleppigen (Bivalvia), slakken (Gastropoda), stoottanden (Scaphopoda) en inktvissen (Cephalopoda). De wormslakken (wereldwijd 240 beschreven soorten) en Monoplacophora (wereldwijd ca. 30 beschreven soorten) komen niet in Nederland voor, de andere klassen worden hieronder apart behandeld.



◀◀ Aantal waargenomen soorten tweekleppigen en slakken van zoet en brak water per 5x5 km tot en met 2009. Kwadratisch geschaald; grootste stip: 45-55 soorten.
Bron: Stichting ANEMOON & EIS-Nederland.

◀ Aantal waargenomen soorten terrestrische slakken per 5x5 km tot en met 2009. Kwadratisch geschaald; grootste stip: 53-65 soorten.
Bron: Stichting ANEMOON & EIS-Nederland.

Animalia ► Mollusca (fyllum) ► Caudofoveata (klasse)

CAUDOFOVEATA - SCHILDVOETIGEN

RYKEL H. DE BRUYNE

NEDERLAND 1 gevestigd
WERELD ca. 120 beschreven

Schildvoetigen hebben een wormachtig uiterlijk, de meeste met afmetingen van 1-30 mm. Ze hebben geen schelp, maar in plaats daarvan schubben die bij de voortbeweging gebruikt worden en kalkstekels (sclerites) die aan de achterzijde onder andere de geveerde kieuwen beschermen. Aan de mondzijde zit een schild dat als primitieve voet wordt gebruikt. De klasse heeft drie families: Chaetodermatidae, Limifossoridae en Prochaetodermatidae. Alle soorten leven in zee.

Voorkomen

Verreweg de meeste soorten leven in dieper water. *Chaetoderma nitidulum*, met gemiddeld 30-40 mm (tot maximaal 80 mm) één van de grotere soorten, komt waarschijnlijk zowel binnen als buiten de twaalfmijlszone voor (gegevens ANM & STICHTING ANEMOON).

Determinatie

SALVINI-PLAWEN 1975, JONES & BAXTER 1987.

Cyclus

Over de ontwikkeling is weinig bekend. De meeste schildvoetigen hebben gescheiden geslachten. De eieren en zaadcellen worden vrij in het water geloosd en de eieren worden aldaar bevrucht, waarna een vrijzwemmend larvestadium (veliger) volgt.

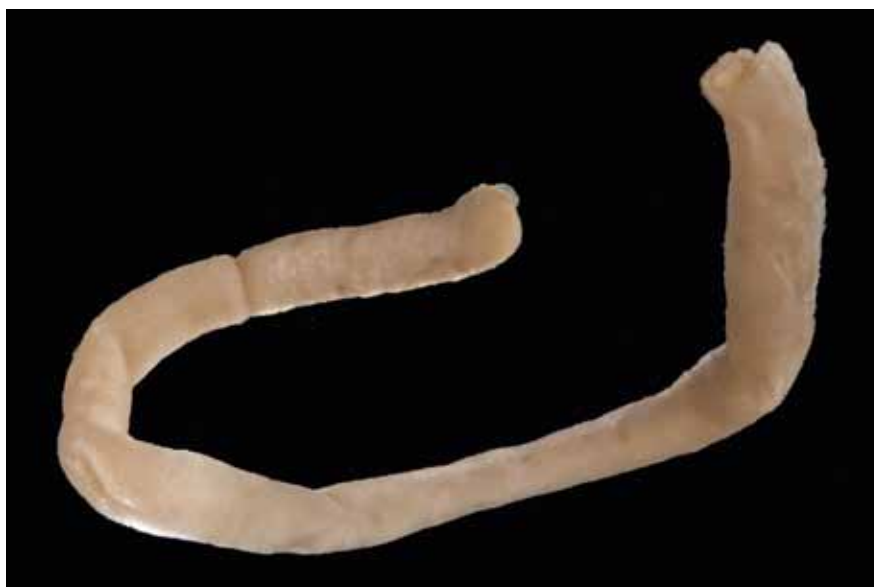
Ecologie

Schildvoetigen leven ingegraven in zacht sediment. Ze voeden zich in verticale stand, waarbij alleen de kop met rasp-tong (radula) en monddelen boven de bodem uitsteken. Het voedsel bestaat uit dood organisch materiaal, foraminiferen en kiezelwieren (Bacillariophyceae). Voor de zuurstofopname wordt het andere einde met de kieuwen boven het zand uitgestoken.

Diversiteit

Wereldwijd waren in 1997 circa 60 soorten bekend (KILIAS 1997). De laatste jaren zijn echter diverse soorten nieuw beschreven, en inmiddels ligt dat aantal op circa 120. Uit de Europese wateren zijn 33 soorten bekend (CLEMAM 2010, GOFAS ET AL. 2001). In het Nederlandse kustgebied leeft slechts één soort, *Chaetoderma nitidulum*.

▼
Chaetoderma nitidulum



Animalia ► Mollusca (fylum) ► Polyplacophora (klasse)

POLYPLACOPHORA - KEVERSLAKKEN

RYKEL H. DE BRUYNE

Keverslakken zijn tweezijdig symmetrische, ovale weekdieren die een beetje op een pissebed lijken. De schelp bestaat uit acht schelpplaatjes die dakpansgewijs over elkaar liggen. Keverslakken komen voor sinds het Ordovicium (ca. 500-440 miljoen jaar geleden) en vormen daarmee een van de oudste nu nog levende groepen weekdieren. De schelpplaatjes worden omgeven door de zoom, gordel of mantelrok (perinotum). De bewapening van het perinotum is een belangrijk determinatiekenmerk: het kan bestaan uit schubjes, stekeltjes of andere organen, die vermoedelijk deels dienst doen als tastorganen. De afmetingen variëren (4-300 mm), maar de meeste soorten zijn kleiner dan 20 mm. Alle soorten leven in het mariene milieu.

Cycclus

Keverslakken hebben gescheiden seksen en vertonen externe bevruchting. De spermacellen en eitjes worden aan het water vrijgegeven. De eieren liggen niet vastgehecht aan de bodem of in een snoer. In enkele gevallen vertonen de vrouwtjes broedzorg, waarbij de eitjes onder het perinotum worden bevrucht en zich ontwikkelen. Uit het ei komt een vrijzwemmende larve (trochophora). Anders dan bij overige



Asgrouwe keverslak
Lepidochitona cinereus

NEDERLAND 2 gevestigd
WERELD ca. 920 beschreven

weekdieren is er geen overgangsvorm (veliger) tussen de trochophoralarve en de adult. De meest algemene Europese soort, de asgrouwe keverslak *Lepidochitona cinereus*, wordt één à twee jaar oud en plant zich voort in de maanden juli-oktober.

Ecologie

De meeste keverslakken zijn algeneters, maar ook bacteriën en ander materiaal, mogelijk ook mosdiertjes, worden van de rotsen geschraapt met de rasptong (radula). Er zijn wereldwijd ook (enkele) aas- en vleesetende soorten. Vooral in het begin van de schemering gaan de dieren op zoek naar voedsel.

Diversiteit

Wereldwijd zijn ca. 920 soorten keverslakken bekend (DE BRUYNE 2004, PONDER & LINDBERG 2008, SLIEKER 2000). In Nederland zijn twee gevestigde soorten gemeld: de asgrouwe keverslak *Lepidochitona cinereus* en de gewone pissebedkeverslak *Leptochiton asellus* (VAN BENTHEM JUTTING 1936A). Daarnaast zijn drie niet-gevestigde soorten geregistreerd; het gaat hierbij om een soort die wel eens op het strand aanspoelt met wieren (witte pantserkeverslak *Ischmochiton albus*) en twee incidenteel geïmporteerde soorten (grote borstelkeverslak *Acanthochitona fascicularis* en kleine borstelkeverslak *Acanthochitona crinita*) (STRACK 1982).

Voorkomen

De twee gevestigde soorten leven in zee op hard substraat. Aan de buikzijde zit een voet met brede kruipzool, waarmee de soorten zich stevig aan de (meestal harde) ondergrond vasthechten. Bij het losmaken rollen ze zich als een pissebed op. De asgrouwe keverslak *Lepidochitona cinereus* leeft vooral in de slikgebieden van Zeeland en het Waddengebied in het getijdengebied en iets beneden de laagwaterlijn, onder stenen. De gewone pissebedkeverslak *Leptochiton asellus* leeft alleen (zeldzaam) sublitoraal op stenen en is mede daarvoor slechts zelden gemeld. De niet-gevestigde soorten worden incidenteel aangevoerd met drijvende voorwerpen of ingevoerd met oestermateriaal.

Determinatie

VAN BELLE 1983-1987, KAAS & VAN BELLE 1997, SLIEKER 2000.

Animalia ► Mollusca (fylum) ► Bivalvia (klasse)

BIVALVIA - TWECKLEPPIGEN

RYKEL H. DE BRUYNE

Tweckleppigen zijn tweezijdig symmetrische, zijdelings samengedrukte weekdieren zonder duidelijk te onderscheiden kop. De schelp die het lichaam omgeeft is verdeeld in twee helften of schelpkleppen die elkaars spiegelbeeld zijn. Beide kleppen, hebben vaak in elkaar grijpende slottanden en worden bijeen gehouden door sluitspijeren en een elastische slotband. Verreweg de meeste soorten

hebben een grote en sterke voet, waarmee ze zich in de bodem ingraven en in de woongang omhoog of omlaag bewegen. De voet zwelt dan op en zet zich als anker in de bodem vast. Weer andere soorten gebruiken de voet om te kruipen. De afmetingen variëren van circa 1 mm tot meer dan 1,2 m bij de tropische reuzendoopvontschelp *Tridacna gigas*. Tweeckleppigen leven in het water. De meeste soorten

NEDERLAND ca. 115 gevestigd (waarvan 18 exoten)
WERELD ca. 20.000 beschreven

leven in zee, maar er zijn ook diverse brak- en zoetwater-soorten. Slechts enkele soorten komen ook buiten het water voor, waaronder enkele erwtenmossels *Pisidium*.

Cyclus

De meeste tweekleppigen zijn van gescheiden geslacht, maar ook hermafroditisme komt voor, evenals protandrisch hermafroditische dieren die tijdens hun leven van geslacht veranderen (onder andere bij oesters *Ostrea edulis*). De bevruchting en ontwikkeling van eieren en larven vindt gewoonlijk in het open water plaats, maar soms ook in de mantelholte van het moederdier. Na het uitkomen van het ei is er eerst een trochophoralarve gevolgd door een veligerlarve. Vanuit de veligers ontwikkelen zich jonge tweekleppigen. Deze zakken naar de bodem en graven of boren zich in, of hechten zich vast. Vooral zoetwatersoorten hebben soms ingewikkelde leefwijzen en/of voortplantingsmethoden. De larven van verscheidene soorten zijn voorzien van haken, waarmee ze zich aan de huid, vinnen of buitenste kieuwbladen van vissen kunnen vasthechten en zich zo over grote afstanden laten verplaatsen. Sommige Unionidae lozen hun glochidiënlarven alleen als een specifieke vissoort langszwemt, bij onze gevestigde soorten onder andere de bittervoorn *Rhodeus amarus*. De aan kieuwbladen vastgehechte larven worden de kieuwen ingezogen en brengen daar een tijdelijk parasitair stadium door. Soorten van de familie Sphaeriidae zijn tweeslachtig, eierlevendbarend (ovovivipaar) en in staat tot zelfbevruchting. Tweekleppigen verschillen sterk in leeftijd; van soorten die enkele maanden leven, tot soorten die enkele honderden jaren worden. Er is een ruim 400 jaar oude noordkromp *Arctica islandica* bekend.

Ecologie

In tegenstelling tot andere weekdieren hebben tweekleppigen geen rasp tong (radula) waarmee ze zich voeden, maar zijn de meeste soorten volledig ingesteld op het filteren van water (filter- of suspensievoeders). Het lichaam wordt omgeven door twee mantellappen, die met spiertjes nabij de onderzijde van de schelp zijn bevestigd. De mantellappen sluiten de mantelholte in, waarin plaatvormige kieuwen liggen, die zowel voor ademhaling als voedselopname dienen. Vaak komen in de mantelholte ook adembuizen of siphonen uit, twee al dan niet met elkaar vergroeide buizen, die bij diep ingegraven levende soorten lang kunnen zijn. De ene buis zuigt water met zuurstof en voedseldeeltjes aan, de andere scheidt water en afvalstoffen uit. Het voedsel bestaat bij de meeste soorten uit fytoplankton en andere kleine voedseldeeltjes die, eenmaal aangezogen, via de kieuwen uitgefilterd en naar de mond gevoerd worden. Er zijn enkele carnivore groepen, zoals het genus *Poromya* die onder andere wormen en kleine kreeftachtigen eten. Andere soorten schrapen detritus van de bodem, terwijl enkele gespecialiseerde soorten (bijvoorbeeld zeeklitschelpjes *Montacuta*) als commensaal leven op stekelhuidigen. Diverse soorten worden voor de menselijke consumptie gekweekt (mossels *Mytilus edulis*, oesters *Ostrea edulis*) of opgevist (o.a. kokkels *Cerastoderma edule*). Ook voor veel dieren (onder meer vogels) vormen tweekleppigen een belangrijke voedselbron.

Diversiteit

Wereldwijd zijn ongeveer 20.000 soorten tweekleppigen bekend (KILLAS 1997). Uit Nederland zijn bijna 150 soorten soorten bekend, waarvan naar schatting 115 gevestigde soorten. Van de autochtone mariene soorten komen er circa 70 binnen de twaalfmijlszone voor (gegevens ANM & STICHTING ANEMOON). Van het verdere Nederlandse deel van het Conti-

▼
Gewone driehoeksmossel
Dreissena polymorpha

▼▼
Mossel
Mytilus edulis



nentaal Plat zijn nog 40-50 andere soorten bekend. Onder alle gevestigde soorten (dus inclusief die uit zoet en brak binnenwater) zijn een kleine 20 exoten bekend. Daarnaast zijn er nog minimaal 30 mariene soorten die in aangrenzende zeegebieden leven en incidenteel onze kust bereiken met drijvende voorwerpen als wierbossen, hout, kurk en plastic (niet-gevestigde soorten).

Voorkomen

Van de gevestigde soorten zijn er 30 zoet- en brakwatersoorten (GITTENBERGER ET AL. 1998, 2004) en de rest betreft mariene tweekleppigen (DE BRUYNE 2004). Hiervan leeft een aanzienlijk

deel in relatief ondiep water in het kustgebied. Binnendijks kunnen met name de grotere plassen, meren en het rivierengebied met de uiterwaarden en Biesbosch soortenrijk zijn, maar ook schonere boerensloten kunnen soms een rijke tweekleppigenfauna herbergen. De meeste tweekleppigen leven permanent ingegraven in het substraat; de Nederlandse soorten voornamelijk in zachte tot harde modder-, slik- of zandbodems, maar ook in holten en spleten of in zelfgemaakte gangen in hout, veen of steen. Ge-regeld worden er nieuwe soorten voor Nederland gemeld. Invoer met oestermateriaal komt regelmatig voor, terwijl van meerdere soorten aanvoer via larven met ballastwater in schepen vermoed wordt. Dit laatste geldt ook voor brak- en zoetwatersoorten, waarbij bovendien ook invoer met zoetwaterplanten voor aquaria en vijvers een rol kan spelen. Sommige soorten die tot de exoten worden gerekend, zijn al zeer lang ingeburgerd: de strandgaper *Mya arenaria* en de paalwormen *Teredo navalis* en *Psiloteredo megotara* zelfs al honderden jaren (WOLFF 2005). Andere tweekleppigen

hebben pas in recentere tijden ons land bereikt. Vooral de laatste decennia hebben diverse exoten zich in onze wateren gevestigd en soms ontwikkeld tot een plaag. Voorbeelden in het kustgebied zijn de Japanse oester *Crassostrea gigas* (aanvoer via oesterkweek) en de Amerikaanse zwaardschede *Ensis americanus* (via ballastwater). In zoet en brak water is hetzelfde het geval bij de twee korfmossels *Corbicula fluminalis* en *C. fluminea* en de driehoeksmossels *Dreissena polymorpha*, *Mytilopsis cochleata* en *Dreissena rostriformis bugensis*. De laatstgenoemde, recent gearriveerde, soort is momenteel bezig zich snel uit te breiden, evenals in mindere mate de brakwaterstrandschelp *Rangia cuneata*. Vooral de totale openstelling in 1992 van het Rijn-Main-Donaukanaal, zorgt voor een zorgwekkende uitwisseling van watersoorten van Oost- naar West-Europa (en vice versa; WOLFF 2005).

Determinatie

GITTENBERGER ET AL. 1998, 2004, DE BRUYNE 2003, DE BRUYNE & DE BOER 2008.

Animalia ► Mollusca (fylum) ► Gastropoda (klasse)

GASTROPODA - SLAKKEN

JEROEN GOUD & A.J. (TON) DE WINTER

Weekdieren met één, vaak spiraalvormig gewonden schelp en een gespierde kop-voet. Volwassen slakken variëren in grootte van minder dan 1 mm tot bijna 1 m. De kop draagt een of twee paar tentakels. Karakteristiek voor Gastropoda is het verschijnsel van draaiing of torsie: vroeg in de ontwikkeling (veligerstadium) draaien mantelholte en uitscheidingsorganen over 180°, meestal tegen de klok in. Hierdoor komt de mantelholte met uitscheidingsopeningen naar voren gericht te liggen, waardoor veel inwendige organen inwendig verdraaien. Slakken zijn zeer asymmetrische dieren, ook al lijken sommige groepen, met name allerlei groepen 'napslakken' uitwendig tweezijdig symmetrisch. Alle Gastropoda hebben op enig moment een afsluitplaatje (operculum) al verdwijnt dat bij veel groepen in de loop van hun larvale ontwikkeling weer. Gastropoden werden traditioneel in drie subklassen verdeeld: Prosobranchia, Opisthobranchia en

NEDERLAND ca. 265 gevestigd (waarvan ca. 65 exoten)

WERELD ca. 92.700 beschreven

Pulmonata, maar deze indeling is de afgelopen jaren ingrijpend veranderd en verfijnd. Dit komt door ontdekkingen van nieuwe groepen, nieuwe anatomische kennis en door de enorme toename van kennis van DNA-sequenties. Over de nieuwe hogere indeling bestaat nog de nodige discussie, met name over de rangorde van de onderscheiden hoofdgroepen (BOUCHET & ROCROI 2005, PONDER & LINDBERG 2008). De Nederlandse slakken worden thans ondergebracht in de hoofdgroepen ('clades') Patellogastropoda (schaalhorens), Vetigastropoda (oerslakken), Neritimorpha (nerieten), Caenogastropoda (nieuwe slakken) en Heterobranchia. Deze groepen worden hieronder afzonderlijk behandeld. In totaal zijn ongeveer 92.700 soorten beschreven, maar er worden circa 150.000 soorten verwacht (LINDBERG ET AL. 2004, PONDER & LINDBERG 2008). Gastropoda leven in zoet, brak en/of zout water, en zijn de enige weekdieren die het land hebben weten te koloniseren.

Animalia ► Mollusca (fylum) ► Gastropoda (klasse) ► Patellogastropoda (subklasse)

PATELLOGASTROPODA - SCHAALHORENS

JEROEN GOUD & A.J. (TON) DE WINTER

Patellogastropoda zijn een betrekkelijk soortenarme groep. Alle nog levende soorten hebben een typisch napvormige schelp, maar ze zijn vermoedelijk wel ontstaan uit voorouders met een gewonden slakkenhuis. Er worden twee groepen onderscheiden; tot de eerste worden de families Patel-lidae en Nacellidae gerekend en tot de tweede groep de Lotiidae, Acmaeidae en Lepetidae (LINDBERG 1988, 2008). Schaalhorens leven in zout water.

Cyclus

Alle schaalhorens hebben een geslachtelijke voortplanting waarbij de individuen van gescheiden geslacht zijn. De dieren leggen eieren kleiner dan 0,1 mm. De grotere soorten

NEDERLAND 1 gevestigd

WERELD ca. 500 beschreven

produceren in het voortplantingsseizoen miljoenen eieren terwijl kleinere soorten gedurende het gehele jaar een veel geringer aantal eieren leggen. De larven ontwikkelen zich via een trochophora- en een veligerstadium alvorens zich te vestigen voor het volwassen stadium. Sommige soorten kennen broedzorg waarbij de eieren na de bevruchting in de mantelholte worden geborgen en daar opgroeien.

Ecologie

Schaalhoorns zijn vegetarische grazers. De in Nederland voorkomende gewone schaalhoren *Patella vulgata* graast vooral kiezelwieren en algen op dijken en golfbrekers. Een enkele soort, zoals *Ansatés pellucida*, leeft op grote wieren

en eet daar ook van. Tot hun predatoren rekenen we krabben, zeesterren en vogels zoals de scholekster *Haematopus ostralegus*.

Diversiteit

Wereldwijd zijn circa 500 soorten bekend (LINDBERG 1988). In Nederland is één soort gevestigd: *Patella vulgata*. Een tweede soort, *Ansates pellucida*, spoelt regelmatig levend aan; de soort plant zich langs Engelse en Franse kusten voort. Twee andere *Patella*-soorten worden soms vanuit Het Kanaal op drijvende wieren aangevoerd.

Voorkomen

De afgelopen tien jaar is de populatie gewone schaalhorens *Patella vulgata* aanzienlijk in omvang toegenomen (TITSELAAR 2004). Zij leven op onze kunstmatige rotskusten, met een voorkeur voor geëxponeerde locaties. Andere *Patella*-soorten leven op zuidelijkere kusten vaak lager in het litoraal en meer tussen wieren.

Determinatie

ENTROP 1972, DE BRUYNE & DE BOER 2008.



▲
Schaalhoorn
Patella vulgata

Animalia ► Mollusca (fylum) ► Gastropoda (klasse) ► Vetigastropoda (subklasse)

VETIGASTROPODA - OERSLAKKEN

JEROEN GOUD & A.J. (TON) DE WINTER

NEDERLAND 5 gevestigd (waarvan 4 exoten)
WERELD ca. 3700 beschreven

De Vetigastropoda omvatten ruim tien families, waaronder sleutelgathorens (Fissurellidae), zeeoren (Haliotidae), slitschelpen (Pleurotomariidae) en de tolhorens (Trochidae). Ze hebben gewonden of napvormige schelpen, welke veelal aan de binnenzijde met parelmoer bedekt zijn. De radula of rasptong bezit vele tanden per rij (rhipidoglos) (LINDBERG ET AL. 2004). Oerslakken komen uitsluitend marien voor.

Cyclus

De dieren zijn van gescheiden geslacht. De bevruchting vindt doorgaans uitwendig plaats. Sommige soorten leggen individuele eieren, maar bijvoorbeeld *Calliostoma* zet gelatineuze strengen eieren af. De larven zijn pelagisch en voeden zich niet (FRETTER ET AL. 1998).

Ecologie

Oerslakken zijn overwegend detrituseters, sommige leven echter als grazers van zowel plantaardige als (sessiele) dierlijke organismen. Hiernaast zijn er binnen deze groep ook filteraars zoals *Skenea* en *Umboonium*. Uit analyse van de maaginhoud is enerzijds bekend dat *Calliostoma* vooral detrituseters zijn, maar herhaaldelijk is ook waargenomen dat zij poliepen van hydroïden, zachte koralen of anemonen eten (FRETTER & GRAHAM 1977). Ook is een priktolhoren (*Calliostoma zizyphinum*) waargenomen in de Oosterschelde die vraatsporen achterliet op een geweispons (*Haliclona oculata*) (gegevens STICHTING ANEMOON).

Diversiteit

Wereldwijd zijn er ongeveer 3700 soorten beschreven (GEIGER ET AL. 2008). In Nederland beschouwen we vijf soorten als gevestigd: *Gibbula tumida*, *Calliostoma zizyphinum*, *Gibbula umbilicalis*, *Gibbula cineraria* en *Osilinus lineatus*. De laatste vier soorten zijn vrijwel zeker exoten.

Voorkomen

De talrijke soorten van deze succesvolle groep van mariene Gastropoda hebben zich aan allerlei omstandigheden aangepast. De meeste leven in het litoraal of net daaronder, maar ook veel van de diep in de oceanen levende slakkenfauna van heetwaterbronnen ('hydrothermal vents') behoren tot de oerslakken. Van de Nederlandse soorten leeft *Gibbula tumida* in wat dieper water op het Nederlandse deel van het Continentaal Plat. De overige soorten werden meerdere keren levend in de Oosterschelde waargenomen; of er langere tijd populaties hebben geleefd of dat steeds opnieuw sprake is van nieuwe aanvoer is onduidelijk, maar de soorten worden wel als gevestigd beschouwd. Het vermoeden bestaat dat deze soorten met geïmporteerde weekdieren (o.a. mossels *Mytilus edulis* en oesters *Ostrea edulis*) voor consumptie zijn meegekomen.

Determinatie

ENTROP 1972, DE BRUYNE & DE BOER 2008.

Animalia ► Mollusca (fylum) ► Gastropoda (klasse) ► Neritimorpha (subklasse)

NERITIMORPHA - NERIETEN

JEROEN GOUD & A.J. (TON) DE WINTER

Nerieten hebben een stevige, meestal gewonden schelp en een opvallend verkalkt operculum, veelal met een of meer uitsteeksels (apophysen). Soms is de schelp echter napvormig (bij *Septaria*) en er is zelfs een 'naaktslak' bekend. De schelp varieert in grootte van minder dan 1 mm (*Georissa*) tot enkele centimeters. Nerieten leven in zout, brak en zoet water en ook op het land.

Cyclis

De zoetwaterneriet *Theodoxus fluviatilis* zet eikapsels gedurende het zomerhalfjaar af op harde substraten. De vroeg in het jaar geboren dieren kunnen zich hetzelfde jaar weer voortplanten. De dieren worden doorgaans twee jaar oud (GITTENBERGER ET AL. 1998, 2004).

Ecologie

Nerieten zijn over het algemeen grazers van algen, kiezelwieren en detritus (LINDBERG 2008).

NEDERLAND 1 gevestigd

WERELD ca. 1500 beschreven

Diversiteit

Wereldwijd zijn er ongeveer 1500 soorten beschreven (T. Eichhorst pers. med.). In Nederland komt slechts één soort voor: de zoetwaterneriet *Theodoxus fluviatilis*.

Voorkomen

Nerieten leven vooral in zee, maar ook in zoet water en sommige soorten pendelen zelfs heen en weer tussen de verschillende watertypen. Enkele groepen leven op het land (*Hydrocena*, *Georissa* en de tropische familie Helicinidae). *Theodoxus fluviatilis* komt in de westelijke helft van Nederland voor, in zoet water en soms in brak water. Deze soort lijkt achteruit te gaan en staat als kwetsbaar op de Rode Lijst (DE BRUYNE ET AL. 2003).

Determinatie

GITTENBERGER ET AL. 1998, 2004.

Animalia ► Mollusca (fylum) ► Gastropoda (klasse) ► Caenogastropoda (subklasse)

CAENOCASTROPODA - NIEUWE SLAKKEN

JEROEN GOUD & A.J. (TON) DE WINTER

De Caenogastropoda bestaan uit een groot aantal, morfologisch en ecologisch zeer uiteenlopende soorten. Momenteel wordt de groep opgesplitst in de clades Architaenioglossa (Ampullarioidea, Cyclophoroidea en Viviparoida), de Sorbeconcha (Cerithioidea en Campaniloidea) en Hypsogastropoda (Littorinimorpha, Ptenoglossa en Neogastropoda) (BOUCHET & ROCROI 2005). Specifiek voor Caenogastropoda is het bezit van een enkele hartkamer en een enkelvoudige kieuw. De adulte schelp van verreweg de meeste soorten kan afgesloten worden met een plaatje dat aan de voet vastzit (operculum). Caenogastropoda leven hoofdzakelijk in zee, maar er zijn duizenden vertegenwoordigers op het land en in het zoete water.

▼
Witte wenteltrapje
Epitonium clathratulum



NEDERLAND 47 gevestigd (waarvan 6 exoten)

WERELD ca. 50.000 beschreven

Cyclis

De dieren zijn van gescheiden geslacht. De bevruchting is inwendig; eieren zijn verpakt in eikapsels. De vroege ontwikkeling vindt plaats in het ei, waarna het larvestadium, althans van de mariene soorten, als planktonische veliger wordt doorgemaakt.

Ecologie

Caenogastropoda zijn, al naar gelang de subgroep, eters van plantaardig voedsel of vleeseters. Veel 'hogere' mariene soorten (Neogastropoda) zijn uitgesproken predatoren.

Diversiteit

Wereldwijd zijn er ongeveer 50.000 soorten beschreven. In Nederland zijn er 47 gevestigde soorten, waaronder ten minste zes exoten.

Voorkomen

Van de in Nederland gevestigde soorten leven er slechts drie op het land: *Pomatias elegans*, *Acicula fusca* en *Platyla polita*. Deze soorten zijn beperkt tot Zuid-Limburg. In zoet water komen 14 soorten voor en in zee leven 30 soorten. Twee soorten (vliezige drijfhoren *Rissoa membranacea* en scheefhoren *Lacuna vincta*) zijn met zekerheid uitgestorven door het verdwijnen van de zeegrasvelden in de Waddenzee. De laatste populatie van de vliezige drijfhoren in het brakke binnenwater De Bol op Texel (NH), is met het zeegras *Zostera* ook daar verdwenen (CADÉE & REYDON 1998). Andere zeeslakken als purperslak *Nucella lapillus* en wulk *Buccinum undatum* zijn sterk achteruitgegaan door giftige organotin-verbindingen (zoals tributyltin) in verf voor schepen, maar nemen thans weer toe. Dit middel leidt tot

het mannelijk worden van vrouwelijke exemplaren (KAAG & JOL 2007, MENSINK ET AL. 1996, DE VOOYS ET AL. 1993). Ook de kleine alikruik *Melarhaphe neritoides* is veel algemener dan enkele decennia geleden. Na het afsluiten van een aantal Zuid-Hollandse zeeverbindingen was het voorkomen van de getijdeslak *Mercuria confusa* in Nederland onzeker, maar recent is de soort weer op een aantal plekken in de Biesbosch vastgesteld (BOESVELD 2003). Door toedoen van de mens hebben diverse soorten van buiten ons faunagebied zich met succes weten te vestigen, met name in het mariene milieu. Het muiltje *Crepidula fornicata*, waarschijnlijk geïmporteerd met oesters *Ostrea edulis*, is al sinds 1924 bekend (WOLFF 2005). Inmiddels leven in de Zeeuwse wateren ook kauries (*Trivia monacha* en *T. arctica*) en purperslakken (Muricidae) zoals *Ocenebrellus inornata* (GOUD ET AL. 2008) en *Urosalpinx cinerea* (FAASSE & LIGTHART 2009). Deze soorten zijn daar terechtgekomen met de import van oesters en mossels.

Het Jenkins' waterhorentje *Potamopyrgus antipodarum* leeft in zoet en brak water. Deze soort is in de vorige eeuw vanuit Nieuw-Zeeland in Engeland ingevoerd en vandaar begonnen aan zijn opmars in Europa, geholpen door zijn snelle ongeslachtelijke manier van voortplanting. Twee recent in het Nederlandse zoet water aangetroffen soorten, slank knobbelhorentje *Melanoides tuberculata* en de recent ontdekte moerasslak *Viviparus acerosus*, zijn waarschijnlijk afkomstig uit aquaria en tuincentra (GITTENBERGER ET AL. 1998, 2004, SOES ET AL. 2009).

Determinatie

Algemeen: VAN BENTHEM JUTTING 1933. Mariene soorten: ENTROP 1972, GRAHAM 1988, DE BRUYNE & DE BOER 2008. Zoetwatersoorten: JANSEN & DE VOGEL 1965, GITTENBERGER ET AL. 1998, 2004. Terrestrische soorten: GITTENBERGER ET AL. 1984, GITTENBERGER & DE WINTER in voorbereiding.

Animalia ► Mollusca (fyllum) ► Gastropoda (klasse) ► Heterobranchia (subklasse)

HETEROBRANCHIA

JEROEN GOUD & A.J. (TON) DE WINTER

NEDERLAND ca. 210 gevestigd (waarvan ten minste 50 exoten)
WERELD ca. 37.000 beschreven

De Heterobranchia omvatten twee hoofdgroepen, de achterkieuwige slakken (Opisthobranchia) en de longslakken (Pulmonata); daarnaast wordt een aantal kleinere groepen als 'lagere Heterobranchia' aangeduid (BOUCHET & ROCROI 2005, PONDER & LINDBERG 2008). Deze drie hoofdgroepen worden hieronder afzonderlijk besproken.

'LAGERE HETEROBRANCHIA'

De 'lagere Heterobranchia' zijn kleine dieren die zich volledig in de schelp kunnen terugtrekken en de mondopening met een operculum afsluiten. De schelp van de mariene vertegenwoordigers bezitten een linksgewonden top (de larvale schelp) op een rechtsgewonden post-larvale schelp. Ook de pluimdragers uit het zoete water (Valvatidae) met drie Nederlandse soorten worden tot de 'lagere Heterobranchia' gerekend; in schelpkenmerken wijken deze sterk af van de mariene vertegenwoordigers.

Cyclus

'Lagere Heterobranchia' zijn hermafrodit. De biologie van de meeste soorten is onvoldoende bekend. Valvatidae zetten eikapsels af met tientallen eieren en worden een tot twee jaar oud (GITTENBERGER ET AL. 1998, 2004).

Ecologie

Sommige soorten (zoals uit de Pyramidellidae) hebben een parasitaire levenswijze. Een voorbeeld daarvan is de mosselslurper *Odostomia scalaris* die op tweekleppige weekdieren parasiteert. De spoelhoren *Acteon tornatilis* eet polychaete wormen. Valvatidae eten (plantaardige) detritus, algen en kiezelwieren.

Diversiteit

Wereldwijd zijn er duizenden beschreven soorten (BOUCHET & ROCROI 2005); vijf hiervan worden als in Nederland gevestigde soorten beschouwd.

Voorkomen

De verspreiding van de twee mariene vertegenwoordigers, mosselslurper *Odostomia scalaris* en spoelhoren *Acteon tornatilis*, is slecht bekend, maar ze zijn niet algemeen. Van de drie soorten pluimdragers (Valvatidae) in het zoete water zijn er twee algemeen. De grootmondpluimdrager *Valvata macrostoma* staat als ernstig bedreigd op de Rode Lijst (DE BRUYNE ET AL. 2003).

OPISTHOBRANCHIA - ACHTERKIEUWIGE SLAKKEN

De achterkieuwige slakken zijn enorm divers en worden in een tiental groepen opgedeeld. Er zijn zowel schelpdragende als niet-schelpdragende soorten. Binnen de zee-



▶ Slanke rolsprietslak
Hermaea bifida



▶ Blauwtipje
Janolus cristatus

naaktslakken maken we onderscheid tussen kieuwloze zeenaaktslakken (Sacoglossa), naaktkieuwige zeenaaktslakken (Nudibranchia) en schepjes en oubliehorens (Cephalaspidea). Achterkieuwige slakken zijn vrijwel uitsluitend marien, een enkele soort leeft in brak water.

Cyclus

Opisthobranchia zijn hermafrodit. Achter de kop liggen aan de rechterzijde de penis en direct daarachter de vrouwelijke geslachtsopening. De paring is wederkerig. Opisthobranchia zijn doorgaans eileggend. Sommige Cephalaspidea blijken echter levendbarend te zijn (RUDMAN & WILLAN 1998). De eieren worden vaak in karakteristieke kapsels (spiraalsgewijs gewonden linten of geleachtige capsules) afgezet. Na een kort vrijzwemmend stadium ontwikkelt de larve zich, binnen enkele dagen tot hooguit een maand, tot een kleine kruipende slak.

Ecologie

Opisthobranchia vertonen een grote variatie in voedingswijze. Cephalaspidea zoals *Philina* en *Retusa*, die in zand of modderbodems leven, zijn carnivoor en prederen op tweekleppigen, borstelwormen en foraminiferen. Sacoglossa zoals de groene wierslak *Elysia*, rolspietslakken en schorrenslakken zijn algen- en wiereneters. Zij bezitten daarvoor een speciaal type rasptong (radula). Nudibranchia zijn uitsluitend carnivoor. Zij voeden zich met manteldieren (Tunicata), mosdiertjes (Ectoprocta), zeepokken, sponzen en Hydrozoa. Soms prederen ze specifiek op één soort zoals de grote tritonia *Tritonia hombergi* en de kleine tritonia *T. plebeia* die dodemansduim *Alcyonium digitatum* eten.

Diversiteit

Wereldwijd zijn ongeveer 6000 soorten beschreven, waarvan 3000 zeenaaktslakken (BOUCHET & ROCROI 2005, PONDER & LINDBERG 2008). In Nederland zijn er iets meer dan 50 gevestigde soorten, waaronder enkele exoten. Het gaat hierbij om drie Cephalaspidea (oubliehoren *Retusa obtusa*, het schepje *Philina aperta* en valse oubliehoren *Cylichna cylindracea*); de rest betreft zeenaaktslakken.

Voorkomen

Het overgrote deel van de Nederlandse soorten leeft in de Zeeuwse delta en de Waddenzee. Met name in de Oosterschelde en het Grevelingenmeer is een grote diversiteit. Veel waarnemingen van zeenaaktslakken danken we aan sportduikers. De afgelopen 15 jaar hebben zich acht soorten in Nederlandse wateren gevestigd (of opnieuw gevestigd): *Facelina auriculata* (1992), *Limacia clavigera* (1995), *Doto fragilis* (1998), *Flabellina pedata* (1999), *Geitodoris planata* (1999), *Cuthona rubescens* (2002), *Eubranchius farrani* (2003) en *Doto hydrallmaniae* (2007) (VAN BRAGT 2004, gegevens STICHTING ANEMOON). Deze toename kent een aantal mogelijke oorzaken. Naast zachte winters en opwarming van het water valt te denken aan veranderd beheer van de Oosterschelde en het Grevelingenmeer, afname van kustvervuiling en aanvoer van soorten met ballastwater of met oester- en mosselimport.

PULMONATA - LONGSLAKKEN

Bij longslakken heeft de mantelholte een dunne wand die als 'long' functioneert. Kieuwen ontbreken, dus waterbewonende soorten moeten boven water komen om te ademen. Afmetingen van Pulmonata variëren sterk: de kleinste Nederlandse soort is het dwergpuntje *Punctum pygmaeum* dat nauwelijks groter is dan 1,5 mm en de grootste is de wijngaardslak *Helix pomatia* met een huisje tot 5 cm. Er zijn ook naaktslakken die kruipend meer dan 15 cm lang kunnen zijn. Er worden drie hoofdgroepen onderscheiden: de waterlongslakken (Basommatophora), de landlongslakken (Stylommatophora) en de Systellommatophora. Waterlongslakken zijn schelpdragend en hun ogen bevinden zich aan de basis van de niet-intrekbare tentakels. De ogen van landlongslakken staan aan de uiteinden van de bovenste tentakels die in- en uitgestulpt kunnen worden. Bij veel groepen landlongslakken heeft zich de evolutie van huisjesslak naar naaktslak voltrokken, met halfnaaktslakken als tussenstadium. De Nederlandse naaktslakken behoren tot verschillende families: wegslakken (Arionidae), aardslakken (Limacidae), akkerslakken (Agriolimacidae), kielnaaktslakken (Milacidae) en wormnaaktslakken (Boettgerillidae). Ze lijken uitwendig vaak sterk op elkaar, maar zijn meestal nauwer verwant aan een bepaalde groep huisjesslakken dan aan elkaar. Glasslakken (Vitrinidae) zijn halfnaaktslakken, de dieren kunnen zich (bijna) niet meer volledig in de schelp terugtrekken. Basommatophora (waterlongslakken) leven in brak en zoet water én op het land. Landlongslakken zijn terrestrisch, hoewel sommige barnsteenslakken (Succineidae) een bijna amfibische levenswijze hebben.

Cyclus

Longslakken zijn tweeslachtig (hermafrodit). Veel soorten kunnen zich zonder partner door zelfbevruchting voortplanten, bij anderen is een partner nodig. De paring is vaak, maar niet altijd, wederzijds. Veel soorten van de landslakkenfamilies Helicidae en Hygromiidae bezitten aan het vrouwelijke deel van het geslachtsapparaat een of meer pijlzakken met scherpe pijlen van kalk die tijdens de paring in het lichaam van de partner worden geschoten. De meeste soorten zetten eieren af, maar een aantal landslakken zoals *Balea perversa* en *Lauria cylindracea* zijn eierlevendbarend: de eieren ontwikkelen zich in de eileider ('uterus') en de jongen komen 'levend' ter wereld. De ontwikkelingsduur tot volwassen dier varieert van enkele maanden tot drie jaar. De levensduur van longslakken varieert van minder dan een jaar tot meer dan tien jaar in uitzonderlijke gevallen (wijngaardslak *Helix pomatia*) (zie verder GITTENBERGER ET AL. 1984, GITTENBERGER ET AL. 1998, 2004, GITTENBERGER & DE WINTER in voorbereiding).

Ecologie

Basommatophora eten uitsluitend (dode) planten en algen. Een deel van de Nederlandse landslakken leeft van levende groene planten; andere soorten eten dode plantenresten, algen en schimmels. Veel naaktslakken zijn min of meer 'alleseters'. Sommige Nederlandse glansslakken (Zonitidae in wijde zin) eten andere slakken, naast plantaardige kost. In het Verenigd Koninkrijk, Duitsland en Frankrijk leven diverse (half)naaktslakken die gespecialiseerd zijn in het



◀◀
Gekielde loofslak
Hygromia cincinella

◀
Gewone poelslak
Lymnaea stagnalis



◀◀
Zeggekorfslak
Vertigo moulinsiana

◀
Egelwegslak
Arion intermedius

vangen van regenwormen (Testacellidae, Trigonochlamidae, Daudebardiidae). Verteegenwoordigers van deze families zijn ook in Nederland te verwachten. Sommige landslakken zijn belangrijke plagen in landbouw en tuinen, zoals de gelekte akkerslak *Deroceras reticulatum*, sommige wegslakken *Arion* en de segrijnslak *Cornu aspersum*. Soorten van de familie Helicidae worden door de mens gegeten, maar de wijngaardslak *Helix pomatia* is in Nederland beschermd. Longslakken spelen een rol in het natuurbeheer; twee in Nederland 'kwetsbare' soorten – zeggekorfslak *Vertigo moulinsiana* en nauwe korfslak *V. angustior* – staan op de lijst van de Europese Habitatrictlijn en voor deze soorten dienen speciale beschermingszones ingericht te worden. Onlangs is de platte schijfhoorn *Anisus vorticulus* ook op deze lijst geplaatst.

Diversiteit

Wereldwijd zijn circa 25.000 soorten beschreven (BOUCHET & ROCROI 2005). Er leven in Nederland ongeveer 154 soorten Pulmonata (116 landlongslakken en 38 waterlongslakken), hiervan zijn er ten minste 41 exoot. Over afgrenzing van sommige soorten binnen bepaalde genera (*Anisus*, *Gyraulus* (Planorbidae); *Radix*, *Stagnicola* (Lymnaeidae); *Physella* (Physidae); *Vallonia* (Valloniidae); *Cochlicopa* (Cochlicopidae); *Arion* (Arionidae); *Euconulus* (Euconulidae); *Trochulus*, *Ceriuella* (Hygromiidae)) bestaat nog discussie (zie GITTENBERGER ET AL. 1984, GITTENBERGER ET AL. 1998, 2004, GITTENBERGER & DE WINTER in voorbereiding).

Voorkomen

De meeste Nederlandse waterlongslakken leven in het zoete water, zoals de bekende posthoornslakken (Planorbidae) en poelslakken (Lymnaeidae). Eén soort is echter marien (witte muizenootje *Leucophytia bidentata*), en vier

soorten zijn terrestrisch: twee *Ovatella*-soorten (muizenootjes, vaak als mariene of zoetwaterslakken beschouwd) en twee soorten dwergslakken *Carychium* die niet afhankelijk zijn van de zee. Een verteegenwoordiger van de Systellomatophora is meer dan 100 jaar geleden eenmaal gevonden: *Onchidella celtica*. Deze soort leeft in Frankrijk en Engeland op rotsen in de getijdzone en zou zich in principe in Nederland kunnen vestigen. Veel waterlongslakken hebben een wijde verspreiding, maar andere zijn zeer lokaal of zijn sterk afgenomen en meer of minder bedreigd, zoals getande muizenoor *Ovatella denticulata*, twee schijfhoorns (*Gyraulus laevis*, *G. riparius*), kleverige poelslak *Myxas glutinosa* en slanke poelslak *Omphiscola glabra* (DE BRUYNE ET AL. 2003). De rijkste gebieden voor landslakken zijn Zuid-Limburg en de duinen, hetgeen samenhangt met het kalkgehalte in de bodem, en een aantal soorten komt alleen maar voor in Zuid-Limburg. Nogal wat landslakken hebben een beperkte verspreiding en staan als actueel of potentieel bedreigd op de Rode Lijst (DE BRUYNE ET AL. 2003). Twee soorten zijn verdwenen: rode barnsteenslak *Quickella arenaria* en bijenkorfje *Spermodea lamellata*. Sommige die als 'ernstig bedreigd' of 'bedreigd' te boek staan, blijken toch algemener dan gedacht. Van de zeggekorfslak *Vertigo moulinsiana* en de nauwe korfslak *V. angustior* is door gerichte zoekacties het aantal vindplaatsen recent sterk toegenomen (gegevens STICHTING ANEMOON). Het aantal Nederlandse landslakken neemt gestaag toe. Voor 1900 waren er 63 soorten bekend, in 2009 ongeveer 120. Hiervan zijn 116 landlongslakken en vier waterlongslakken. Sinds het verschijnen van de tweede druk van het boek *De Nederlandse landslakken* (GITTENBERGER ET AL. 1984) zijn 18 nieuwe soorten ontdekt. Een deel van de toename is het gevolg van opsplitsen van soorten (*Arion*, *Balea*). Zeker 20% van de huidige Nederlandse land- en zoetwaterlongslakken

is door de mens ingevoerd met grond, planten, aquaria en andere goederen vanuit het buitenland. Ook door het huidige warmere klimaat zijn nog meer nieuwkomers te verwachten.

Animalia ► Mollusca (fylum) ► Scaphopoda (klasse)

SCAPHOPODA - STOOTTANDEN

RYKEL H. DE BRUYNE

De stoottanden vormen een kleine klasse van weekdieren. Soms worden ze ook olifantstandjes genoemd, maar deze naam is voor de familie Dentaliidae gereserveerd (DE BRUYNE ET AL. 1994). De schelp bestaat uit één stuk en heeft bij veel groepen de vorm van een olifantenslagtand. In afmetingen variëren de soorten van kleiner dan 25 mm tot 150 mm. De gebogen holle buis met twee open uiteinden is aan de top smaller dan aan het andere einde. Aan de kant met de grootste opening zit de voet, waarmee de dieren zich ingraven. Deze graafvoet is omgeven door een aantal kleine tentakels (captacula). Stoottanden komen voor sinds het Midden-Ordovicium en zijn qua uiterlijk nauwelijks veranderd. Stoottanden leven in de zee, verreweg de meeste soorten in diep tot zeer diep water.

Cyclus

De dieren zijn van gescheiden geslacht. De eieren en zaadcellen verlaten het lichaam samen met de uitscheidingsproducten. De bevruchting vindt vrij in het water plaats. Eenmaal bevrucht komen de eieren uit en ontstaat eerst een vrijzwemmend larvestadium (trochophora), gevolgd door een veligerstadium. De veligerlarven lijken op volwassen dieren, maar zijn nog niet zo uitgerekt. Na hun tijd als planktotrofische larven zakken de veligers af naar de bodem, graven zich in en groeien uit tot adulte dieren. Deze worden één tot enkele jaren oud.

Ecologie

De rond de graafvoet aanwezige tentakels (captacula) zeven het sediment uit en vervoeren voedseldeeltjes naar de mond. Het voedsel bestaat uit foraminiferen en andere



Dentalium vulgare

Animalia ► Mollusca (fylum) ► Cephalopoda (klasse)

CEPHALOPODA - INKTVISSEN

JEROEN GOUD

Inktvissen zijn zeer ontwikkelde weekdieren, in bezit van beeldvormende ogen en relatief grote hersenen. Van octopussen is het bekend dat zij een leervermogen hebben vergelijkbaar met dat van sommige gewervelde dieren. Karakteristiek voor inktvissen zijn de ogen, de siphobuis, de chitineuze kaken, de armenkrans rond de mond en een doorgaans inwendige schelp. De diversiteit binnen de groep is uiterst groot, met soorten van enkele centimeters tot wel

Determinatie

VAN BENTHEM JUTTING & ENGEL 1936, GITTENBERGER ET AL. 1984, SWENNEN & DEKKER 1987, PICTON & MORROW 1994, VAN BRAGT 2004, GITTENBERGER ET AL. 1998, 2004, GITTENBERGER & DE WINTER in voorbereiding.

NEDERLAND 2 gevestigd
WERELD ca. 520 beschreven

micro-organismen. In de mond zit een rasp tong (radula) die de voedseldeeltjes verder vermaalt, waarna ze via een slokdarm naar de maag worden getransporteerd. Water met zuurstof bereikt de mantelholte via de apicale zijde en wordt door fijne trilhaartjes (cilia) rondgevoerd en naar de mantelholte gebracht. Er zijn geen kieuwen; de mantelholte absorbeert de zuurstof direct. Anders dan bij de meeste waterbewonende mollusken, is er geen continue water in- en uitstroom. Zuurstofarm water en uitscheidingsproducten worden elke 10-12 minuten door het snel samentrekken van het weke lichaam via de apicale opening uitgescheiden.

Diversiteit

Wereldwijd zijn ruim 520 soorten beschreven (KILIAS 1997). Uit het Noordzeegebied worden slechts enkele soorten gemeld (SEAWARD 1990), waarvan twee uit Nederland. Deze behoren tot dezelfde familie (Dentaliidae), te weten: de gladde olifantstand *Antalis entalis* en de zwakgeribde olifantstand *A. vulgare* (BLOKLANDER 1953).

Voorkomen

De dieren leven ingegraven in de zeebodem, scheef liggend, met de nauwe (apicale) topzijde uitstekend boven de oppervlakte van het sediment, of vlak daar onder in het zuurstofrijke deel van de bodem. De twee voor de Noordzee en Nederland als 'gevestigd' geregistreerde soorten worden feitelijk alleen als lege schelp op stranden aangetroffen. Met name van *Antalis vulgare* worden veel oude en grotendeels fossiele schelpen gevonden. Recente exemplaren komen echter ook (zelden) op onze kust terecht. *Antalis vulgare* leeft relatief ondiep in het sublitoraal en komt tegenwoordig mogelijk niet veel noordelijker voor dan Het Kanaal. *Antalis entalis* leeft daarentegen in diep water in veel noordelijkere regionen, mogelijk alleen buiten het Nederlandse deel van het Continentaal Plat. De soort bereikt onze kust vooral via drijvende voorwerpen en vissersschepen. Of en in welke categorie één of beide soorten als 'gevestigd' of 'niet-gevestigd' kunnen worden bestempeld, is derhalve enigszins problematisch.

Determinatie

VAN BENTHEM JUTTING 1936B, HAYWARD ET AL. 1990.

NEDERLAND 5 gevestigd, nog 2 verwacht
WERELD ca. 700 beschreven

20 m lang. Een vrij klein mannetje (ca. 2 m + 2 m tentakels) van de reuzenpijlinktvis *Architeuthis* werd al eens in de Noordzee aangetroffen. Inktvissen leven in alle oceanen en zeeën met uitzondering van de Zwarte Zee, van de Noordpool tot de Zuidpool, van het oppervlak tot in de diepzee.

Cyclus

Inktvissen zijn van gescheiden geslacht. Er vindt doorgaans een inwendige paring plaats waarbij mannetjes hun sperma verpakt in een spermatofoor bij het wijfje inbrengen. De bevruchting vindt plaats doordat de spermatofoor binnenste-buiten keert en als spermatangium in een speciale bursa geplant of soms zelfs in de huid geschoten wordt. Bij pijlinktvis is de paring vaak een groepsgebeuren en gaat het er doorgaans niet zachtzinnig aan toe. Ook bij de in koppels parende zeekatten en dwerginktvis wordt de paring vaak als een soort aanval beschreven. Eieren worden door het wijfje in groepjes, trossen of bundels afgezet. In enkele weken tot enkele maanden ontwikkelen zich uit de grote eieren jongen welke er al snel als miniatuur volwassenen uitzien. De meeste jonge dieren leven enige tijd in het plankton.

Ecologie

Alle inktvissen zijn opportunistische, gulzige vleeseters en eten van diverse groepen, waaronder vissen, kreeftachtigen, weekdieren (waarbij ook inktvissen) en in mindere mate bijvoorbeeld borstelwormen. Centraal in de armenkrans ligt de bek, bestaande uit twee delen, die functioneert als een omgekeerde papegaaienbek. Achter de bek ligt in de mond een rasptong (radula) zoals die ook voorkomt bij de meeste andere weekdieren. Met uitzondering van sommige soorten uit de diepzee worden veel inktvissen door de mens gegeten; de afgelopen decennia is de visserij op inktvissen sterk toegenomen, wereldwijd van één miljoen ton in 1970 tot drie miljoen ton in 2001 (JEREB ET AL. 2005).

Diversiteit

In totaal zijn wereldwijd ongeveer 700 soorten inktvissen beschreven (NESIS 1987). In Nederland (inclusief het Nederlandse deel van het Continentaal Plat) zijn vijf gevestigde soorten vastgesteld. Tot deze autochtone groep rekenen we de gewone achtarm *Octopus vulgaris*, gewone zeekat *Sepia officinalis*, dwerginktvis *Sepioloidea atlantica*, dwergpijlinktvis *Loligo subulata* en gewone pijlinktvis *L. vulgaris*. Daarnaast zijn er zes soorten uit Noordwest-Europa, die regelmatig of incidenteel in het Nederlandse deel van de Noordzee voorkomen, maar zich hier niet voortplanten (niet-gevestigde soorten) (zie tabel). Als derde groep zijn er drie soorten waarvan op natuurlijk wijze de schelpen met een zekere regelmaat naar onze stranden worden aangevoerd.

Voorkomen

Inktvissen leven in het mariene milieu, de meeste bij zoutgehaltes van 34-37‰. Sommige zijn bodembewoners, anderen leven in open zee of midden op de oceaan. *Octopus*-soorten zijn bodembewoners die een hol maken om in te leven en eieren af te zetten. *Sepia*- en *Sepioloidea*-soorten zijn bodembewoners die zich overdag vaak geheel of gedeeltelijk in de zandbodem ingraven. *Loligo*-soorten zijn jagers van het open water en komen slechts naar de bodem voor het

afzetten van eieren. In onze estuariene kustwateren worden vier soorten regelmatig waargenomen waarvan ook voortplanting, eiafzetting en jonge dieren zijn vastgesteld: *Sepia officinalis*, *Sepioloidea atlantica*, *Loligo subulata* en *L. vulgaris* (GITTENBERGER & SCHRIEKEN 2004). Van *Octopus vulgaris* is het onduidelijk of er nog een populatie aanwezig is; vondsten van levende dieren ten noorden van Texel (NH) zijn zeer schaars (BOER 1971). *Eledone cirrhosa* wordt regelmatig in de iets diepere delen van de zuidelijke Noordzee aangetroffen (80-100 m) (DE HEIJ & BAAYEN 2005). Net buiten het Nederlandse deel van het Continentaal Plat zijn de afgelopen jaren twee dwerginktvissoorten waargenomen: *Sepioloidea pfefferi* (GROENENBERG ET AL. 2009) en de onlangs beschreven rode dwerginktvis *S. tri-dens* (DE HEIJ & GOUD 2010). Beide soorten zijn wel op het Nederlandse deel van het Continentaal Plat te verwachten, maar gezien de levenswijze niet direct onder de Nederlandse kust. Nadat inktvissen zijn gestorven komt de schelp vrij en blijft deze aan de oppervlakte drijven. Door dit drijfvermogen worden deze schelpen vaak over grote afstanden door zee- en stromingen verplaatst. De schelpen van de in Het Kanaal levende sierlijke zeekat *Sepia elegans* en gedoornde zeekat *Sepia orbignyana* spoelen geregeld en invasiegevoel aan op onze stranden, ook al behoren deze niet tot onze gevestigde soorten. De posthoreninktvis *Spirula spirula* spoelt slechts zeer incidenteel aan.

Determinatie

GRIMPE 1925, JAECKEL 1958, LACOURT & HUWAE 1981, HAYWARD & RYLAND 1995, DE BRUYNE & DE BOER 2008.

▼
Gewone zeekat
Sepia officinalis



Tabel

Niet-gevestigde, maar wel in de Noordzee voorkomende inktvissen.

kleine achtarm	<i>Eledone cirrhosa</i>
langwerpige dwerginktvis	<i>Sepietta oweniana</i>
noordse pijlinktvis	<i>Loligo forbesii</i>
grote pijlinktvis	<i>Todarodes sagittatus</i>
kromme pijlinktvis	<i>Todaropsis eblanae</i>
gehaakte pijlinktvis	<i>Onychoteuthis banksii</i>

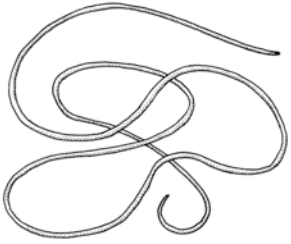
Animalia ► Protostomia ► Ecdysozoa

ECDYSOZOA

ERIK J. VAN NIEUKERKEN

NEDERLAND 25.189 gevestigd (waarvan ca. 460 exoten)
WERELD ca. 1.230.400 beschreven

Stekelwormen



Paardenhaarwormen - Nematomorpha



Geleedpotigen - Arthropoda



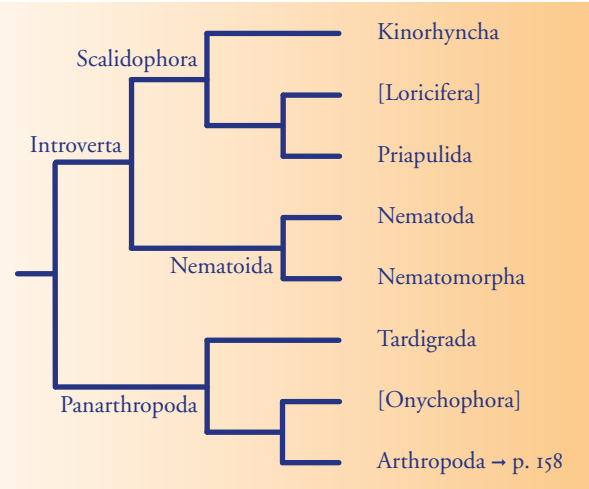
Priapulida



Nematoden - Nematoda



Beerdertjes - Tardigrada



Dieren met een drielaagige cuticula die uit α -chitine bestaat. De stevige cuticula maakt het noodzakelijk te vervellen om te kunnen groeien. Het vervellen wordt gecontroleerd door ecdysteroiden hormonen. Hoewel de groep dus morfologisch goed gekarakteriseerd is, werd de eenheid toch pas duidelijk door moleculair onderzoek, omdat de meeste morfologen vroeger de nadruk legden op de verwantschap tussen de gesegmenteerde ringwormen (Annelida) en geleedpotigen (Arthropoda). Deze verwantschap blijkt nu dus onjuist te zijn. Tot de Ecdysozoa (zie stamboom) behoren twee grote groepen: de Introverta, een groep van wormen met een uit-

stulpbare slurf (het introvert) en de Panarthropoda, gesegmenteerde dieren met meestal een stevig exoskelet en gepaarde aanhangsels met klauwtjes aan het eind. De Ecdysozoa bestaan uit de volgende fyln: stekelwormen (Kinorhyncha), Loricifera (niet in Nederland, wereldwijd 22 soorten), priapuliden (Priapulida), nematoden (Nematoda), paardehaarwormen (Nematomorpha), beerdertjes (Tardigrada), Onychophora (niet in Nederland, wereldwijd 165 soorten) en de geleedpotigen (Arthropoda). Met de soortenrijke fyln Nematoda en vooral de Arthropoda is dit verreweg de meest biodiverse groep op aarde.

Animalia ► Kinorhyncha (fyln)

KINORHYNCHA (ECHINODERIDA) - STEKELWORMEN

JAAP VAN DER LAND

NEDERLAND 2 gevestigd, nog 20 verwacht
WERELD 130 beschreven

Microscopisch kleine diertjes (vaak kleiner dan 1 mm) bestaande uit 14 segmenten. Een lichaamsholte (pseudocoeloom) is aanwezig. De huid is chitineus en bezet met stekels. De mondopening is geplaatst op een eveneens met stekels bezet, uitstulpbaar slurfje (introvert). Stekelwormen leven in de zeebodem, variërend van op het strand tot in de diepzee.

Cyclis

Er is weinig bekend over de levenscyclus van stekelwormen. Er zijn mannetjes en vrouwtjes die zich geslachtelijk voortplanten. De larven zwemmen vrij rond en vervellen verscheidene keren voordat de dieren volwassen zijn.



Stekelworm

Ecologie

Stekelwormen hebben een volledig darmkanaal, dus een mond en een anus en een tussenliggend verteringskanaal. Deze wormpjes eten bacteriën en kiezelwieren uit de zeebodem.

Diversiteit

Wereldwijd zijn er 130 beschreven soorten (PARDOS ET AL. 1998). In Nederland zijn twee gevestigde soorten vastgesteld: *Echinoderes dujardini* en *Pycnophyes dentatus* (ZANEVELD 1938), maar er kunnen nog ongeveer 20 soorten worden verwacht (REMANE 1928B).

Voorkomen

Stekelwormen leven in sediment op de zeebodem en kunnen op allerlei dieptes voorkomen. Alleen de bovenste, zuurstofrijke 10 cm van het sediment wordt bewoond (THISTLE ET AL. 1985). Verder is er weinig bekend over patronen in diversiteit of talrijkheid in Nederland.

Determinatie

REMANE 1928B, MCINTYRE 1962, ADRIANOV & MALAKHOV 1994.

Animalia ► Priapulida (fylum)

PRIAPULIDA - PRIAPULIDEN

JAAP VAN DER LAND

Ongesegmenteerde wormen bestaande uit een intrekbaar gedeelte rondom de mond (introvert), een kraag, een langwerpig, soms geringd lichaam en vaak nog een aantal vertakte staartaanhangsels. Een lichaamsholte (coeloom of pseudocoeloom) is aanwezig. De wormen leven in of op de zeebodem.

Cyclis

Mannetjes en vrouwtjes deponeren de eieren en het sperma in het water, waar de bevruchting plaatsvindt. Hierna ontwikkelt het dier via enkele larvale stadia naar een volwassen worm.

Ecologie

Priapulida hebben een uitstulpbare 'mond', vaak met rijen stekels en papillen, die ze gebruiken om te eten. De meeste soorten zijn predator die door het sediment bewegen en hier allerlei ongewervelden opzoeken.

Diversiteit

In totaal zijn 19 soorten bekend. In Nederland is één soort vastgesteld: *Priapulus caudatus*. Er worden ook niet meer soorten verwacht omdat de andere soorten of in tropische wateren of in diepe oceanen voorkomen (VAN DER LAND 1970).

NEDERLAND 1 gevestigd
WERELD 19 beschreven

Voorkomen

Er is vrijwel niets bekend over patronen in talrijkheid van Priapulida. *Priapulus caudatus* komt in de diepzee voor en niet binnen de twaalfmijlszone.

Determinatie

VAN DER LAND 1970.



Priapuliden - Priapulida



Animalia ► Nematoda (fylum)

NEMATODA - NEMATODEN

GERRIT KARSSSEN, HERMAN J.W.M. CREMERS & A.M.T. (TOM) BONGERS

Ongelede wormen, ook wel aaltjes genoemd, met een volledig darmkanaal en een uitwendige cuticula zonder trilharen (ciliën). De mondopening heeft geen proboscis, maar wel soms goed ontwikkelde tanden, een mondstekel of haken. Sommige nematoden hebben fraaie kopversierselen. Een lichaamsholte (pseudocoeloom) is aanwezig. De meeste bodembewonende soorten zijn klein tot zeer klein (0,5-10 mm), mariene nematoden kunnen enkele centimeters lang worden, maar veel van de parasitaire in dier of mens levende

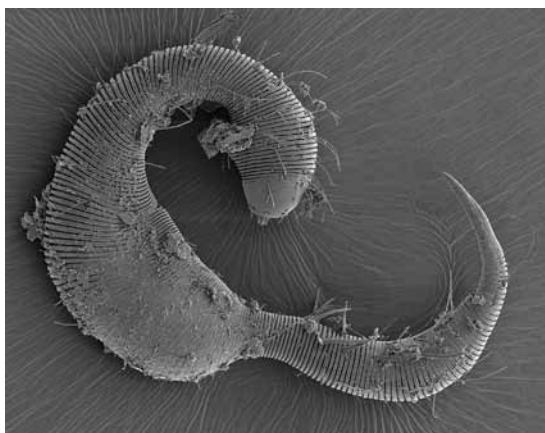
NEDERLAND ruim 2000 gevestigd (waarvan ca. 50 exoten),
nog honderden verwacht
WERELD ca. 30.000 beschreven

soorten zijn in de regel nog groter. Bepaalde soorten in walvissen worden zelfs vele meters lang (DELYAMURE 1955). De klasse Nematoda is opgebouwd uit verscheidene ordes: Tylenchida, Rhabditida, Monhysterida, Mononchida, Plectida, Triplonchida, Araeolaimida, Chromadorida, Mermithida, Enoplida, Ascaridida, Oxyurida, Spirurida, Strongylida en Dorylaimida (zie DE LEY & BLAXTER 2004, VAN MEGEN ET AL. 2009). Nematoden leven in de bodem, in zoet en zout water en parasitaire in dieren en planten.

De spoelworm *Anisakis simplex*
in maag van bruinvis*Dispharynx nasuta*

▶ *Dracognomus simplex*

▶▶ Mond van
Haliplectus bickneri



▶ *Hirschmanniella*

▶▶ *Rotylenchus robustus*



▶ Hondenspoelworm
Toxocara canis

▶▶ Mondstekel van valse
wortelknobbelnematode
Nacobbus aberrans



Cyclus

Gewoonlijk zijn nematoden van gescheiden geslacht. Onder bepaalde omstandigheden, zoals bij een hoge populatiedichtheid, is het mogelijk dat geslachtsverandering optreedt. Voor verscheidene soorten is bevruchting van de eieren niet nodig; zij planten zich parthenogenetisch voort. Van deze soorten zijn er dus geen mannetjes, van andere soorten worden mannetjes alleen in bepaalde seizoenen aangetroffen, en mannetjes kunnen ook constant aanwezig zijn, maar niet functioneel.

De eerste juveniele stadia ontwikkelen zich binnen het ei, vrij buiten het ei of in een tussengastheer (meestal een ongewerveld dier). Bij dierparasitaire soorten wordt tot en met de vierde vervelling in het algemeen niet gesproken van juvenielen, maar van larven. De larve van het derde stadium is infec-

tieus voor de eindgastheer. De gastheer wordt besmet door opname van de infectieuze stadia (vrijlevend dan wel nog in de eieren of in een tussengastheer). In de gastheer ontwikkelen ze zich verder tot volwassen wormen. Er zijn veel afwijkingen van dit schema. Van sommige nematoden infecteren de juveniele stadia de gastheer door de huid te penetreren en vervolgens een trektocht door de weefsels te maken om uiteindelijk in de darm volwassen te worden (bijvoorbeeld de mijnworm *Ancylostoma*). Bij bepaalde nematoden is bekend dat de overdracht van infectieuze stadia van moederdier naar jong kan verlopen via de melk of via de placenta (bijvoorbeeld de hondenspoelworm *Toxocara canis*). Filariën (een groep van parasitaire nematoden die bij dieren en mensen diverse ernstige ziektebeelden kunnen veroorzaken) zijn larvenbarend. De larven, microfilarieën genaamd, komen in de bloedbaan

terecht, waaruit ze door bepaalde bloedzuigende insecten zoals muggen worden opgenomen, waarin ze zich tot het infectieuze stadium ontwikkelen. Bij het steken van een nieuwe gastheer worden deze vervolgens weer met het speeksel van het insect in de bloedbaan van het slachtoffer gebracht.

De plantenparasitaire wortelknobbelnematoden *Meloidogyne* leven merendeels in de wortels van planten. Ze vervellen éénmaal in een ei om als infectieuze tweedestadium-juvenielen uit het ei te kruipen. Dit enige vrijlevende stadium gaat op zoek naar een geschikte waardplant, die ze net achter de worteltop binnendringen. De derde en vierde juveniele stadia voeden zich niet. Na de laatste vervelling ontstaat meestal een vrouwtje, dat zich weer zal gaan voeden en opzwellen. Het volwassen vrouwtje legt haar vele eieren (200-800) in een eizak meestal net buiten het wortelweefsel. De meeste wortelknobbelnematoden zijn parthenogenetisch en weinig specifiek in hun waardplantkeuze. Er zijn ook plantenparasitaire nematoden die een belangrijk deel van hun bestaan in bovengrondse plantendelen doorbrengen, bijvoorbeeld bladnematoden *Aphelenchoides*, stengelnematoden *Ditylenchus* en zaadgalmematoden *Anguina*. De dennenhoutnematoden *Bursaphelenchus*, die voor hun verspreiding volledig afhankelijk zijn van kevers (met name boktorren van het genus *Monochamus*), voedt zich normaal met schimmels. Nadat een jonge kever, met juveniele nematoden onder de dekschilden en/of in de ademhalingsbuisjes, zich gaat voeden aan dennenhoutwijgjes kruipen de juvenielen uit de kever in de twijgwondjes. Onder de juiste omstandigheden gaan de nematoden over van schimmelvoeding naar plantenvoeding en gaan zich explosief vermeerderen, waarbij zij een volwassen dennenboom kunnen doden.

De gehele levenscyclus kan enkele dagen in beslag nemen (bijvoorbeeld bij bacterie-etende soorten) of enkele jaren bij grote vrijlevende mariene nematoden. De levensduur van de dierparasitaire soorten hangt in de regel sterk af van allerlei weefselreacties en immunologische processen van de gastheer ten opzichte van de parasiet. Sommige nematoden kunnen zeer goed tegen uitdroging. Zo is van de stengelnematode *Ditylenchus dipsaci* en de zaadgalmematode *Anguina tritici* bekend dat zij makkelijk tientallen jaren cryptobiotisch kunnen overleven in respectievelijk ingedroogde stengels/bladeren en zaden. Ook van de dennenhoutnematode *Bursaphelenchus* is bekend dat zij makkelijk jaren kan overleven in volledig droog dennenhout, zoals bijvoorbeeld pallethout.

Ecologie

Het voedsel van nematoden varieert enorm. Er zijn soorten die leven van bacteriën, kiezelwieren, algen, schimmels, mossen, hogere planten, andere nematoden, slakken en vrijwel alle gewervelde dieren en zelfs bepaalde groepen van insecten kunnen besmet zijn met verschillende parasitaire nematoden. Het dieet is vaak af te leiden uit de bouw van de mondholte. Zo bezitten plantenetende nematoden een mondstekel om door de celwand van hun voedselplant te steken; bij deze soorten is de mondstekel hol om een enzymmengsel te kunnen injecteren en vervolgens de plantensappen op te zuigen. Bij predatoire nematoden bevat de mondholte een speer om prooien mee te spietsen of is er een mondholte met tanden aanwezig. Dierparasitaire soorten hebben vaak lippen of een mondkapsel, soms van haken of tanden voorzien, waarmee

ze zich voeden met allerlei weefsels en lichaamsvloeistoffen van de gastheer. Ze zijn vrij soortspecifiek, dat wil zeggen dat ze slechts bij één of bij enkele nauw verwante diersoorten voorkomen. Een dergelijke specialisatie komt ook bij plantenparasieten voor en maakt vruchtwisseling mogelijk. De aardappelvormende nematoden *Globodera* voeden zich bijvoorbeeld alleen op nachtschadesoorten (Solanaceae), vooral op de aardappel. Enkele soorten zijn minder specifiek, bijvoorbeeld *Trichostrongylus axei* die in de maag leeft bij diverse herkauwers, maar ook bij het paard. Veel soorten zitten in het maagdarmkanaal (afhankelijk van de soort van de mondholte tot in de endeldarm), andere parasiteren in de longen, de nieren, het hart en de bloedvaten, op het oog of in de huid. Nematoden zijn een economisch belangrijke groep. Ze kunnen cultuurgewassen aantasten, zoals *Globodera rostochiensis* en *G. pallida* die aardappelmoeheid veroorzaken, wortelknobbelnematoden *Meloidogyne* (*M. hapla*, *M. chitwoodi*, *M. fallax*, etc.) die in plantenwortels leven en zo onder andere ook gewassen aantasten. Ook kunnen de parasieten van mens en huisdieren ernstige ziekten veroorzaken. Hoewel de voor de mens meest schadelijke nematoden niet in Nederland voorkomen – maar vooral in de tropen, zoals diverse soorten filariën – kunnen enkele soorten toch ziekten veroorzaken (bijvoorbeeld spoelworminfecties, trichinellose), terwijl andere soorten zoals de aarsmade *Enterobius vermicularis* niet of nauwelijks ziekteverschijnselen laten zien. Bij allerlei dieren kunnen hevige infecties met nematoden tot ziekte en sterfte leiden. Nematoden worden ook toegepast als natuurlijke vijanden van plaaginsecten als emelten, taxuskevers *Otiorhynchus* of naaktslakken. Daarnaast vormen nematoden ook belangrijke indicatoren en bieden perspectieven voor de biologische beoordeling van bodems en sediment (WILSON & KAKOULI DUARTE 2009). Door hun enorme dichtheden en variaties aan levenswijzen zijn nematoden betrokken bij vrijwel alle ecologische processen in de natuur.

Diversiteit

Wereldwijd zijn ongeveer 30.000 soorten beschreven, maar wordt het gigantische aantal van 500.000 soorten verwacht (CHAPMAN 2009). In Nederland zijn ruim 2000 soorten vastgesteld: 335 parasitaire nematoden, waarbij parasieten van dieren diertuindieren niet zijn meegeteld (H.J.W.M. Cremers pers. obs.), ruim 1000 soorten uit het terrestrische milieu en zoete water (BONGERS 1994, G. Karssen pers. obs.) en ongeveer 600 soorten uit het mariene milieu (G. Karssen pers. obs.). Daarnaast leven er waarschijnlijk nog honderden onontdekte soorten in Nederland. Onder de bekende gevestigde soorten bevinden zich waarschijnlijk circa 50 exoten. Zeer veel soorten, in de tientallen, zijn aan de hand van exemplaren uit ons land nieuw beschreven. J.G. de Man (1850-1930) heeft aan de hand van Nederlands materiaal 56 genera en 240 soorten nieuw beschreven (KARSSSEN 2006). P.A.A. Loof heeft 43 nieuwe Nederlandse soorten beschreven. Voorbeelden van nematoden, beschreven uit Nederland zijn *Meloidogyne minor*, *Acrobeloides nanus*, *Tylencholaimus crassus*, *Paratrichodorus pachydermus*, en de parasitaire soorten *Cylicocyclus brevicapsulatus*, *C. ultrajectinus*, *Cylicostephanus bidentatus* en *Strongyloides westeri* beschreven door J.E.W. Ihle bij het paard, *Nematodirus europaeus* bij het ree *Capreolus capreolus*, *Metastrongylus confusus* bij het wilde zwijn *Sus scrofa* en *Daubaylia elegans* in

een zoetwaterslak. Vele van de bodem- en zoetwatersoorten zijn (voorlopig) ook nog maar alleen uit Nederland bekend, naar schatting enkele tientallen soorten.

Voorkomen

Vier van de vijf meercellige dieren op aarde zijn nematoden. Ze komen werkelijk overal voor waar organisch materiaal wordt afgebroken of voedselplanten en prooidieren aanwezig zijn; zowel in de grond, in en op de bodem van zoet en zout water, in planten en dieren, op boomstammen, in mos,

in mest, in compost, etc. Ze kunnen zeer hoge dichtheden bereiken: in de bodem kunnen tot 50 miljoen individuen per m² worden aangetroffen (BONGERS 1988).

Determinatie

Parasitaire nematoden: SKRJABIN 1949-1979, DELYAMURE 1955, BARUS ET AL. 1978, ANDERSON ET AL. 2009, GIBSON 2010 (genusniveau). Terrestrische nematoden en zoetwaternematoden: BONGERS 1994, ANDRÁSSY 2005, 2007, 2009. Mariene nematoden: PLATT & WARWICK 1983, 1988, WARWICK ET AL. 1998.

Animalia ► Nematomorpha (fylum)

NEMATOMORPHA - PAARDENHAARWORMEN

JAAP VAN DER LAND

NEDERLAND 8 gevestigd, nog 14 verwacht
WERELD 331 beschreven

Zeer dunne, ongesegmenteerde wormen met een lichaamsholte (pseudocoeloom) die opgevuld kan zijn met cellen (mesenchym). De lichaamslengte varieert van 1 cm tot 1 m. Deze wormen hebben geen bloedsomloop en ademhalings- en uitscheidingsorganen, en het darmkanaal is gereduceerd. Adulten leven zowel in zoet water als in de zee, larven zijn parasieten.

Cyclus

Paardenhaarwormen hebben een geslachtelijke voortplanting. De mannetjes en vrouwtjes komen samen in groepen om te paren en de eitjes worden inwendig bevrucht (THOMAS ET AL. 2002). Hierna worden de eieren in een streng, omgeven door een geleïchtige substantie, afgezet. Uit de eieren komen larven, waarvan het lichaam haakjes en het voorste gedeelte een grote haak heeft, waarmee mogelijk de gastheer wordt binnengedrongen. Eenmaal volwassen verlaten de wormen de gastheer en leven vrij in het water.

Ecologie

De larven zijn parasieten in insecten en kreeftachtigen. Nadat ze een gastheer zijn binnengedrongen, boren ze een gat in het verteringskanaal zodat ze zich met de haemolymfe ('bloed') kunnen voeden. De gastheer wordt aangezet om veel te lopen en te springen, waardoor de kans groot is dat het dier in het water terecht komt (THOMAS ET AL. 2002). Als een gastheer wordt opgegeten door een predator, dan is de worm soms in staat om uit de gastheer en de predator te ontsnappen door zich door de monden heen naar buiten te wringen (PONTON ET AL. 2002). Als de larve in het lichaam van de gastheer metamorfoseert naar adult, worden de mond (farynx) en het darmkanaal onbruikbaar. De volwassen wormen verlaten de gastheer en zijn dan dus vrijlevend. In dit stadium eten de wormen niet meer.

Diversiteit

In totaal zijn er 331 beschreven soorten, terwijl er ongeveer 2000 worden verwacht (POINAR 2008). In Nederland zijn acht soorten vastgesteld in zoet water, maar de nomenclatuur is oud en onbetrouwbaar (MOL 1984, SCHUURMANS STEKHOVEN 1934). Er kunnen nog 14 soorten verwacht worden, waaronder één mariene soort (HEINZE 1941, SCHUURMANS STEKHOVEN 1934).

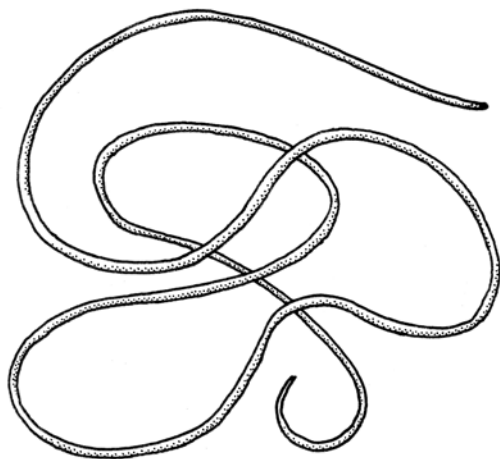
Voorkomen

Paardenhaarwormen leven in vochtige gebieden. Er wordt te weinig onderzoek aan deze dieren gedaan om iets te zeggen over patronen in voorkomen, talrijkheid en veranderingen in de soortensamenstelling.

Determinatie

Zout water: SCHUURMANS STEKHOVEN 1934. Zoet water: SCHMIDT-RHAESA 1997.

► Paardenhaarworm



Animalia ► Tardigrada (fylum)

TARDIGRADA - BEERDIERTJES

JAN VAN ARKEL

NEDERLAND 27 gevestigd, nog ca. 100 verwacht
WERELD 1045 beschreven

Tot 1 mm grote cilindrische organismen met vier paar ongelede pootjes met klauwtjes. Beerdiertjes komen in het mariene (inclusief litorale), aquatische en terrestrische milieu voor. Terrestrische beerdiertjes staan bekend om hun

vermogen om in vrijwel uitgedroogde staat lange perioden zonder water te overleven. Beerdiertjes zijn opgebouwd uit vijf segmenten. Een kopsegment met de monddelen en eventuele oogvlekken, drie lichaamssegmenten met elk

een pootpaar en een caudaal segment met een pootpaar. Zij hebben dus acht poten met elk een klauwpaar (Eutardigrada) of klauwen (Heterotardigrada). Inwendig liggen de organen in een hemolymf waarin rond de 200 coelomocyten rondzweven. Deze cellen spelen een belangrijke rol in de energiehuishouding en de anhydrobiotische overleving.

De geslachtsorganen zijn enkel, maar bij de mannetjes met een gepaarde spermaduct. Bij Eutardigrada eindigen de openingen van de geslachtsorganen in de anus, bij Heterotardigrada in een aparte gonopore.

Cyclus

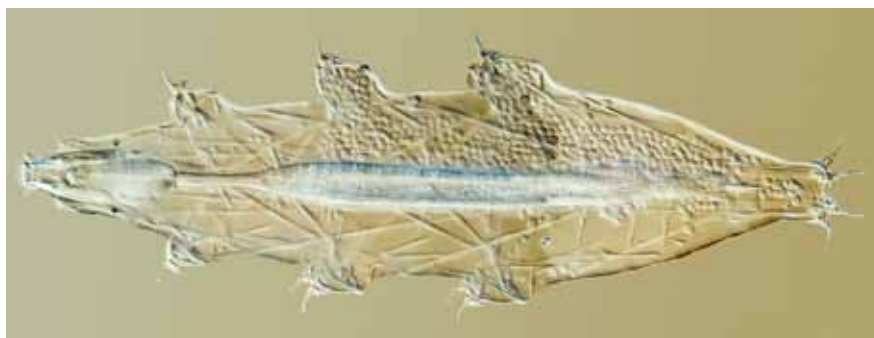
Zowel geslachtelijke als parthenogenetische voortplanting als hermafroditisme is bekend. Beerdiertjes ontwikkelen zich van ei (1-30 per individu) via een aantal vervellingen tot volwassen dier. Elke stadium tussen de vervellingen duurt 5-40 dagen. Bij de vervellingen wordt niet alleen de huid afgeworpen, maar ook de monddelen, zodat zij tijdelijk niet kunnen eten. Volwassen dieren vervellen ook. Sommige soorten leggen hun eieren in de afgeworpen huid. Van sommige (mariene) soorten is bekend dat ze pas in het laatste stadium een anus hebben en kunnen defaeceren. De levensduur van Tardigrada wordt geschat op 3-30 maanden, gerekend buiten cryptobiotische overlevingsstrategieën als het tonnetje (anhydrobiosis) bij terrestrische soorten of de cyste bij aquatische soorten. Mariene beerdiertjes leven in een veel stabielere milieu en vertonen geen cryptobiotische overlevingsstrategieën.

Ecologie

De monddelen bestaan uit twee stiletten die aan weerszijden van de mondbuis uitgestulpt kunnen worden om een voedselbron aan te kunnen prikken. Deze mondbuis is verbonden met een in dwarsdoorsnede driezijdig symmetrische farynx (een meestal door verhardingen versterkte spier) waarmee voedsel aangezogen kan worden. Het voedsel kan zowel plantaardig als dierlijk zijn. Sommige grote beerdiertjes zijn rovers en eten complete prooien zoals raderdieren, nematoden en andere beerdiertjes. Sommige zuigen plantencellen leeg en sommige soorten dieren zijn omnivoor. In het algemeen leven beerdiertjes vrij in interstitiële ruimtes, maar er zijn ook parasitaire soorten, voornamelijk marien.

Diversiteit

Er zijn op het moment in totaal 1045 soorten beerdiertjes beschreven en naar verwachting zijn er nog vele onbekende



soorten (CHAPMAN 2009). In Nederland zijn 27 soorten bekend (J. van Arkel pers. obs.), terwijl er nog circa 100 soorten verwacht worden (DASTYCH 1988). In Nederland is als enige plek ter wereld een mannelijk exemplaar van *Echiniscoides hoepneri* gevonden.

Voorkomen

Beerdiertjes leven in microhabitats die overal gevonden kunnen worden en er is dus geen duidelijk patroon van de diversiteit. Wel is er onderscheid tussen mariene (inclusief litorale), aquatische en terrestrische soorten. In bepaalde plukjes mos kunnen zes soorten tegelijk voorkomen (J. van Arkel pers. obs.). De populatiedichtheid kan 228 per cm² mos zijn (KINCHIN 1994). Het is niet bekend of er soorten uit Nederland zijn verdwenen, wel zijn er sinds 1980 18 soorten voor Nederland ontdekt, omdat er meer aandacht aan deze dieren is besteed (J. van Arkel pers. obs.).

Determinatie

MORGAN & KING 1976, RAMAZZOTTI & MAUCCI 1983, DASTYCH 1988.



Milnesium tardigradum



Ramazzottius oberhaeuseri

Animalia ► Arthropoda (fylum)

ARTHROPODA - GELEEDPOTIGEN

ERIK J. VAN NIEUKERKEN



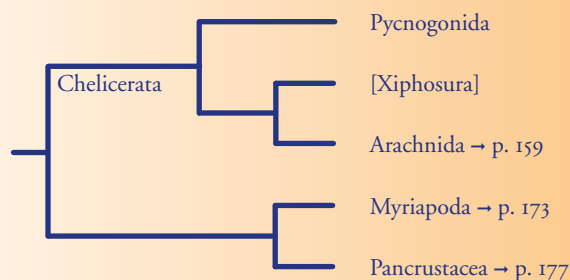
Spinachtigen - Arachnida



Duizendpootachtigen - Myriapoda



Kreeftachtigen en insecten - Pancrustacea



NEDERLAND ca. 23.150 gevestigd (waarvan ca. 410 exoten)
 WERELD ruim 1.198.650 beschreven

Gesegmenteerde dieren die voorzien zijn van een chitinepantser. De segmenten kunnen beweeglijk zijn ten opzichte van elkaar door scharnieren en gewrichten, of met elkaar zijn vergroeid. Wanneer een aantal segmenten in het kopborstgedeelte vergroeid is tot een beschermend schild, spreekt men van een carapax. Elk segment draagt in principe een paar gelede aanhangsels die eveneens gechitiniseerd zijn. Door de harde bepantsering is groei alleen via vervellingen mogelijk. De stamboom geeft de verwantschappen weer die op recent moleculair onderzoek gebaseerd zijn (REGIER ET AL. 2010). Dit onderzoek bevestigt de resultaten van onderzoek van de laatste 15 jaar, dat de insecten een onderdeel van de grote groep Pancrustacea zijn en de oude kreeftachtigen ('Crustacea') niet langer monofyletisch zijn. De grote groepen zeespinnen (Pycnogonida), spinachtigen (Arachnida), duizendpootachtigen (Myriapoda) en Pancrustacea worden apart behandeld. Xiphosura (met wereldwijd vier beschreven soorten) komen niet in Nederland voor. Zeespinnen en spinachtigen vormen samen de gifkaakdragers (Chelicerata).

Animalia ► Arthropoda (fylum) ► Pycnogonida (klasse)

PYCNOGONIDA - ZEESPINNEN

ARJAN GITTENBERGER

NEDERLAND 8 gevestigd
 WERELD ca. 1340 beschreven

Zeespinnen zijn geen echte spinnen, maar vormen een aparte klasse, die wel verwant is met de spinachtigen (Arachnida). Deze in Nederland tot ongeveer 1 cm grote, op spinnen lijkende geleedpotigen hebben een lichaam dat in principe in tweeën is gedeeld: een kopborststuk en een zeer klein achterlijf. Het kopborststuk draagt één of twee paar monddelen, vier paar poten (maar soms ook meer), vier ogen en een naar voren gerichte zuignuit. De inwendige

organen, bijvoorbeeld de darmen en de eierstokken, bevinden zich voornamelijk in de poten.

Cyclus

Zeespinnen planten zich geslachtelijk voort. De bevruchting vindt buiten het lichaam plaats. De mannetjes van sommige soorten hebben een extra paar poten, waarmee ze de eieren die ze hebben bevrucht verzamelen en bij zich dragen totdat ze uitkomen. Na het uitkomen van de eieren, vervellen de kleine zeespinnetjes meerdere malen voordat ze adult zijn. Sommige larvale stadia leven als ectoparasiet op hydroïdpoliepen.

Ecologie

Zeespinnen zijn predatoren (ectoparasiet) van vooral holte-dieren (Cnidaria), maar eten soms ook aas. Zo zijn ze in Nederland het makkelijkste op hydroïdpoliepen (Hydrozoa) te vinden.

Diversiteit

In totaal zijn wereldwijd circa 1340 soorten zeespinnen bekend (CHAPMAN 2009). In Nederland zijn acht gevestigde soorten geregistreerd.

Voorkomen

Zeespinnen komen in alle zeeën voor, maar zijn vooral in de koudere zeeën algemeen. In Nederland komen zeespinnen langs de volledige kust voor in het sublitoraal en vlak daarboven (STOCK 1949).

Determinatie

BOUVIER 1923, STOCK 1949, KING 1974, HAYWARD & RYLAND 1995, HARRIS 1996.

► *Phoxichilidium femoratum*



Animalia ▶ Arthropoda (fylum) ▶ Arachnida (klasse)

ARACHNIDA - SPINACHTIGEN

ERIK J. VAN NIEUKERKEN

NEDERLAND 2250 gevestigd (waarvan tientallen exoten)

WERELD ruim 102.200 beschreven



Mijten - Acari



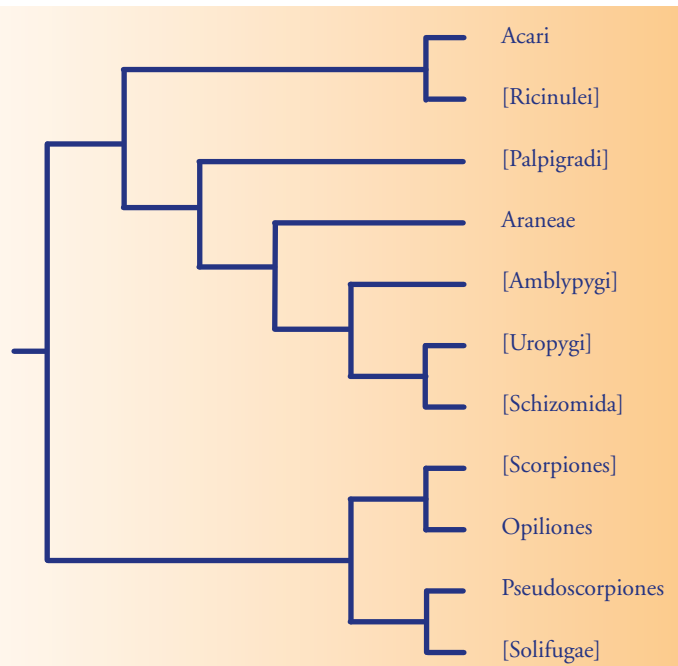
Spinnen - Araneae



Hooiwagens - Opiliones



Pseudoscorpionen - Pseudoscorpiones



Geleedpotigen waarvan het lichaam in principe in tweeën is gedeeld: een kopborststuk en een achterlijf. Er is geen aparte kop te onderscheiden. Het kopborststuk draagt twee paar monddelen en vier paar poten, maar geen voelsprieten of vleugels. Hieronder vallen, voor zover het Nederland betreft, de ordes mijten (Acari), spinnen (Araneae), hooiwagens (Opiliones) en bastaardschorpioenen (Pseudoscorpiones). Daarnaast behoren nog zes kleine ordes – kapucijnsinnen (Ricinulei) (wereldwijd 58 soorten), Palpigradi (wereldwijd 82 soorten), zweepspinnen (Amblypygi) (wereldwijd 158 soorten), zweepstaartschorpioenen (Uropygi) (wereldwijd 108 soorten), Schizomida

(wereldwijd 258 soorten) en rolspinnen (Solifugae) (wereldwijd 1100 soorten) – en de schorpioenen (Scorpiones, wereldwijd 1764 soorten) tot de spinachtigen. De stamboom geeft de verwantschappen van alle ordes gebaseerd op onder andere Coddington et al. (2004) en Shultz (2007).

Animalia ▶ Arthropoda (fylum) ▶ Arachnida (klasse) ▶ Acari (subklasse)

ACARI - MIJTEN

HENK SIEPEL

NEDERLAND 1557 gevestigd (waarvan tientallen exoten), nog honderden verwacht

WERELD ca. 48.200 beschreven

Kleine spinachtigen zonder spintepels aan het achterlijf en zonder primaire segmentatie. Mijten worden onderverdeeld in twee grote superordes: de Parasitiformes en de Acariformes. Tot de Parasitiformes behoren vier ordes, waaronder de roofmijten (Mesostigmata) en de teken (Ixodida), de andere ordes zijn Opilioacarida (vooral tropisch) en Holothyrida (op de eilanden van de Stille Oceaan). Tot de Aca-

riformes behoren de ordes Sarcoptiformes (mosmijten en weekhuidmijten) en een grote verzamelgroep zonder eenduidige Nederlandse naam, de Trombidiformes (KRANTZ & WALTER 2009). Zie de tabel voor een overzicht van het aantal soorten per familie. Mosmijten (suborde Oribatida van de Sarcoptiformes), watermijten (subcohort Hydrachnidia in de suborde Prostigmata van de Trombidiformes) en de

*Allotrombium**Cheyletiella parasitivorax*
uit vacht van konijn

▶ Gal van *Aculus tetanothrix*

▶▶ Gal van essenbloesemijdt
Aceria fraxinivora



familie Phytoseiidae (Mesostigmata: Gamasina) worden hieronder uitgebreider behandeld. Mijten vormen een bijzonder diverse diergroep met leefgebieden van de diepzee tot in dieren als parasiet en met voedingswijzen die vrijwel alle mogelijkheden omvatten.

Cyclus

De levenscyclus van mijten is zeer uiteenlopend; de meest uitgebreide vorm vinden we bij onder andere de mosmijten en de watermijten, met een larve, een proto-, deuto- en tritonimf en uiteindelijk de volwassen mijt. Parasitiformes kennen ook nog een prelarve, een stadium dat niet uit het ei komt en waarschijnlijk dient als ruststadium. De larve heeft zes poten, de volgende stadia allemaal acht. Een uitzondering vormen de galmijten Eriophyoidea, waarbij poten III en IV in alle stadia ontbreken (VAN DER HAMMEN 1972). De ontwikkelingsnelheid en daarmee vaak ook het aantal generaties per jaar varieert sterk: van drie dagen bij *Macrocheles muscadomesticae* (WADE & RODRIGUEZ 1961) tot enkele jaren bij sommige teken (VAN BRONSWIJK ET AL. 1979). In diverse groepen kunnen bepaalde ontwikkelingsstadia ontbreken. Bij de Parasitiformes ontbreekt de tritonimf. Extreme gevallen zijn in het cohort Heterostigmatina bij de Podapolipodidae te vinden, waarbij volwassen mijten direct uit het ei komen, en in enkele soorten binnen de Acarophenacidae, Pyemotidae en Dolichocybidae waar volwassen mijten direct uit het vrouwtje worden geboren (LINDQUIST 1986). Ruststadia in de vorm van een echte diapauze komen voor bij onder andere Penthaleidae, waar bij *Halotydeus destructor* de eieren in het dode lichaam van het vrouwtje in zomerdiapauze gaan en hiermee dus een extra bescherming hebben (RIDS DILL-SMITH 1997). Galmijten hebben een echte diapauze in het volwassen

stadium, evenals een aantal soorten spintmijten (Tetranychidae); van de laatste groep zijn er echter ook die een eidiapauze hebben (JEPSON ET AL. 1975). Bij verreweg de meeste mijtensorten komen gewone ruststadia voor zonder fysiologische schakels: een eenvoudig vertragen, stoppen en weer op gang komen van de basisstofwisseling. Normalerwijs komen bij mijten mannetjes en vrouwtjes voor en is er sprake van een geslachtelijke voortplanting. Andere reproductievormen komen evenwel ook voor. Thelytokie (ongeslachtelijke voortplanting met alleen vrouwtjes) komt voor bij bodembewonende Mesostigmata, Oribatida en Endeostigmata. Arrhenotokie (uit onbevuchte eieren komen mannetjes, uit bevruchte eieren vrouwtjes) komt voor bij onder andere spintmijten, Tetranychidae (HELLE & SABELIS 1985), maar ook bij Astigmatina (Histiosomatidae) en Mesostigmata (onder andere Ascidae en Macrochelidae). Pseudoarrhenotokie (waarbij na de paring een groot deel van het mannelijk genoom verloren gaat) komt voor bij de familie Phytoseiidae (Mesostigmata). Amfitokie (zowel mannetjes als vrouwtjes komen uit onbevuchte eieren) is zeldzaam, maar komt voor onder thelytoke soorten van de Mesostigmata en Astigmatina (NORTON ET AL. 1983, WALTER & KAPLAN 1990). De schijnspintmijt *Brevipalpus phoenicis* (Prostigmata: Tenuipalpidae) heeft een thelytoke reproductie met alleen haploïde (één set chromosomen) vrouwtjes (WEEKS ET AL. 2001). De sperma-overdracht bij zich geslachtelijk voortplantende soorten is ook zeer divers; van indirecte overdracht via afgezette spermatofooren tot overdracht via de cheliceren naar de genitaalopening van de vrouwtjes (bij Mesostigmata), vergelijkbaar met de pedipalpen bij spinnen, of via een penis of aedeagus direct in de vrouwelijke genitaalopening (bij diverse Prostigmata) of in een speciale bursa copulatrix (bij Astigmatina

▶ Mijten op achterlijf van langpootmug

▶▶ Gewone schapenteek
Ixodes ricinus

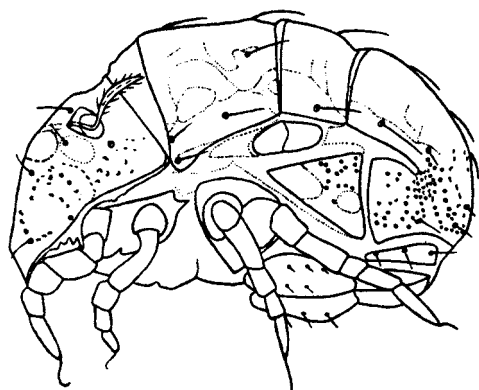


en sommige Prostigmata). Afgezette spermatofoeren kunnen vele specifieke vormen hebben: druppeltjes op een stokje, bladachtige structuren of langgerekt met ingewikkelde sculpturen en kunnen soms tot de soort worden gedetermineerd (FERNANDEZ ET AL. 1991). Dispersie bij mijten is doorgaans beperkt tot het eigen loop- of zwemvermogen. Binnen een aantal groepen zijn echter aanpassingen ontwikkeld om verder te komen: foresie (het meeliften met andere dieren, meestal insecten) en anemochorie (het zich mee laten waaien met de wind). Foresie zien we vooral bij de Astigmatina, waar de deutonimfen zijn omgevormd (hypopi) met duidelijke zuignappen op het achterlijf, waarmee ze zich vastzetten op de drager. Een vergelijkbare aanpassing zien we bij Uropodina, waar de deutonimf een lijmstokje vormt aan het achterlijf om zich op de drager vast te zetten. In veel andere gevallen grijpen de volwassen mijten zich vast met de cheliceren (onder andere Macrochelidae), met hun klauwtjes (Scheloribatidae) of klem tussen voor- en achterlijf (Mesoplophoridae). De meeste soorten hechten zich aan een willekeurige voorbijganger, maar er zijn ook veel soorten die heel dragerspecifiek zijn, waarbij soms zelfs de hele levenscyclus is afgestemd op die van hun drager (SIEPEL 1994). Anemochorie zien we vooral bij spintmijten (Tetranychidae: Prostigmata, cohort Raphignathina), die aan spindraden worden meegevoerd met de wind en bij galmijten (Eriophyoidea: Prostigmata, supercohort Eupodides) die elkaar vasthouden en zo lange ketens vormen (JEPPSON ET AL. 1975).

Ecologie

Mijten vinden we in vrijwel alle biotopen en levend van zo goed als alles wat maar eetbaar is. Er is vrijwel geen organische stof op aarde die niet door mijten wordt benut: dierparasieten, inclusief parasieten op vis en op ongewervelden boven en onder water, plantparasieten (mineerders en galvormers), herbivoren, fungivoren, predatoren (van onder andere protozoën, nematoden, insecten en hun eieren), eters van allerlei opgeslagen organische stof (van kaas tot katoen), detritivoren, etc. Herbivorie is zeer wijd verbreid en vele soorten vormen een plaag voor de landbouwproductie, vooral galmijten en spintmijten zijn daarom goed onderzocht. In Nederland zijn vooral de bonenspintmijt *Tetranychus urticae* en fruitspintmijt *Panonychus ulmi* van economisch belang. In de Astigmatina vinden we voorts stromijten *Tyrophagus* en bollenmijten *Rhizoglyphus* als schadeveroorzakers (LOOMANS & SCHOLTE 2007). Ook Tarsonemidae zijn plaagvormend in plant-aardige gewassen, zoals de narcismijt *Steneotarsonemus lati-*

ceps in de bollenteelt, terwijl de Pygmephoridae plagen vormen in de champignonteelt (beiden in de suborde Prostigmata, cohort Heterostigmata). Detritivoren en schimmeleters vinden we vooral onder de Oribatida (zie tekst hieronder), terwijl de Astigmatina voor een deel zich te goed doen aan opgeslagen voedsel en textiel (HUGHES 1976). Voorbeelden uit de laatste groep zijn de meelmijt *Acarus siro* (Acaridae) en de huismijt *Glycyphagus domesticus* (Glycyphagidae). Huisstofmijten *Dermatophagoides pteronyssinus*, *D. farinae* en *D. microceras* (Pyroglyphidae) die leven van huidschilfers en sterk allergene uitwerpselen hebben, leiden tot huisstofallergie. In de Astigmatina vinden we ook een grote groep parasitaire mijten waaronder schurftmijt *Sarcoptes scabiei* (Sarcoptidae) bij de mens, welke mineert in de bovenste laag van de huid. Uit een verwante familie (Psoroptidae) komen de oormijten, die leven in oorsmeer, met *Otodectes cynotis* als meest algemene soort. Andere families van de parasitaire Astigmatina vinden we onder andere in de vacht van zoogdieren (Listrophoridae en Myocoptidae), in de neusholten van dieren (Gastronyssidae) en tussen de veren van vogels (Analoidea). Parasieten vinden we niet alleen in de Astigmatina, maar ook in de Prostigmata, bijvoorbeeld de haarfollikelmijten *Demodex folliculorum* (Demodicidae, Raphignathina), die leven in onze haarzakjes van onder andere wenkbrauwen en oogharen. Harpirhynchidae parasiteren vooral op vogels en Cheyletidae leven op vogels en zoogdieren; vachtmijten *Cheyletiella* uit deze laatste familie kunnen bij honden (dan *Cheyletiella yasguri*) het bekende parvovirus overbrengen. Parasieten bij Prostigmata vinden we vervolgens nog onder het supercohort Hydrachnidia (watermijten, zie daar) en het supercohort Trombidia. In deze laatste groep zit de voor de mens vervelende oogstmijt *Neotrombicula autumnalis* (Trombiculidae), waarvan de onvolwassen stadia in de nazomer voor jeukende pukkeltjes kunnen zorgen tot ongeveer het middel. Oogstmijten brengen geen ziekten over in Nederland (een soort in Azië overigens wel). Andere parasitaire Acari doen dat wel: bekend hierom zijn de teken, die een hele reeks ziekten kunnen overbrengen met als bekendste wel de ziekte van Lyme (veroorzaakt door de bacterie *Borrelia burgdorferi*), die wordt overgebracht door de gewone schapenteek *Ixodes ricinus* (Ixodidae). *Dermacentor reticulatus* (Ixodidae) is sinds een aantal jaren ook in Nederland en kan babesiose bij honden overdragen. Onder de Mesostigmata vinden we ten slotte de laatste groep parasitaire mijten. Bloedluis *Dermanyssus gallinae* (Dermanyssidae) komt veel voor bij kippen, maar ook andere soorten in



De mosmijt

Synchthonius crenulatus



Varroamijt *Varroa destructor*

de familie en verwante families zijn parasitair bij vogels en zoogdieren; overbrengen van ziekteverwekkende bacteriën en virussen is hier mogelijk, maar nog weinig onderzocht. Het grootste deel van de Mesostigmata is evenwel niet parasiet, maar predator (alle Gamasina met uitzondering van een groot deel van de Dermanysoidea), zowel in de bodem (alle niet-parasitaire Gamasina, met uitzondering van de Phytoseoidea) als in de vegetatie (Phytoseoidea, zie tekst hieronder). Parasitidae zijn niet parasitair, maar predator; ze kregen hun naam vanwege de foretische deutoniemen op onder andere mestkevers, die dus niet leven van de kevers, maar alleen worden vervoerd. Uropodina ten slotte zijn grotendeels predator, maar sommige soorten voeden zich ook wel met detritus.

Diversiteit

In de wereld zijn circa 48.200 soorten beschreven, terwijl het totaal aantal verwachte soorten tussen de 100.000 tot 500.000 zal liggen (CHAPMAN 2009). In Nederland zijn inmiddels 1557 soorten vastgesteld; ook hier is bij enkele groepen sprake van grote onderbemonstering. Naar verwachting kunnen dan ook nog enkele honderden extra soorten in Nederland worden aangetroffen. Onder de vastgestelde soorten bevinden zich tientallen exoten. Een groot aantal soorten is op basis van Nederlands typemateriaal beschreven; het gaat hier om meer dan 100 soorten. Dit is met name het werk geweest van A.C. Oudemans (alle Acari),

L. van der Hammen (voornamelijk Oribatida), F.S. Lukoschus en A. Fain (België) (beiden werkten aan parasitaire mijten), maar daarnaast hebben nog vele andere acarologen hun sporen nagelaten.

Voorkomen

Mijten komen zoals eerder gesteld overal voor. Rationalisatie van de landbouw (bodem mijten), betere conservering van voedsel (mijten van opgeslagen voedsel), betere hygiëne (schurft en andere huidparasieten, bij zowel mens als huisdieren) en vervuiling van water en bodem hebben wel een negatief effect op aantallen en voorkomen van mijten, maar de kennis van deze enorme groep is nog te fragmentarisch om hier duidelijke patronen weer te kunnen geven.

Determinatie

Hier wordt slechts een kleine selectie uit een grote hoeveelheid determinatieliteratuur gepresenteerd. Inleidingen: VAN DER HAMMEN 1972, KRANTZ & WALTER 2009. Ixodida (teken): VAN BRONSWIJK ET AL. 1979. Roofmijten (Mesostigmata): MIEDEMA 1987, KARG 1989, 1993. Prostigmata, zeemijten (Halacaridae): BARTSCH & SMIT 2006. Prostigmata, galmijten (Eriophyoidea) en spintmijten (Tetranychidae): DOCTERS VAN LEEUWEN ET AL. 1982, HELLE & SABELIS 1985, LINDQUIST 1986, VIERBERGEN 1990. Prostigmata, diversen: STAMMER 1957-1963, BOLLAND 1986, 1991, SMILEY 1992. Parasieten: BAKER ET AL. 1956, FAIN 1968, FAIN ET AL. 1970, FAIN & LUKOSCHUS 1977. Astigmata, voorraadmijten: HUGHES 1961. Zie ook groepsteksten hieronder.

Tabel

Samenstelling van de Nederlandse mijtenfauna (subklasse Acari).

Classificatie volgens KRANTZ & WALTER 2009. Bronnen: B45: BUITENDIJK (1945), B&S06: BARTSCH & SMIT (2006), B091: BOLLAND (1991), Bo&Li: BOCHKOV & LITERÁK (2006), Br: J.E.H.M. van Bronswijk pers. med., Br79: VAN BRONSWIJK ET AL. (1979), Cr: H.J.W.M. Cremers pers. med., F68: FAIN (1968), Fea70: FAIN ET AL. (1970), FL: FAIN & LUKOSCHUS 1977, H&T09: VAN HAAREN & TEMPELMAN (2009), Li86: LINDQUIST (1986), Lo: H. Lombert pers. med., Mi87: MIEDEMA (1987), Si: H. Siepel pers. obs., Si09: SIEPEL ET AL. (2009), SiD10: SIEPEL & DIMMERS (2010), SmH00: SMIT & VAN DER HAMMEN (2000), SmHW06: SMIT ET AL. (2006), SmHMo8: SMIT ET AL. (2008), SmDW07: SMIT ET AL. (2007), vdH72: VAN DER HAMMEN (1972), Vi: G. Vierbergen pers. med., ViL009: VIERBERGEN & LOOMANS (2009).

SUPERORDE PARASITIFORMES

(Sub)orde	(Super)cohors	Superfamilie	Familie	NL	Bron		
orde Ixodida - Teken (totaal: 14 soorten)							
		Argasoidea	Argasidae - lederteken	2	Br79		
		Ixodoidea	Ixodidae - schildteken	12	Br79		
orde Mesostigmata - roofmijten (totaal: 315 soorten)							
Trigynaspida	Cercomegistina	Cercomegistoidea	Cercomegistidae				
	Antennophorina	Celaenopsoidea	Celaenopsidae	1	B45		
	Fedrizzioidea	Fedrizzidae					
Monogynaspida	Uropodina	Uropodoidea	Uropodidae - schildpadmijten	6	B45		
			Trematuridae	6	Si		
			Urodinichidae	12	Si		
			Thinozerconoidea	1	Si		
			Polyaspidioidea	2	Si		
			Trachytidae	3	Si		
			Trachyuropodoidea	2	Si		
			Gamasina				
			Epicriidae	Epicriidoidea	Epicriidae	2	Si
				Zerconoidea	Zerconidae	9	Si
Parasitiae	Parasitoidea	Parasitidae	56	Si			
Dermanyssidae	Veigaiioidea	Veigaiidae	7	Si			

(Sub)orde	(Super)cohors	Superfamilie	Familie	NL	Bron
		Rhodacaroidea	Rhodacaridae	24	Si
		Eviphidoidea	Pachylaelapidae	13	Si
			Pseudolaelapidae	1	Si
			Macrochelidae	19	Si
			Eviphididae	5	Si
	Phytoseioidea	Phytoseiidae		45	ViLoo9
		Ameroseiidae		6	Si
		Podocinidae		7	Si
	Ascoidea	Ascidae		20	Si
		Halolaelapidae		3	Si
	Dermanyssoidea	Laelapidae		16	Cr
		Dermanyssidae - vogelmijten		10	Cr
		Hypoaspidae		21	Si
		Macronyssidae		11	B45
		Spinturnicidae		7	Cr
SUPERORDE ACARIFORMES (= ACTINOTRICHIDA)					
orde Trombidiformes (totaal: 685 soorten)					
Prostigmata	Labidostomatides	Labidostomatoidea	Labidostomatidae	1	vdH72
	Eupodides	Bdelloidea	Bdellidae - snuitmijten	5	B45
			Cunaxidae	3	B45
		Halacaroidea	Halacaridae - zeemijten	25	B&So6
		Eupodoidea	Eupodidae	11	B45
			Penthalodidae	1	B45
			Penthaleidae - grasmijten	2	B45
			Rhagidiidae	1	B45
		Tydeoidea	Ereynetidae (incl. Speleognathidae)	2	B45
			Tydeidae	16	B45
		Eriophyoidea - galmijten		170	Vi
	Anystides				
	Anystina	Anystoidea	Anystidae	9	B45
	Parasitengonina				
	Erythraiae	Calyptostomatoidea	Calyptostomatidae	2	B45
		Erythraeoidea	Erythraeidae	20	B45
			Smarididae	1	B45
	Trombidiae	Trombidoidea	Trombidiidae - fluweelmijten	21	B45
		Trombiculoidea	Trombiculidae	5	Br
Watermijten:	Hydrachnidia	Hydryphantoidea	Hydrodromidae	3	Sm&Hoo
			Hydryphantidae	24	Sm&HWo6
		Eylaoidea	Eylidae	10	Sm&HWo6
			Limnocharidae	1	Sm&Hoo
			Piersigiidae	2	Sm&Hoo
		Hydrachnoidea	Hydrachnidae	11	Sm&HMo8
		Lebertioidea	Anisitsiellidae	3	Sm&HWo6
			Lebertiidae	14	Sm&Hoo
			Oxidae	7	Sm&Hoo
			Sperchontidae	10	Sm&Hoo
			Teutoniidae	1	Sm&Hoo
			Torrenticolidae	2	Sm&Hoo
		Hygrotratoidea	Aturidae	13	Sm&Hoo
			Feltriidae	3	Sm&Hoo
			Hygrobatidae	14	Sm&Hoo
			Limnesiidae	9	H&To9
			Pionidae	38	Sm&Hoo
			Unionicolidae	18	Sm&HMo8
			Wettinidae	1	Sm&Hoo
	Arrenuroidea	Arrenuridae		57	Sm&DWWo7
		Athienemanniidae		2	Sm&Hoo
		Mideidae		1	Sm&Hoo

(Sub)orde	(Super)cohors	Superfamilie	Familie	NL	Bron
			Mideopsidae	3	Sm&Hoo
	Eleutherengonides				
	Raphignathina	Myobioidea	Myobiidae	20	Cr
		Raphignathoidea	Caligonellidae	1	vdH72
			Camerobiidae	3	Bo91
			Cryptognathidae	1	B45
			Raphignathidae	2	B45
			Stigmaeidae	5	B45
		Tetranychidea	Tenuipalpidae - valse spintmijten	11	Vi
			Tetranychidae - spintmijten	33	Vi
		Cheyletoidea	Cheyletidae	12	B45
			Demodicidae	>10	Br
			Harpirhynchidae	3	Bo&Li
			Psorergatidae	14	Cr
	Heterostigmatina	Pyemotoidea	Pyemotidae	2	B45
		Pygmephoridea	Pygmephoridae	6	B45
			Siteroptidae	1	Si
		Scutacaridea	Scutacaridae	9	Si
		Tarsonemoidea	Tarsonemidae - loopmijten	10	Li86
orde Sarcoptiformes (totaal: 543 soorten) (incl. subcohors Astigmatina weekhuidmijten)					
Endeostigmata	Alycina	Alycoidea	Alycidae	5	Si
			Nanorchestidae	2	Si
		Alicorhagoidea	Alicorhagiidae	1	Si
Oribatida	Palaeosomatides	Palaeacaridea	Palaeacaridae	1	Sio9
		Ctenacaridea	Aphelacaridae	1	Sio9
	Enarthronotides	Hypochthonioidea	Hypochthoniidae	2	Sio9
			Eniochthoniidae	1	Sio9
		Protoplophoroidea	Cosmochthoniidae	1	Sio9
			Haplochthoniidae	1	Sio9
		Brachychthonioidea	Brachychthoniidae	34	Sio9
		Atopochthonioidea	Atopochthoniidae	1	Sio9
	Parhyposomatides	Parhypochthonioidea	Gehypochthoniidae	1	SiD10
	Mixonomatides	Phthiracaridea	Phthiracaridae	15	Sio9
		Euphthiracaridea	Euphthiracaridae	5	Sio9
		Eulohmannioidea	Eulohmanniidae	1	Sio9
		Epilohmannioidea	Epilohmanniidae	1	Sio9
	Desmonomatides				
	Nothrina	Crotonioidea	Nothridae	4	Sio9
			Camisiidae	9	Sio9
			Trhypochthoniidae	3	Sio9
			Malaconothridae	9	Sio9
			Nanhermanniidae	6	Sio9
			Hermanniidae	3	Sio9
	Brachypylyna	Hermannielloidea	Hermanniellidae	4	Sio9
			Neoliodidae	1	Sio9
			Gymnodamaeidae	1	Sio9
			Licnodamaeidae	1	Sio9
		Damaeidea	Damaeidae	16	Sio9
		Cepheidea	Cepheidae	4	Sio9
		Amerobelboidea	Amerobelbidae	1	Sio9
			Damaeolidae	1	Sio9
			Ameridae	1	Sio9
			Ctenobelbidae	1	Sio9
		Eremaeidea	Eremaeidae	2	Sio9
		Zetorchestoidea	Zetorchestidae	1	Sio9
			Microzetidae	1	Sio9
		Gustavioidea	Tenuialidae	1	Sio9
			Liacaridae	8	Sio9

(Sub)orde	(Super)cohors	Superfamilie	Familie	NL	Bron
			Astegistidae	3	Si09
			Metrioppiidae	1	Si09
			Gustaviidae	2	Si09
		Carabodoidea	Carabodidae	9	Si09
		Tectocephoidea	Tectocephidae	5	Si09
		Oppioidea	Oppiidae	24	SiD10
			Quadropiidae	7	SiD10
			Machuelidae	1	Si09
			Suctobelbidae	21	SiD10
			Autognetidae	2	Si09
			Caleremaeidae	1	Si09
			Thyrisomidae	5	Si09
		Hydrozetoidea	Hydrozetidae	4	Si09
			Limnozetidae	3	Si09
		Ameronothroidea	Ameronothridae	4	Si09
		Cymbaeremaeoidea	Cymbaeremaeidae	2	Si09
			Micreremidae	1	Si09
		Licneremaeoidea	Licneremaeidae	1	Si09
			Passalozetidae	2	Si09
			Scutoverticidae	3	Si09
		Oripodoidea	Schelorbitidae	9	Si09
			Oribatulidae	8	SiD10
			Haplozetidae	2	Si09
			Parakalummidae	1	Si09
		Ceratozetoidea	Chamobatidae	7	Si09
			Euzetidae	1	Si09
			Zetomimidae	2	Si09
			Ceratozetidae	11	Si09
			Humerobatidae	1	Si09
			Mycobatidae	8	SiD10
		Phenopeloidea	Pelopsidae	11	SiD10
		Oribatelloidea	Oribatellidae	7	Si09
		Achipterioidea	Achipteriidae	5	Si09
		Galumnoidea	Galumnidae	9	Si09
	Astigmatina	Histiostomatoidea	Histiostomatidae (= Anoetidae)	19	Si
		Canestrinioidea	Canestriniidae	3	Si
		Hemisarcoptoidea	Hyadesiidae	1	vdH72
			Carpoglyphidae	2	Si
			Winterschmidtidae	1	Si
		Acaroidea	Chortoglyphidae	1	Br
			Glycyphagidae	13	Si
			Suidasiidae	>2	Br
			Lardoglyphidae	1	Br
			Acaridae (= Tyroglyphidae e.a.)	26	Si
		Pterolichoidea	Pterolichidae	8	Si
			Ptiloxenidae	2	Si
			Falculiferidae	2	Si
			Eustathiidae	2	Si
			Kramerellidae	3	Si
			Gabuciniidae	4	Si
			Syringobiidae	5	Si
		Freyanoidea	Freyanidae	3	Si
		Analgoidea (vedermijten)	Analgidae	14	Cr
			Xolalgidae	6	Cr
			Trouessartidae	3	Cr
			Cytoditidae	1	Si
			Dermationidae	3	Si
			Pteronyssidae	3	Si

(Sub)orde	(Super)cohors	Superfamilie	Familie	NL	Bron
			Avenzoariidae	6	Si
			Proctophyllodidae	12	Cr
			Dermoglyphidae	1	Si
			Alloptidae	2	Si
			Psoroptoididae	2	Cr
			Epidermoptidae	1	Si
			Knemidokoptidae	4	Cr
			Laminosioptidae	5	Lo
		Hypoderatoidea	Hypoderatidae	3	Cr
		Psoroptoidea	Atopomelidae	1	Cr
			Listrophoridae	8	Cr
			Chirodiscidae	1	Br
			Myocoptidae	12	Cr
			Gastronyssidae	1	Br
			Psoroptidae	6	Cr
			Sarcoptidae	7	Cr
		Pyroglyphoidea	Pyroglyphidae	8	Br
totaal Nederlandse mijten:				1557	

Animalia ► Arthropoda (fylum) ► Arachnida (klasse) ► Acari (subklasse) ► Prostigmata (orde) ► **Phytoseiidae (familie)**

PHYTOSEIIDAE

G. (BERT) VIERBERGEN

NEDERLAND 45 gevestigd (waarvan 2 exoten), nog 90 verwacht
WERELD ca. 2250 beschreven

Vertegenwoordigers van de familie Phytoseiidae zijn zeer algemeen te vinden in de vegetatie. Ze kunnen snel rennen en de meeste soorten zijn lichtbruin van kleur en 0,3-0,4 mm lang. Ze onderscheiden zich van andere mijten door het bezit van een paar cheliceren met ieder een tangvormig uiteinde, een ongedeelde rugschild, minder dan 23 paren rugharen en de ademhalingsopeningen tussen de aanhechtingsplaats van het derde en vierde pootpaar. Bovendien hebben de vrouwelijke dieren een vrij, drie- of vijfhoekig anaalschild aan de buikzijde. Alle bekende soorten zijn ter-restrisch.

Cyclus

Alle stadia – ei, larf, protonimf, deutonomf, adult – van een soort zijn te vinden op hetzelfde substraat, meestal delen van planten. Dit kan laag bij de grond (ook tussen mossen) tot hoog in bomen zijn. Geslachtelijke voortplanting vindt algemeen plaats binnen de Phytoseiidae, maar van een klein aantal soorten is parthenogenese bekend. In een populatie zijn door het seizoen vrouwelijke dieren altijd in de meerderheid. Naar verwachting voltooien de meeste soorten twee of drie generaties per jaar. Vermoedelijk overwinteren alle soorten als volwassen dier.

Ecologie

De belangrijkste prooidieren van Phytoseiidae zijn andere mijten (met name prostigmaten mijten, zoals spintmijten), maar ook kleine insecten (bijvoorbeeld tripsen) dienen tot voedsel. Veel soorten kunnen zich zonder prooi gedurende langere of kortere tijd in leven houden met stuifmeelpollen, door planten afgescheiden sappen etc. Sommige soorten

leven in symbiose met planten, zoals *Euseius finlandicus*, die door de plant gevoed wordt met afgescheiden sappen en dus permanent aanwezig is om de eerste belagers van een plant te lijf te gaan. Phytoseiidae vervullen dus een belangrijke rol in het onderdrukken van populaties van kleine plantbelagende geleedpotigen. Veel soorten zijn goed te kweken en worden massaal uitgezet als biologische bestrijder van met name spintmijten, andere mijten en tripsen (GERSON ET AL. 2003). Hierdoor is deze mijtenfamilie goed bekend geworden (LINDQUIST ET AL. 2009). Vroeger vond deze biologische bestrijding vooral plaats in kassen, maar de laatste jaren ook in de open lucht.

Diversiteit

In totaal zijn er 2250 soorten bekend, maar er worden continu nieuwe soorten beschreven (MORAES ET AL. 2004). In Nederland zijn er 45 gevestigde soorten, waarvan twee exoten. Daarnaast zijn er nog 13 niet-gevestigde exoten die geregeld worden aangetroffen en worden nog ongeveer 90 soorten verwacht (KARG 1993, VIERBERGEN & LOOMANS 2009, G. Vierbergen pers. obs.).

Voorkomen

De duinen en de hogere zandgronden zijn het rijkst aan soorten, hier zijn locaties met 13 soorten te vinden (VIERBERGEN ET AL. 2009). Sinds 1980 zijn 26 soorten nieuw voor Nederland gemeld (=58%), een deel hiervan betreft soorten die in de plantenteelt werden ingezet voor plaagonderdrukking.

Determinatie

MIEDEMA 1987, KARG 1993.

Animalia ▶ Arthropoda (fylum) ▶ Arachnida (klasse) ▶ Acari (subklasse) ▶ Hydrachnidia

HYDRACHNIDIA - WATERMIJTEN

HARRY SMIT

Een soortenrijk supercohors bestaande uit 23 mijtenfamilies. Watermijten zijn 0,3-8 mm groot en het lichaam is vaak opvallend gekleurd. Van andere mijten onderscheiden ze zich door het bezit van klieren (glandularia), de rond het lichaam gerangschikte poten (of beperkt tot het voorste deel van het lichaam) en een palp met vijf segmenten (hoewel op de laatste twee kenmerken enkele uitzonderingen zijn). Alle soorten zijn aquatisch of leven in semiaquatische biotopen, zoals trilvenen en verlandingsvegetaties (SMIT & VAN DER HAMMEN 1996). Twee genera zijn bekend uit zee, maar deze leven hoofdzakelijk in de (sub)tropen en zijn niet uit Nederland bekend.

Cyclis

Watermijten maken een ingewikkelde levenscyclus door die uniek is binnen de mijten. Alle soorten planten zich geslachtelijk voort. Er zijn drie actieve stadia – de larve, de nimf en het volwassen dier – en een aantal ruststadia te onderscheiden. De larven van veel soorten zijn parasitair op volwassen waterinsecten, hoewel er enkele gevallen van parasitisme op onvolwassen insecten zijn gemeld. Sommige soorten slaan het parasitaire stadium over; uit het ei komt dan direct een nimf. De gehele levenscyclus duurt in het algemeen één jaar of minder, maar beslaat bij enkele soorten twee tot drie jaren.

Ecologie

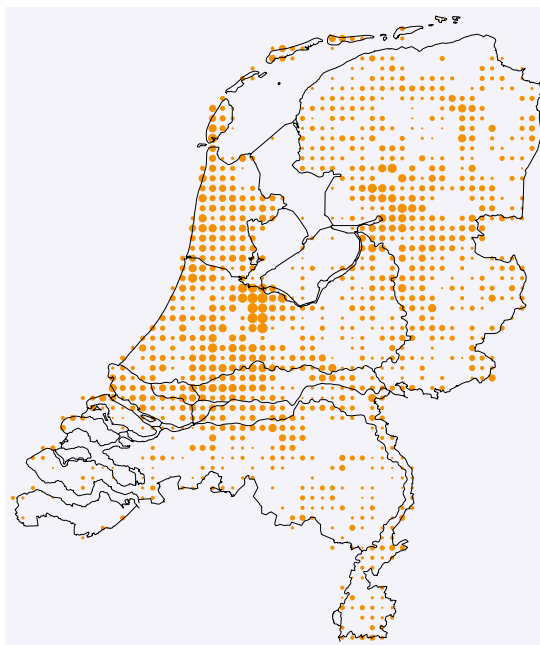
De larven zijn parasitair op insecten; ze steken hun cheliceren in het lichaam en voeden zich met lichaamsvocht. De larve vormt daartoe een buisvormige structuur die vertakt kan zijn (stylostoom). De gastheren zijn met name (larven van) vedermuggen, waterwantsen, waterkevers en libellen. Naar schatting heeft 90% van de parasiet-gastheerrelaties bij watermijten betrekking op Diptera, en met name op dansmuggen (Chironomidae) (MARTIN & GERECKE 2009). Deze parasitaire relatie helpt de mijten ook om zich te verspreiden, omdat ze soms aan vliegende insecten vastzitten. Mijten uit het genus *Unionicola* gebruiken zoetwatermossels en zoetwatersponzen voor (een deel van) hun levenscyclus. Uit het buitenland is ook parasitisme op kikkers en salamanders beschreven. Deutonimfen en adulten zijn vraatzuchtige predatoren die zich vooral voeden met insecteneieren, insectenlarven en microcrustaceën. Water-

NEDERLAND 247 gevestigd, nog ca. 15 verwacht
WERELD 6000 beschreven

mijten kunnen zeer nuttig zijn als indicatoren van de waterkwaliteit.

Diversiteit

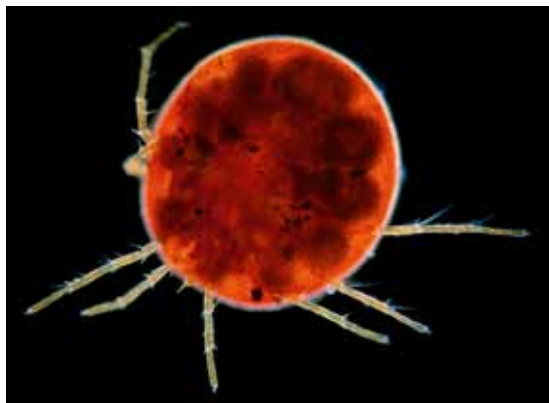
Er zijn wereldwijd ongeveer 6000 soorten beschreven, maar er worden 10.000 soorten verwacht (DI SABATINO ET AL. 2008). In Nederland zijn 247 gevestigde soorten gemeld (SMIT & VAN DER HAMMEN 2000 en enkele losse publicaties) en worden nog zo'n 15 soorten verwacht (H. Smit pers. obs.). *Arrenurus duursemai*, *Arrenurus clavatus*, *Aturus oudemansi* en *Albia davidsi* zijn alleen uit Nederland bekend. Daarnaast zijn *Limnesia undulatoïdes*, *Aturus scaber rotundus*, *Hydrodroma pilosa*, *Hygrobatas setosus* en *Chelomideopsis annemiae* aan de hand van Nederlands materiaal beschreven.



◀ Aantal waargenomen soorten watermijten per 5x5 km tot en met 1998. Kwadratisch geschaald; grootste stip: 77-98 soorten.
Bron: EIS-werkgroep watermijten, Smit & van der Hammen (2000).

Voorkomen

De wateren in het Hollands-Utrechtse plassengebied en in Noordwest-Overijssel zijn het rijkst aan soorten. Hier zijn enkele 5x5km-hokken waar tussen de 79 en 98 soorten zijn waargenomen (SMIT & VAN DER HAMMEN 2000). De dichtheden aan



◀◀ *Hydromra despiciens*

◀ *Unionicola crassipes*

Hygrobat-soorten kunnen oplopen tot 1000 individuen per m² (TEN WINKEL 1985, TEN WINKEL ET AL. 1989). Door vermesting, verdroging en kanalisatie van beken zijn er waarschijnlijk 24 soorten en één ondersoort verdwenen uit Nederland. Door waterkwaliteitsverbetering en door een toename in inventarisatie-inspanning konden sinds 1980 50 soorten en

twee ondersoorten aan de Nederlandse lijst worden toegevoegd (bijvoorbeeld VAN DER HAMMEN & SMIT 1996, SMIT & VAN DER HAMMEN 2000, SMIT ET AL. 2006, 2007, 2008).

Determinatie

BESSELING 1964, DAVIDS ET AL. 2006, DI SABATINO ET AL. 2010.

Animalia ► Arthropoda (fyllum) ► Arachnida (klasse) ► Acari (subklasse) ► Oribatida (orde)

ORIBATIDA - MOSMIJTEN

HENK SIEPEL

NEDERLAND 327 gevestigd

WERELD 9000 beschreven (met uitzondering van cohort Astigmatina)

Mijten van circa 140 µm tot 1800 µm. De mosmijten werden vroeger als aparte orde onderscheiden, maar zijn nu als suborde opgenomen in de Sarcoptiformes. In de andere suborde Endeostigmata vinden we enkele basale families. Bovendien zijn de Astigmatina tegenwoordig in de Oribatida opgenomen als cohort, waardoor de 'Oribatida' parafyletisch zijn geworden. De mosmijten vormen met maar liefst 106 families de hoofdmoot binnen de Sarcoptiformes. Mosmijten zijn in hoofdzaak te vinden in de bodem, maar ook in zoet water en aan de kust komen enkele soorten voor. Een aantal soorten uit de bodem klimt ook hoger de vegetatie in, waarbij enkele soorten een volledig boom-bewonende levenswijze kennen.

Cyclus

Mosmijten hebben de meest complete reeks levensstadia van alle mijten: larve, protonimf, deutonymf, tritonymf en adult. De larven hebben zes poten, alle volgende stadia acht. Doorgaans zijn de juveniele stadia vrijlevend, maar binnen de superfamilies Phthiracaroida, Carabodoidea en de familie Hermanniidae leven de onvolwassen stadia in het plantenmateriaal. Dit kan zijn in naalden van coniferen, in bladstelen of hoofdnerf van loofboombladeren of in twijgjes, katjes of andere houtige onderdelen, zoals Hermanniidae in de lenticellen (WALLWORK 1976). Van veel soorten zijn deze onvolwassen stadia nog niet beschreven. De levenscyclus van de meeste mosmijten is ongeveer één jaar, sommige soorten hebben twee of zelfs drie generaties per jaar (Oppiidae en Suctobelbidae), maar vooral naar het noorden van Europa doen soorten tot meerdere jaren over één generatie. Een snellere ontwikkeling zien we bij de Astigmatina, die een cyclus binnen enkele weken kunnen volbrengen. Een echte diapauze komt bij mosmijten niet voor; als het koud wordt verlopen de fysiologische processen trager of stoppen zelfs geheel beneden een bepaalde drempelwaarde. Er zijn soorten die nog actief kunnen zijn bij zeer lage temperaturen (rond het vriespunt) en in rust kunnen ze nog veel lagere temperaturen overleven door de aanmaak van een soort antivries en het uitbannen van vrij water uit hun lichaam (SOMME 1981). Geslachtelijke voortplanting is de regel, echter bij een groot aantal families komen ongeslachtelijke vormen voor, altijd in de vorm van thelytokie (ongeslachtelijke voortplanting met alleen vrouwtjes). Deze thelytokie kan automictisch zijn: er vindt wel een meiotische deling plaats, maar de gameten versmelten daarna weer, zoals we kennen binnen onder andere het cohort Nothrina (met uitzondering van Crotoniidae en Hermanniidae) (TABERLY 1987, 1988). In deze gevallen

komen soms atavistische mannetjes voor, die dus geen rol spelen bij de voortplanting. Mogelijk wordt deze vorm van thelytokie veroorzaakt door een besmetting met bacteriën uit het genus *Wolbachia*. Daarnaast komt ook apomictische thelytokie voor met alleen mitotische delingen, zoals in de families Oppiidae, Suctobelbidae en Tectocephidae. In deze gevallen kan polyploidie (het hebben van meer dan twee sets chromosomen) voorkomen. Mogelijk zijn binnen deze families verwante soorten triploïde of tetraploïde vormen van de diploïde basissoort. Ecologisch is het verschil tussen beide vormen van thelytokie gelegen in de mate van variatie die kan ontstaan bij de voortplanting: bij automictische thelytokie is dat nog aanzienlijk, maar bij apomictische thelytokie nauwelijks (SIEPEL 1994). De dispersie van mosmijten is beperkt. Slechts enkele soorten zijn foretisch (meeliftend met andere dieren), waarmee grotere afstanden worden overbrugd. Voorbeelden hiervan zijn soorten van de genera *Mesoplophora* en *Siculobata*, die in bomen leven. Alle overige soorten kunnen alleen passief worden verspreid door stromend water of grondtransport. Dispersie door de lucht is alleen voorbehouden aan soorten die én droogtetolerant én licht zijn. Kolonisatie van nieuwe of verstoorde plekken is dan ook problematisch (SIEPEL 1996A).

Ecologie

Siepel & De Ruiter-Dijkman (1993) hebben op basis van de activiteit van enzymen in het maagdkanaal van mijten een classificatie gemaakt van diverse voedingsgildes. Herbivorie (inclusief strooisel) en fungivorie komen het meest voor, soms ook gecombineerd. Bij de fungivoren kan onderscheid worden gemaakt tussen soorten die met puntige cheliceren schimmeldraden aanprikken en leegzuigen (of met stompe cheliceren kapotkauwen) en leven van de schimmelcelinhoud; deze soorten kunnen geen celwanden van schimmels verteren. Soorten die dat wel kunnen zijn ook in staat te overleven op dood schimmelmateriaal. De laatste categorie is overigens het meest gevoelig voor verontreiniging met zware metalen (schimmels zetten die af in de celwand) en leggen dus letterlijk het loodje (SIEPEL 1995), terwijl juist deze groep de belangrijkste stimulering vormt voor de afbraak van organisch materiaal (SIEPEL & MAASKAMP 1994). Het verdwijnen van juist deze gildes uit de bodem door intensief landbouwkundig gebruik leidt tot grote problemen bij natuurontwikkeling op verlaten landbouwgronden en ophoping van organische stof (SIEPEL 1993, 1996B). Boombewonende soorten (zie onder andere NOORDIJK & BERG 2001) leven vaak van algen en/of korstmossen, zoals *Dometorina plantivaga* (TRAVÉ

1963). *Humerobates rostromellatus* heeft een seizoensgebonden verticale migratie in de bomen: in het voorjaar omhoog en in het najaar weer naar de stam en basis (MURPHY & BALLA 1973). *Liebstadia humerata* en *Schelorbates latipes* kunnen mogelijk kastanjekanker (*Cryphonectria parasitica*) overbrengen (NANELLI ET AL. 1998). De schorsbewonende fauna is in Nederland nog weinig onderzocht en met name in rijke epifytengroei zijn nieuwe soorten voor Nederland te verwachten. Enkele mosmijten die in (veen)water leven, zoals *Limnozetes*- en *Hydrozetes*-soorten, voeden zich met onder andere blauwwieren (SIEPEL & DE RUITER-DIJKMAN 1993). Soorten uit de familie Schelorbatiidae zijn bekende tussengastheren van lintwormen en hebben een slechte reputatie in de diergeneskunde; van *Schelorbates laevigatus* is bekend dat deze tussengastheer is van maar liefst acht verschillende lintwormsoorten (ALLRED 1954). Bij onder andere *Liebstadia similis* komt de konijnenlintworm *Cittotaenia ctenoides* voor. Zie DENEGRİ (1993) voor een compleet overzicht van mosmijten die als tussengastheer optreden voor lintwormen.

Diversiteit

In de wereld zijn ongeveer 9000 soorten beschreven (SUBIAS 2004). In Nederland zijn inmiddels 327 soorten vastgesteld (SIEPEL ET AL. 2009, SIEPEL & DIMMERS 2010). Er zijn met intensievere bemonsteringschema's nog wel enkele tientallen nieuwe soorten voor de fauna te verwachten. 25 soorten zijn be-

schreven aan de hand van Nederlandse typen: *Eobrachyethonius mooseri*, *E. oudemansi*, *Malacothonus gracilis*, *M. processus*, *M. punctulatus*, *Trimalacothonus grandis*, *Metabelba lanceolata*, *Dissorhina ornata*, *Moritzoppia neerlandica*, *Oppiella nova*, *Rhinoppia subpectinata*, *Suctobelba granulata*, *Suctobelbella subtrigona*, *Banksinoma oudemansi*, *Panthelozetes paolii*, *Ameronothrus schneideri*, *Scutovertex pilosetosus*, *Eupelops oudemansi*, *Parachipteria willmanni*, *Allogalumna neerlandica*, *Galumna lanceata*, *Chamobates schützi*, *C. subglobulus*, *Zygoribatula cognata* en *Zygoribatula frisiae*.

Voorkomen

De grootste diversiteit aan soorten is te vinden in de oudere bodems op zand en silt (de hogere zandgronden en Zuid-Limburg), daarnaast is de rijkdom in veengronden typisch voor Nederland. Het overgrote deel van de mosmijten leeft in de bodem en dan nog in de bovenste paar centimeters. Dichtheden kunnen daar oplopen tot vele tienduizenden per m² en ook de diversiteit kan groot zijn: tot 50 soorten per monster van 100 cc kan voorkomen. Het is onwaarschijnlijk dat in Nederland mosmijten zijn uitgestorven, hoewel intensief landbouwkundig gebruik desastreus is voor de bodemfauna (SIEPEL 1996B).

Determinatie

BALOGH 1972, BALOGH & MAHUNKA 1983, WEIGMANN 2006.

Animalia ► Arthropoda (fyllum) ► Arachnida (klasse) ► Araneae (orde)

ARANEAE - SPINNEN

PETER J. VAN HELSDINGEN

NEDERLAND 640 gevestigd (waarvan 7 exoten)

WERELD 41.253 beschreven

Spinachtigen met meestal acht (soms zes) ogen op het kopborststuk en spintepels aan het achterlijf, dat via een dunne steel met het kopborststuk is verbonden. Het eerste paar monddelen is omgevormd tot gifkaken (cheliceren). Het tweede paar monddelen, de kaken (maxillae) met als ahangsel de pedipalpen, doet bij het mannetje dienst als spermaoverdrachtorgaan. Spinnen worden in twee subordes onderverdeeld. De suborde Mygalomorphae (vogelspinnen), die grotendeels beperkt is tot de tropen en subtropen, komt met twee soorten mijnsplinnen *Atypus* in Nederland voor. De andere suborde Araneomorphae ('echte' spinnen) omvat twee morfologisch onderscheidbare groepen die echter geen fylogenetische betekenis hebben, maar eerder een biologische: de cribellate spinnen (kaardespinnen) maken webben met uitgekamde, wollige textuur, terwijl de acribellate spinnen kleefdraden kunnen vervaardigen. Vrijwel alle soorten zijn terrestrisch, maar er is één soort die in zoet water leeft en enkele die op of onder het wateroppervlak jagen.

Cyclus

Het mannetje brengt uitwendig de spermatozoa van het achterlichaam naar de palporganen over. Deze palpen gebruikt hij voor de bevruchting van het vrouwtje die een geslachtsopening heeft aan de onderkant van het achterlichaam. Het komt voor dat de mannetjes de geslachtsopening van de vrouwtjes na de paring afsluiten door een hard wordende uitscheiding of met een deel van de palp. Eitjes

worden afgezet in een eicoon van spinsel. Vaak vertonen de vrouwtjes broedzorg en blijven ze bij de eieren tot die uitgekomen zijn, soms dragen ze de eieren en zeer jonge spinnetjes aan hun achterlijf of voeden ze de jonge spinnetjes. De spinnetjes worden in ongeveer 6-10 vervellingen volwassen. Veel soorten in Nederland worden één jaar, maar enkele soorten hebben een twee- of driejarige cyclus.

Ecologie

Alle spinnen zijn predatoren. Sommige soorten eten andere spinnen (araneofagie) en ook treedt soms kannibalisme op, bijvoorbeeld onder jonge spinnen. Er zijn spinnen die actief opzoek gaan naar prooi en op de tast of op het zicht hun prooi vangen, en spinnen die een web maken en afwachten welke prooien gevangen worden. Er bestaan vele uiteenlopende vormen van webben. Het wielweb is de meest bekende, maar horizontale matwebben en trechterwebben komen ook algemeen voor. De webvorm is meestal kenmerkend voor een familie. Spinnen zijn niet schadelijk voor mensen, maar (de webben) worden soms wel als hinderlijk ervaren. Eén soort kan met de kaken wel door de menselijke huid heen komen: de kerkzesoog *Segestria florentina*. De waterspin *Argyroneta aquatica* jaagt onder water en maakt daar ook een web waar zuurstof wordt opgeslagen en de prooien worden opgegeten. Spinnen zijn nuttig omdat ze door hun variatie in jachttechnieken en hun talrijke voorkomen een regulerende functie hebben op de populatiegroottes van allerlei invertebraten. Dit geldt niet alleen in



Bodemjachtspinnen - Gnaphosidae



Kraamwebspinnen - Pisauridae



Lijmspuiters - Scytotidae



Zakspinnen - Clubionidae



Trechterspinnen - Agelenidae



Krabspinnen - Thomisidae



Trilspinnen - Pholcidae



Strekspinnen - Tetragnathidae



Mijnspinnen - Atypidae



Nachtkardespinnen - Amaurobiidae



Renspinnen - Philodromidae



Zesoogspinnen - Segestriidae



Lynxspinnen - Oxyopidae



Hangmatspinnen - Linyphiidae



Hangmatspinnen - Linyphiidae



Springspinnen - Salticidae



Kogelspinnen - Theridiidae



Spinneneters - Mimetidae



Wolfspinnen - Lycosidae



Wielwebspinnen - Araneidae



Vuurspinnen - Eresidae

natuurlijke situaties, maar bijvoorbeeld ook voor akkerhabitats waar ze een belangrijke rol kunnen spelen in plaagonderdrukking (NOORDIJK & VAN HELSDINGEN 2007).

Diversiteit

Er zijn in totaal 41.253 spinnensoorten beschreven (PLATNICK 2009), maar het verwachte aantal soorten bedraagt 170.000 (CODDINGTON & LEVI 1991). In Nederland zijn er 640 gevestigde en 14 niet-gevestigde soorten bekend (VAN HELSDINGEN 2009). Onder de gevestigde soorten bevinden zich zeven exoten, die zich hier na aanvoer met goederen hebben kunnen handhaven; vier in gebouwen en drie buiten. Omdat er relatief weinig onderzoek naar spinnen wordt uitgevoerd, zijn er zeker nog extra soorten te verwachten.

Voorkomen

Spinnen komen in alle terrestrische milieus voor. Doordat veel soorten zich door een spinseldraad door de lucht kunnen laten verplaatsen ('ballooning'), kunnen jonge spinnen van grotere soorten en kleine volwassen hangmatspinnen (Linyphiidae) overal terecht komen. Met name het laag-

veengebied, de hogere zandgronden en het Zuid-Limburgse heuvellandschap zijn rijk aan spinnensoorten. Aantallen individuen zijn vanzelfsprekend sterk afhankelijk van de aard van het terrein en het jaargetijde. Nyffeler bracht eerdere onwaarschijnlijk hoge schattingen van dichtheden terug tot een meer waarschijnlijk getal van 20.000 individuen per 100 m² (NYFFELLER 1982). Door het relatief lage aantal waarnemingen aan spinnen is het moeilijk om te bepalen of soorten uit Nederland verdwenen zijn. Er zijn wel maar liefst 103 soorten nieuw voor Nederland gemeld na 1980. Het merendeel is ontdekt doordat er meer inventarisaties zijn gehouden, omdat er andere vangmethoden zijn gebruikt en omdat door taxonomisch onderzoek meer soorten worden onderscheiden. Daarnaast zijn er enkele soorten die door import van goederen in Nederland terecht zijn gekomen en zijn er verscheidene zuidelijke soorten die door de opwarming van het klimaat ons land hebben bereikt, zoals de welbekende wespenspin *Argiope bruennichi*.

Determinatie

ROBERTS 1985-1987, 1998, NENTWIG ET AL. 2003.

Animalia ► Arthropoda (fylum) ► Arachnida (klasse) ► Opiliones (orde)

OPILIONES - HOOIWAGENS

HAY WIJNHOVEN

NEDERLAND 30 gevestigd (waarvan 2 exoten), nog 1 verwacht
WERELD ca. 6000 beschreven

Spinachtigen met twee ogen op een oogheuvel. Het kopborststuk en achterlijf vormen één geheel. De aan het kopborststuk bevestigde extremiteiten zijn een paar kaken, een paar pootachtige palpen en vier paar looppoten, waarvan het tweede paar, dat als tastorgaan fungeert, het langst is. Alle soorten zijn terrestrisch, waarbij een deel strikt bodembewoner is en een ander deel in struiken, bomen en in de kruidlaag leeft.

Cyclus

Hooiwagens planten zich voornamelijk geslachtelijk voort. Ze hebben inwendige geslachtsorganen en de spermatooverdracht vindt plaats met behulp van een penis. Door middel van een legbuis zetten de vrouwtjes eieren af in de grond, in mos of in schors- of muurspletten. Na het uitkomen ondergaan de jonge dieren over het algemeen zeven nimfstadia alvorens ze volwassen zijn. Van enkele

soorten komen naast geslachtelijk ook ongeslachtelijk voorplantende populaties voor. Deze ongeslachtelijke populaties bestaan dan uit alleen vrouwtjes. De gehele levenscyclus wordt over het algemeen in 12 maanden voltooid. Sommige soorten kunnen tot ongeveer twee jaar oud worden.

Ecologie

Hooiwagens zijn predatoren van ongewervelde dieren. Daarnaast eten veel soorten aas, uitwerpselen en plantaardig materiaal. Soorten uit de genera *Trogulus*, *Ischyropsalis* en *Anelasmoccephalus* zijn gespecialiseerd in het eten van huisjesslakken.

Diversiteit

Er zijn circa 6000 hooiwagensoorten beschreven, terwijl er in totaal 10.000 soorten worden verwacht (PINTO-DA-ROCHA ET AL. 2007). In Nederland zijn 30 gevestigde soorten vastgesteld,



Paranemastoma quadripunctatum



Phalangium opilio



waaronder twee exoten. Hiernaast valt nog één soort te verwachten: *Trogulus closanicus* (WIJNHOVEN 2009).

Voorkomen

Het Zuid-Limburgse heuvelland en het rivierengebied zijn het rijkst aan hooiwagensoorten. De meeste soorten zijn vochtminnend en dit geldt in het bijzonder voor de juveniele stadia. De hoogste dichtheden en grootste diversiteit worden bereikt op plekken met een gevarieerde (verticale) structuur. Het kilometerhok waar de meeste soorten zijn waargenomen ligt op de Nijmeegse stuwwal bij Ubbergen (GE), met 15 soorten. Sinds 1980 konden negen soorten als nieuw voor Nederland worden gemeld. Twee soorten, *Nemastoma bimaculatum* en *Trogulus nepaeformis*, zijn geen echte nieuwkomers, maar konden door een toe-

name in kennis over de taxonomie van hooiwagens aan de lijst worden toegevoegd. Vijf soorten konden door klimaatveranderingen ons land bereiken: *Opilio canestrinii*, *Platybunus pinetorum*, *Dicranopalpus ramosus*, *Astrobus laevipes* en *Nelima sempronii*. Twee soorten zijn door de mens in Nederland geïntroduceerd: een nog onbekende *Leiobunum*-soort en *Nelima doriae* (WIJNHOVEN 2009, WIJNHOVEN ET AL. 2007). Er lijkt zeer recent één hooiwagensoort te zijn verdwenen: *Opilio parietinus* is in 2006 voor het laatst gezien en is waarschijnlijk door concurrentie met de recent ingeburgerde hooiwagen *Opilio canestrinii* uit Nederland verdwenen.

Determinatie

SPOEK 1975, MARTENS 1978, WIJNHOVEN 2009.

Animalia ► Arthropoda (fylum) ► Arachnida (klasse) ► Pseudoscorpiones (orde)

PSEUDOSCORPIOENES - PSEUDOSCHORPIOENEN

JEROEN N.A. HOFFER

NEDERLAND 23 gevestigd

WERELD ca. 3300 beschreven

Spinachtigen met vier, twee of geen ogen. Het kopborststuk en achterlijf zijn breed en met elkaar verbonden. Het eerste paar monddelen is klein en voorzien van een spinorgaan, het tweede paar is groot en voorzien van scharen, net als bij schorpioenen. Alle soorten zijn terrestrisch.

Cyclus

Mannetjes zetten spermatoforen af en de vrouwtjes lopen daar 'per ongeluk' tegenaan, of ze worden door mannetjes actief over het spermatofoor geleid na een paringsritueel (WEYGOLD 1969). Embryo's ontwikkelen in een broedzak die de vrouwtjes bij zich dragen. Veel soorten maken ook een zijden broedkamer, waarin het vrouwtje verblijft. Bij *Neobisium muscorum* kunnen twee vrouwtjes samenwerken om een broedkamer te construeren waarin ze ook beiden plaats-

nemen, een vorm van coöperatief gedrag (WEYGOLD 1969). Pseudoschorpioenen ontwikkelen van ei tot adult via drie juveniele stadia. De levensduur is voor de meeste soorten onbekend, maar enkele soorten kunnen, in kweek, een aantal jaren (2-4) oud worden.

Ecologie

Pseudoschorpioenen prederen op een verscheidenheid aan kleine insecten en spinachtigen in hun habitat, inclusief soortgenoten. De scharen zijn voorzien van gifklieren, waarvan het gif in prooien wordt ingespoten. Ze zijn in staat om prooien te vangen van een aantal maal hun eigen lichaamsgrootte. Een aantal soorten kan worden gevonden in associatie met vertebraten, bijvoorbeeld in nestkasten voor vogels of molshopen, waar ze op aanwezige ongewervelden prederen (onder andere parasieten). Ze kunnen dus gezien worden als mutualist of commensaal. Pseudoschorpioenen zijn tevens foretisch op insecten, wat wil zeggen dat ze zich vastgrijpen aan dieren met een grotere mobiliteit en zich zo laten meevoeren naar andere plekken. Hoewel de meeste soorten solitair leven worden sommige soorten, waaronder *Lasiochernes pilosus*, altijd in groepen gevonden.

Diversiteit

Er zijn wereldwijd ongeveer 3300 pseudoschorpioensoorten bekend (CHAPMAN 2009). In Nederland zijn 23 soorten gemeld (BEIER 1963, LEGG & JONES 1988, VAN DEN TOOREN 2005).

Tabel

Pseudoschorpioenen die sinds 1980 nieuw voor Nederland zijn gemeld (VAN DEN TOOREN 2005).

Chthonius orthodactylus
Chthonius dacnodes
Chthonius kewi
Neobisium carpenteri
Roncus lubricus
Chernes cimicoides

► *Chernes bahni*



► *Neobisium*



Voorkomen

Over de verspreiding van soorten in Nederland is weinig bekend, en dichtheden kunnen sterk fluctueren per jaar. Over het algemeen worden pseudoscorpionen gevonden in de strooisellaag of onder boombast waar ze beschermd zijn tegen uitdroging. *Chthonius tetrachelatus* weerstaat uitdroging beter en wordt gevonden in helmgras *Ammophila arenaria* op de eerste duinenrij. Eén soort, de boekenpseudoscorpionen *Chelifer cancroides*, wordt bin-

nenshuis aangetroffen. Drie soorten zijn na 1970 niet meer waargenomen in Nederland en zijn mogelijk verdwenen: *Neobisium simoni simoni*, *Lasiochernes pilosus* en *Allochernes powelli*. Daarentegen zijn er vijf nieuwe soorten sinds 1980 voor het eerst waargenomen (zie tabel; VAN DEN TOOREN 2005).

Determinatie

VAN DEN TOOREN 2005.

Animalia ▶ Arthropoda (fylum) ▶ Myriapoda (subfylum)

MYRIAPODA - VEELPOTIGEN

MATTY P. BERG

NEDERLAND 94 gevestigd (waarvan 9 exoten)
WERELD ca. 16.140 beschreven

Landbewonende geleedpotigen met een langwerpig lichaam, verdeeld in een kop en een lijf met veel gelijke segmenten, met elk één of twee paar poten. Ademhaling met behulp van een tracheeënstelsel, een convergentie met de Hexapoda. Tot de Myriapoda behoren de duizendpo-

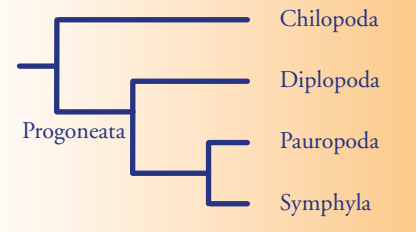
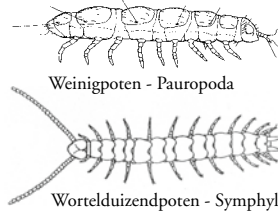
ten (Chilopoda), miljoenpoten (Diplopoda), weinigpoten (Pauropoda) en wortelduizendpoten (Symphyla), die hierna apart behandeld worden. De laatste drie worden wel samengevat als de Progoneata, omdat de geslachtstopping vooraan in het lichaam is geplaatst.



Duizendpoten - Chilopoda



Miljoenpoten - Diplopoda



Animalia ▶ Arthropoda (fylum) ▶ Myriapoda (subfylum) ▶ Chilopoda (klasse)

CHILOPODA - DUIZENDPOTEN

MATTY P. BERG

NEDERLAND 37 gevestigd (waarvan 3 exoten), nog 2 verwacht
WERELD 3149 beschreven

Doorgaans afgeplatte duizendpootachtigen (5-50 mm) met minstens 15 paar poten en één paar poten per lichaamsseg-

ment. Het eerste pootpaar (de maxillipede) is omgevormd tot gifklauwen waarmee de prooi wordt verdoofd of gedood.



◀◀
Bruine aardkruiper
Geophilus carpophagus



◀
Gewone steenloper
Lithobius forficatus

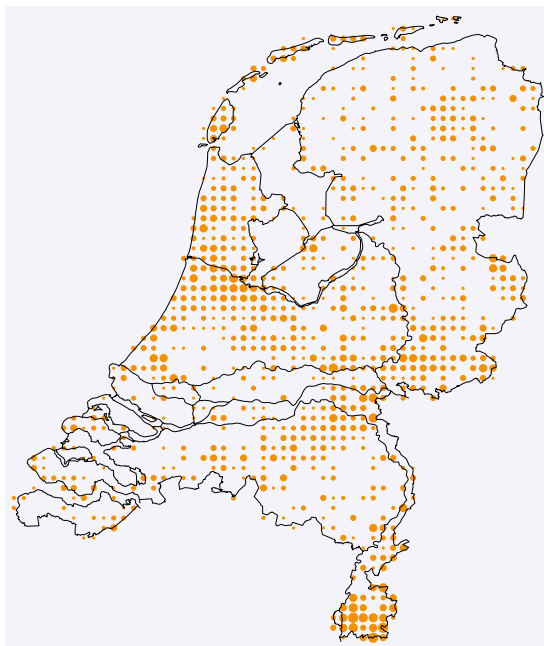


◀◀
Spinduidenzpoot
Scutigera coleoptrata



◀
Tuinbladkruiper
Cryptops hortensis

▶ Aantal waargenomen soorten duizendpoten per 5×5 km tot en met 2009. Kwadratisch geschaald; grootste stip: 19-22 soorten. Bij inventarisaties heeft vooral Noord-Holland veel aandacht gekregen waardoor het verspreidingsbeeld vertekend is. Bron: EIS-werkgroep bodemfauna.



Het laatste pootpaar is meestal verlengd en heeft dezelfde functie als de antennen. Duizendpoten hebben altijd een oneven aantal paar poten. De ogen bestaan in het algemeen uit een groepje ocelli, alleen *Scutigera* heeft een samengesteld oog en sommige soorten zijn blind. Alle soorten zijn terrestrisch.

Cyclus

De meeste soorten planten zich geslachtelijk voort. De spermaoverdracht is extern; de mannetjes zetten spermatoforen af (webje met een spermapakketje), die door de vrouwtjes worden opgenomen. Bij de meeste soorten wordt het vinden van de spermatofoor overgelaten aan het vrouwtje. Bij enkele soorten probeert het mannetje via een aantal gedragingen het vrouwtje de spermatofoor op te laten nemen. Een aantal soorten is echter parthenogenetisch, waarbij de vrouwtjes onbevuchte eieren afzetten waaruit alleen dochters voortkomen. Eieren worden in hoopjes (van 10-50) afgezet in de bodem. De ontwikkeling duurt één tot enkele maanden. In een groot aantal families komt broedzorg voor, waarbij de vrouwtjes de eieren afzet in een soort nest in de bodem of in hout en het lichaam

rond de eieren krult. De vrouwtjes bewaken de eieren en houden ze schoon van schimmels. Bij verstoring worden de eieren aan hun lot overgelaten en meestal beschimmelen ze dan. Na vijf tot tien vervellingen, afhankelijk van de subgroep binnen zo'n 1,5-3 jaar, zijn de dieren volwassen. De dieren worden vier tot zes jaar oud.

Ecologie

Duizendpoten zijn nachtactief. De soorten die in de bodem leven komen vooral voor in wormgangen en oude wortelgangen. Alle soorten zijn polyfage predatoren en niet gespecialiseerd in een bepaald prooitype (LEWIS 1981), zolang de prooi maar voldoet aan een bepaalde grootte en zacht van structuur is. De prooien worden gevonden met behulp van de antennen. Soorten die in de bodem leven eten vooral potwormen, regenwormen en insectenlarven. Ze eten ook spinnen en worden zelf ook door spinnen gegeten. Kannibalisme komt voor. Nederlandse soorten zijn niet giftig voor de mens. Vermoedelijk zijn sommige kassoorten belangrijk voor het onderdrukken van plagen.

Diversiteit

Er zijn wereldwijd 3149 soorten beschreven (CHILOBASE 2010), terwijl er zo'n 5000 worden verwacht (CHAPMAN 2009). In Nederland kennen we 37 gevestigde soorten, waarvan drie exoten (BERG 1999). De Nederlandse duizendpoten zijn relatief goed onderzocht; toch wordt van nog twee soorten verwacht dat ze in ons land voorkomen.

Voorkomen

Kleigebieden, de hogere zandgronden en het Zuid-Limburgse heuvellandschap zijn het rijkst aan soorten (BERG ET AL. 2008). De hoogste diversiteit wordt gevonden in relatief oude en ongestoorde bossen in het oosten van het land. Er kunnen tot zeven soorten per 100 m² of 25 soorten per 5×5km-hok aangetroffen worden (BERG ET AL. 2008, LOCK ET AL. 2005). De dichtheid kan zo'n 130 individuen per m² zijn (PETERSEN 1982). Er zijn voor Nederland geen veranderingen in de duizendpotenfauna vastgesteld (M.P. Berg pers. obs.).

Determinatie

BERG & EVENHUIS 2001, BARBER 2008, 2009.

Animalia ▶ Arthropoda (fylum) ▶ Myriapoda (subfylum) ▶ Diplopoda (klasse)

DIPLOPODA - MILJOENPOTEN

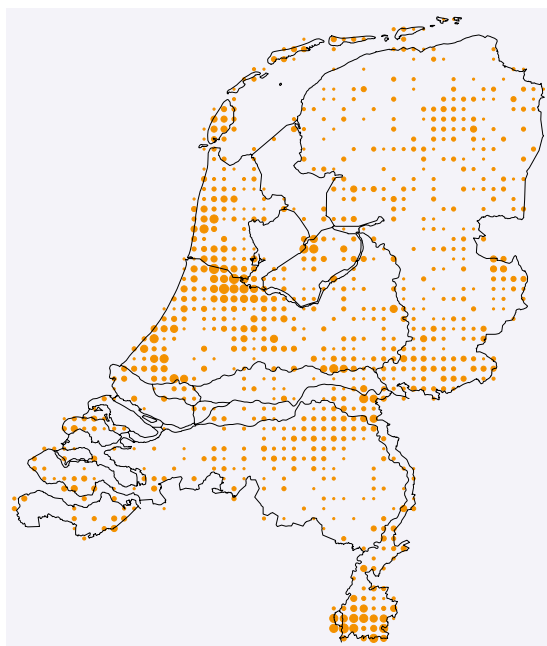
MATTY P. BERG

Doorgaans rolronde tot iets afgeplatte duizendpootachtigen (4-30 mm) met minstens 13 paar korte poten. In de familie Glomeridae kunnen de soorten zich tot een fraai gesloten balletje oprollen, in Nederland vertegenwoordigd door het genus *Glomeris*. De ogen bestaan uit een groepje ocellen, een samengesteld oog ontbreekt. Enkele soorten zijn blind. Het lichaam bestaat uit een serie zogenaamde dubbelsegmenten, die zijn versmolten tot één lichaamssegment. Het lichaam is zeer stevig, met uitzondering van *Polyxenus lagurus*. Elk lichaamssegment draagt twee paar

poten, met uitzondering van het eerste segment na de kop en het laatste segment. Elk lichaamssegment heeft aan weerszijden een opening van een klier die een giftige, verdovende, irriterende of onwelriekende stof produceert. Alle soorten zijn terrestrisch.

Cyclus

Miljoenpoten planten zich over het algemeen geslachtelijk voort. De mannetjes hebben gewoonlijk op het zevende lichaamssegment een paar tot voortplantingsorganen gemo-



dificeerde poten (gonopoden). Bij de vrouwtjes ligt de genitaalopening op het derde segment. Bij de meeste soorten vindt paring plaats na vrij uitvoerig paargedrag. De mannetjes brengen met hun gonopoden spermapakketjes over naar de genitaalopening van de vrouwtjes. Sommige soorten zijn altijd parthenogenetisch, waarbij de vrouwtjes onbevuchte eieren leggen waaruit alleen dochters voortkomen. Enkele soorten zijn alleen in bepaalde delen van hun areaal parthenogenetisch, bijvoorbeeld *Polyxenus lagurus*. Bij dezelfde soort vindt spermaoverdracht extern plaats, via spermatofooren, aangebracht op een gesponnen draad. De eieren (10-300) worden in klompjes afgezet in de bodem, soms in een nestkamertje. Afhankelijk van de soort zijn vijf tot 11 vervellingsstadia te onderscheiden en zijn de dieren na twee tot vier jaar volwassen. De vervelling vindt vaak plaats in een vervellingskamertje. Miljoenpoten leven twee tot 11 jaar.

Ecologie

Miljoenpoten zijn overwegend vochtminnend en leven in strooisel en in de bodem tot een diepte van 50 cm. De meeste soorten zijn goede gravers. Alle soorten zijn detritivoor en eten dode bladeren, schimmels, bacteriën en aas (HOPKIN & READ 1992). Een enkele soort leeft ook van plantaardig materiaal, met name haarwortels en knollen. Ze beschermen zich tegen predatoren door zich op te krullen tot een schijfje. De kop wordt dan omgeven door segmenten, waaruit een bijtende stof kan worden afgescheiden. Het lichaam van *Polyxenus lagurus* is sterk bezet met gehaakte haren die makkelijk loslaten en in elkaar grijpen en zo de monddelen van predatoren kunnen fixeren als ze worden aangevallen. Sommige soorten zijn schadelijk in kassen of in de landbouw. Miljoenpoten breken dood organisch materiaal af en door hun hoge abundantie zijn ze daarmee essentieel voor het op gang houden van nutriëntstromen in het ecosysteem.

Diversiteit

Er zijn wereldwijd ongeveer 12.000 miljoenpootsoorten bekend en er worden zo'n 80.000-90.000 soorten verwacht



(CHAPMAN 2009). In Nederland zijn 48 gevestigde soorten bekend, waarvan vijf exoten (BERG 2005, BERG ET AL. 2008). Hiernaast zijn nog vier soorten te verwachten, die net over de grens in België en Duitsland bekend zijn en hoogstwaarschijnlijk ook in Nederland voorkomen.

Voorkomen

De duinen, de hogere zandgronden, loofbossen op rijke, kleiige grond en oude hellingbossen in het Zuid-Limburgse heuvellandschap zijn het rijkst aan soorten (BERG ET AL. 2008). Er zijn maximaal 22 soorten per 5x5 km of tien soorten per 50x50 m aangetroffen (VOIGTLÄNDER 2007, BERG ET AL. 2008). Dichtheden kunnen oplopen tot 110 individuen per m² (PETERSEN 1982). Er lijken geen soorten uit Nederland te zijn verdwenen, wel konden vier nieuwe soorten gemeld worden door een toename van de aandacht voor deze groep (BERG ET AL. 2008).

Determinatie

SCHUBART 1934, BLOWER 1985.



▶ Grote platrug
Polydesmus angustus

▶▶ Aantal waargenomen soorten miljoenpoten per 5x5 km tot en met 2009. Kwadratisch geschaald; grootste stip: 24-28 soorten. Bij inventarisaties heeft vooral Noord-Holland veel aandacht gekregen waardoor het verspreidingsbeeld vertekend is. Bron: EIS-werkgroep bodemfauna.

▶ Witpootkronkel
Tachypodoiulus niger

▶ Zwarte kogel
Glomeris marginata

Animalia ► Arthropoda (fylum) ► Myriapoda (subfylum) ► Pauropoda (klasse)

PAUROPODA - WEINIGPOTEN

MATTY P. BERG

Weinigpoten zijn piepkleine (0,5-2 mm), witachtige of lichtbruine, blinde duizendpootachtigen met opvallend vertakte antennen. De antennen zijn complex van bouw en bestaan uit vier segmenten met drie flagella en toegevoegde zintuigorganen. Het lichaam bestaat uit 12 segmenten en draagt 8-10 paar poten en is opvallend flexibel. De kop is relatief klein en naar beneden gebogen. Aan het laatste lichaamssegment is het anaalsegment (pygidium) vastgehecht, dat horizontaal in tweeën is gedeeld, met een opvallend structuur, de anaalplaat. Op deze plaat staan allerlei structuren ingeplant, die variëren in aantal, lengte, dikte, richting, oppervlak en positie van inplanting. Hierdoor is het voor elke soort uniek van vorm, afmeting en structuur en daardoor een belangrijk determinatiekenmerk. Alle soorten leven terrestrisch.

Cyclus

Weinigpoten hebben gescheiden geslachten, maar parthenogenese komt voor, met name in een minder geschikte omgeving. Bij parthenogenese leggen de vrouwtjes onbevuchte eieren, waaruit alleen dochters tevoorschijn komen. Mannetjes zetten spermatofoeren af in een webje, dus de spermaoverdracht is indirect. De vrouwtjes schijnen de bevruchte eieren te beschermen totdat ze uitkomen. De eieren ontwikkelen eerst in een korte pupoïde fase, voordat het eerste larvale stadium tevoorschijn komt. Het eerste larvale stadium heeft drie paar poten. De daaropvolgende larvale stadia hebben vijf, zes en acht paar poten. Imago's hebben acht tot tien paar poten. Het is niet bekend hoe oud deze diertjes kunnen worden.

Ecologie

Weinigpoten zijn zeer gevoelig voor uitdrogen en komen alleen onder vochtige omstandigheden voor, zowel in natuurlijke habitat als in akkers, soms 10-20 cm diep of tot op het grondwatervniveau, hoewel het slechte gravers zijn. Ze volgen kleine scheurtjes en oude wortel- en wormengangen om dieper in de bodem door te dringen. Ze zijn

NEDERLAND 7 gevestigd (waarvan 1 exoot), nog 14 verwacht
WERELD ca. 780 beschreven

niet gewend aan licht en kruipen weg in donkere hoekjes bij verstoring. Ze bewegen snel, muisachtig, waarbij ze hun lichaam in een hoek van 90° kunnen draaien. Van veel soorten is het voedsel onbekend. Sommige soorten zuigen aan schimmels en wortelharen, ook zijn er soorten die gisten en detritus eten. *Allopauropus tenuis* is schadelijk in de kasbouw, waar de soort aan wortels van kiemplantjes vreet.

Diversiteit

Er zijn wereldwijd ongeveer 780 soorten beschreven (SCHELLER 2008). In Nederland zijn zeven gevestigde soorten bekend, daarnaast is er één niet-gevestigde soort gemeld en worden nog 14 soorten verwacht (SCHELLER ET AL. 2004, SCHELLER 2005A). *Decapauropus montidiabolus* is alleen uit Nederland bekend en het holotype is afkomstig van de Duivelsberg bij Nijmegen. De exoot *Decapauropus tenuis* is binnen Europa alleen in een Nederlandse kas gevangen. De weinigpotenfauna is in Nederland zeer slecht onderzocht. Er worden nog heel wat extra soorten verwacht voor Nederland.

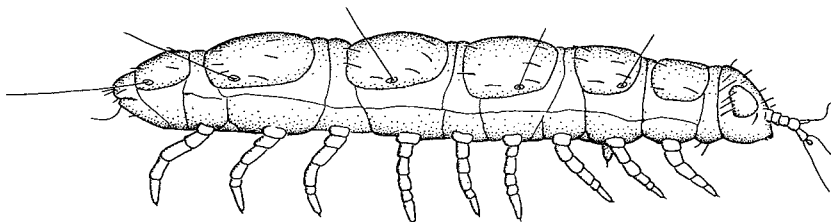
Voorkomen

Weinigpoten zijn vooral te vinden in heuvelachtig gebied, met goed drainerende bodems van een losse structuur. Hier zijn ze met name te vinden onder stenen en glad, ontschorst hout in de bodem, mits er goed contact is met de bodem. Ze bewegen langs dit gladde oppervlak op zoek naar de juiste bodemvochtigheid. Hun keuze voor microhabitat maakt dat ze verspreid voorkomen, soms zelf geklusterd onder een enkele steen. Loofbossen in kleigebieden, op de hogere zandgronden en in het Zuid-Limburgse heuvellandschap zijn het rijkst aan soorten (M.P. Berg pers. obs.). Op één locatie zijn vier soorten in een vak van 50x50 m aangetroffen (SCHELLER ET AL. 2004). De gemiddelde dichtheid ligt rond de 150-1500 individuen per m², met een maximum van 4260 individuen per m², maar dit is mogelijk een overschatting, omdat deze waarde gebaseerd is op een monster van 18 cm². Wel zijn er veel locaties bekend met een dichtheid van 1100-1900 individuen per m² (LÄGERLOF & SCHELLER 1989, MEYER & SCHELLER 1992). Alle acht in Nederland voorkomende soorten zijn in 2004 voor het eerst gemeld (SCHELLER ET AL. 2004), daarvoor had niemand deze dieren bestudeerd.

Determinatie

SCHELLER 2005A, HANSEN 1902, SCHUBART 1964.

▼
Weinigpoot



Animalia ► Arthropoda (fylum) ► Myriapoda (subfylum) ► Symphyla (klasse)

SYMPHYLA - WORTELDUIZENDPOTEN

MATTY P. BERG

Kleine (2-10 mm), witte, blinde duizendpootachtigen met lange antennen. Het zachte lichaam bestaat uit 14 segmenten en draagt 12 paar poten. Het voorlaatste segment is in het bezit van aanhangsels met spinklieren. Aan de basis van

NEDERLAND 2 gevestigd, nog 14 verwacht
WERELD ca. 210 beschreven

de antennen ligt het orgaan van Tömösvary waarmee trillingen worden waargenomen. Het laatste segment draagt geen poten, maar een paar cerci. Alle soorten leven terrestrisch.

Cyclus

De bevruchting is uitwendig; mannetjes zetten spermatofoeren af (spermadruppeltje op een steeltje; 15-450 gedurende zijn leven) en de vrouwtjes nemen deze op in de bek, waar speciale holten aanwezig zijn voor spermaopslag. Eieren worden afgezet in groepjes van 8-12 op de zijden van holten in de bodem of in mossen en korstmossen. Met de bek worden de eieren vastgedrukt en het sperma wordt eroverheen gesmeerd. Bij sommige soorten komt parthenogenese voor, waarbij de vrouwtjes onbevuchte eieren afzetten waaruit dochters voortkomen. Het eerste larvale stadium heeft zes paar poten. Er zijn tien juveniele stadia, een subadult stadium (11 paar poten) en een adult stadium. Adulten bezitten 12 paar poten. Wortelduizendpoten vervellen hun gehele leven en worden zo'n vier tot zeven jaar oud.

Ecologie

Wortelduizendpoten leven voornamelijk in de bodem, in scheuren en gangen tot een diepte van 50 cm. Ze zitten onder stenen, hout, wortelmatten, plastic, strooisel en andere vochtige plaatsen. Wortelduizendpoten lopen snel maar zijn geen rovers. Het zijn omnivoren die voornamelijk de haarwortels van planten eten en daarnaast leven van schimmeldraden, bacteriën, algen, plantenmateriaal, zaden, detritus en aas. Alle soorten uit de groep kunnen zeer schadelijk zijn in de land- en tuinbouw. Dit geldt vooral voor de meest algemene soort, *Scutigerebella immaculata*, die schade kan veroorzaken bij zaailingen in kassen (DE BROUWER 1974, MICHELbacher 1938).

Diversiteit

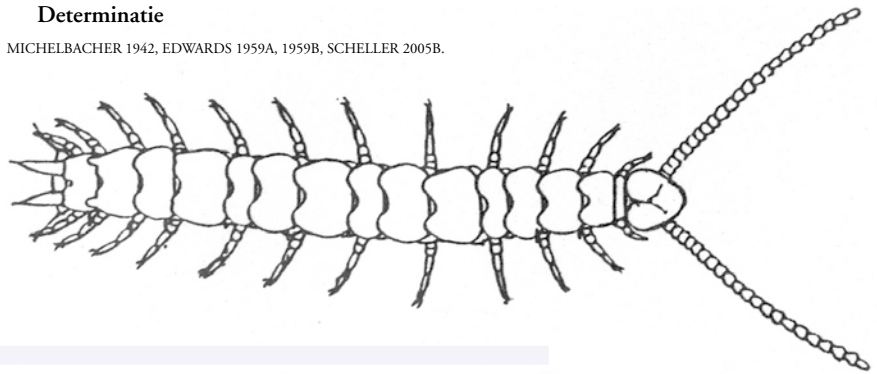
Wereldwijd zijn 208 soorten bekend (CHAPMAN 2009). In Nederland zijn slechts twee gevestigde soorten gemeld: *Symphylella vulgaris* en *Scutigerebella immaculata* (DE BROUWER 1974, M.P. Berg pers. obs.). Deze tweede soort is hoogstwaarschijnlijk verkeerd gedetermineerd en komt wellicht in Nederland niet voor; waarschijnlijk betreft het hier *S. causeae*. Er zijn nog 14 soorten te verwachten voor Nederland; deze zijn alle wel gemeld voor de ons omringende landen (LOCK 2010).

Voorkomen

Wortelduizendpoten zijn voornamelijk te vinden in vochtige, liefst 'zware' bodems met een open structuur, met de hoogste dichtheden in landbouwbodems en onder wortelmatten op steen en beton (EDWARDS 1958, M.P. Berg pers. obs.). In andere landen zijn tot drie soorten per m² aangetroffen (EDWARDS 1958). De dichtheid is gemiddeld zo'n 175 individuen per m², terwijl in landbouwgronden maximaal een dichtheid van 1000 individuen per m² te vinden kan zijn (EDWARDS 1958).

Determinatie

MICHELbacher 1942, EDWARDS 1959A, 1959B, SCHELLER 2005B.



▼ Wortelduizendpoot

Animalia ► Arthropoda (fyllum) ► Pancrustacea (subfyllum)

PANCRUSTACEA - KREEFTACHTIGEN & INSECTEN

ERIK J. VAN NIEUKERKEN

NEDERLAND 20.799 gevestigd (waarvan ruim 350 exoten)
WERELD ca. 1.078.900 beschreven

Geleedpotigen met een exoskelet van chitine, waarin kalk verwerkt kan zijn. De kop draagt één of twee paar antennen, drie paar monddelen en samengestelde ogen. Het aantal poten is variabel. De poten kunnen allerlei vormen hebben en in diverse functies zijn gespecialiseerd: eten, lopen,



Watervlooiën en kieuwpootkreeften - Branchiopoda



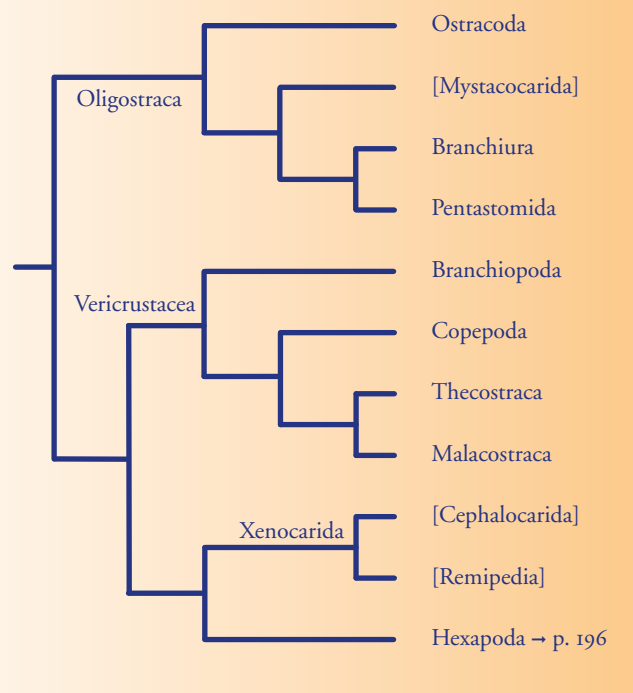
Mosselkreeftjes - Ostracoda



Echte kreeftachtigen - Malacostraca



Zespotigen - Hexapoda



zwemmen, grijpen, eieren dragen, etc. Alle aanhangsels zijn oorspronkelijk gebouwd als tweetakkige splijtpoot, maar bij alle Hexapoda alleen nog maar ééntakkig. De vroeger als kreeftachtigen ('Crustacea') aangeduide groepen leven voornamelijk in het water (meestal zee) en ademen meestal met behulp van kieuwen, en de ontwikkeling gaat vaak gepaard met (veel) larvale stadia. Van de groepen die onder 'Crustacea' vallen zijn wereldwijd ongeveer 60.750 beschreven soorten en in Nederland zijn er 878 gevestigde soorten, waarvan 49 exoten. De Hexapoda zijn daarentegen grotendeels terrestrisch. De laatste 15 jaar is duidelijk geworden dat de oude Crustacea geen monofyletische eenheid vormen, omdat de Hexapoda zustergroep zijn van één van de deelgroepen. De groep die beide omvat wordt Pancrustacea (of Tetraconata) genoemd. Twee recente analyses brengen dit mooi in beeld (KOENEMANN ET AL. 2010, REGIER ET AL. 2010); de stamboom hier volgt

REGIER ET AL. (2010). De classificatie van de 'Crustacea' volgt nog MARTIN & DAVIS (2001) met de klassen watervlooien en kieuwpootkreeften (Branchiopoda), Maxillopoda (met de Thecostraca, Branchiura, Pentastomida, Mystacocarida en Copepoda), mosselkreeftjes (Ostracoda) en echte kreeftachtigen (Malacostraca). De twee kleine uitheemse klassen Remipedia en Cephalocarida worden door Regier et al. (2010) samengenomen als de Xenocarida, zustergroep van de Hexapoda. In zijn fylogenie zijn de Maxillopoda polyfyletisch, zie de stamboom waarbij de verschillende groepen niet bij elkaar staan. De Thecostraca omvatten drie infraklassen, waarvan in Nederland alleen de rankpotigen (Cirripedia) voorkomen. Deze valt uiteen in drie uiterlijk nogal sterk verschillende superordes namelijk de Acrothoracica, Rhizocephala en de Thoracica (MARTIN & DAVIS 2001). Deze drie superordes worden afzonderlijk besproken.

Animalia ► Arthropoda (fylum) ► Pancrustacea (subfylum) ► Branchiopoda (klasse)

BRANCHIOPODA - WATERVLOOIEEN & KIEUWPOOTKREEFTEN

MARTIN SOESBERGEN

NEDERLAND 116 gevestigd (waarvan 6 exoten), nog 20 verwacht
WERELD 1112 beschreven

Kleine kreeftachtigen (0,2-70,0 mm) met bladvormig verbrede poten, vaak grotendeels omgeven door een carapax. Het tweede paar voelsprieten is vergroot en wordt gebruikt om te zwemmen. Tot de klasse Branchiopoda behoren de orde Anostraca (in Nederland met de familie Chirocephalidae), Notostraca (Triopsidae) en Diplostraca (Limnadiidae) in de onderorde Spinicaudata en de watervlooien, onderorde Cladocera: families Daphniidae, Bosminidae, Macrotrichidae, Iliocryptidae, Chydoridae, Polyphemidae, Podonidae, Cercopagidae, Leptodoridae en Sididae). De drie niet direct verwante families die niet tot de watervlooien behoren worden gemakshalve 'grote kieuwpootkreeften' genoemd. De soorten leven in zout en zoet water en incidenteel ook in grondwater.

Cyclus

Uit de zogenaamde 'rusteieren' komt onder geschikte omstandigheden een naupliuslarve (*Triops cancriformis*), een metanaupliuslarve (*Lepidurus apus*, *Chirocephalus diaphanus*, *Eubranchipus grubei*, *Limnadia lenticularis* en *Leptodora kindtii*) of een jonge watervlo. Het aantal vervellingen dat een jong dier doormaakt kan nogal verschillen. Zo vervelt *Triops* 40 maal, *Lepidurus* 17 maal, *Diaphanosoma* 13 maal en de watervlooien (Daphniidae) twee tot zeven maal voor het volwassen stadium is bereikt. De vrouwtjes kunnen zonder te paren nieuwe eieren leggen (parthenogenese) en uit deze eieren komen alleen vrouwtjes. Dit gaat verschillende generaties door tot in het najaar of onder slechtere omstandigheden ook weer mannetjes worden gevormd. Uit bevruchte eieren ontwikkelen zich weer dikwandige rusteieren, waarvan die van de grote kieuwpootkreeften tientallen jaren levenskrachtig blijven. In verschillende groepen watervlooien komen kruisingen voor; door de parthenogenetische voortplanting worden deze ook wel als aparte 'soorten' beschouwd. De levensduur van watervlooien is afhankelijk van de temperatuur en het voedselaanbod. *Daphnia magna* wordt bij 8°C gemiddeld 108 dagen oud en bij 28°C maar 29 dagen. *Polyphemus pediculus* leeft bij 15°C maximaal 15 dagen en bij 18°C slechts drie dagen. Van de grote kieuwpootkreeften wordt *Triops cancriformis* het oudst, namelijk maximaal 90 dagen. De mannetjes leven altijd korter dan de vrouwtjes.

Ecologie

De meeste watervlooien zijn filtervoeders die algen, bacteriën en organisch materiaal uit het water of van het substraat filteren. De Chydoridae verzamelen hun voedsel (detritus en bacteriën) actief. Een klein aantal soorten is predator en jaagt op kleinere watervlooien. *Pseudochydorus globosus* is een buitenbeentje omdat het een aaseter is die van de lijken van grote en kleine kreeftachtigen leeft. *Anchistropus emarginatus* is een hooggespecialiseerde ectoparasiet van het poliepen-genus *Hydra*. Hij eet van het ectoderm van de poliep. Op-

►
Daphnia ambigua





merkelijk is dat bij het vastpakken van een tentakel van *Hydra* er geen reactie wordt opgewekt van de netelcellen, terwijl normaliter *Hydra* wel andere watervlooien eet. Van de grote kieuwpootkreeften eten *Triops*- en *Lepidurus*-soorten kleine dieren, waaronder andere grote kieuwpootkreeften. *Eubbranchipus*- en *Chirocephalus*-soorten zijn filtervoeders. In het zogenaamde 'Actief Biologisch Beheer' van meren en plassen spelen watervlooien een grote rol en ze worden hierbij ook wel uitgezet (HOSPER ET AL. 1992). Bij het hoogveenherstel spelen watervlooien een belangrijke indicatorrol (VAN DUINEN ET AL. 2006) en de grote kieuwpootkreeften worden gebruikt als indicatoren voor de kwaliteit van tijdelijke wateren en moerassen (BRENDONCK ET AL. 2008). Watervlooien worden ook veel gebruikt als testorganismen in toxiciteitstoetsen. Grote watervlooien en pekelkreeftjes *Artemia* worden als visvoer gekweekt en verkocht. *Triops*-soorten worden als huisdier verkocht.

Diversiteit

Er zijn wereldwijd 1112 soorten beschreven, waarvan bijna 500 grote kieuwpootkreeften (BRENDONCK ET AL. 2008) en ongeveer 640 watervlooien (FORRÓ ET AL. 2008, RIVIER 1998), maar er kunnen nog zeker 1200 soorten worden verwacht (FORRÓ ET

AL. 2008). In Nederland komen 116 gevestigde soorten voor, waaronder zes exoten (SOESBERGEN 2002, SOESBERGEN & VAN DE SANDE 2009). Hiernaast zijn er nog tot ongeveer 20 soorten te verwachten. *Iliocryptus sylvaeducensis* is beschreven aan de hand van Nederlands materiaal.

Voorkomen

Het laagveengebied is duidelijk het rijkst aan soorten. In de goed onderzochte Grote Maarsseveense Plas (UT) leven bijvoorbeeld 31 soorten in het litoraal en het pelagiaal voegt daar negen soorten aan toe (DAVIDS ET AL. 1987). Daarnaast zijn er nog enkele andere goed onderzochte wateren: de Oude Venen (FR) met 35 soorten, het Tjeukemeer (FR) met 29 soorten, De Deelen (FR) met 29 soorten en het IJsselmeer met 18 soorten (M. Soesbergen pers. obs.). In zee kunnen maximaal vijf soorten worden aangetroffen. In tijdelijke wateren zijn maximaal twee soorten grote kieuwpootkreeften samen aangetroffen. Opvallend is het voorkomen van enkele soorten in het grondwater (TRAIAN 2002). In het open water van meren bedraagt de grootste dichtheid 2000 individuen per liter (RINGELBERG 1976). In rioolwater, visvijvers en andere hypertrofe wateren kunnen de dichtheden oplopen tot 18.000 individuen per liter (FLOSSNER 2000). In het benthos



Humuskieuwpootkreeft
Lepidurus apus



Macrobrix laticornis



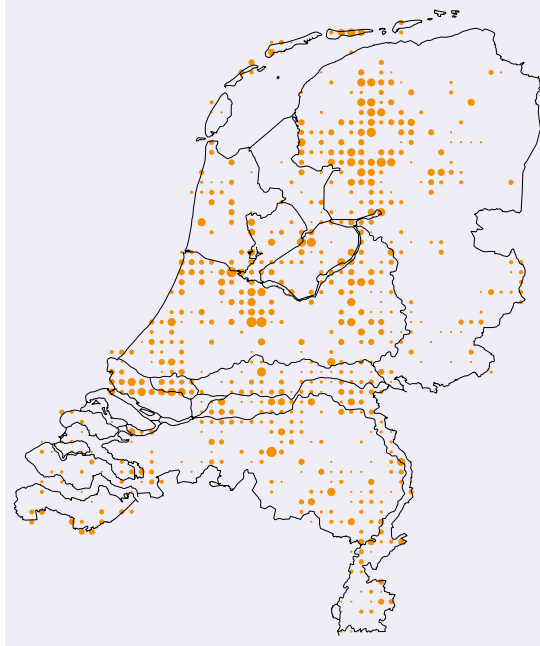
Oranje-blauw
zwemmend geraamte
Eubbranchipus grubei



Polyphemus pediculus



▶ Aantal waargenomen soorten watervlooien en kieuwpootkreeften van zoet en brak water per 5x5 km tot en met 2009. Kwadratisch geschaald; grootste stip: 39-47 soorten. Van grote delen van Nederland zijn weinig gegevens beschikbaar waardoor het verspreidingsbeeld vertekend is. Bron: EIS-werkgroep kieuwpootkreeften.



en litoraal worden dichtheden van Chydoridae waargenomen tot 406.000 exemplaren per m² (DAVIDS ET AL. 1987). Door biotoopvernietiging, vermesting en verzuring zijn twee soorten waarschijnlijk uitgestorven. *Triops cancriformis* is het laatst gevonden op 30 augustus 1947 te Wijster (DR) en *Limnadia lenticularis* is het laatst gevonden in 1960 bij Valkenswaard (NB). *Lepidurus apus* en *Eubranchipus grubii* leken ook uitgestorven, maar zijn in de afgelopen decennia weer enkele

Tabel

Sinds 1980 nieuw gemelde soorten watervlooien en kieuwpootkreeften.

<i>Acroperus angustatus</i>	<i>Daphnia x obscura</i>
<i>Alona elegans</i>	<i>Daphnia x rostrata</i>
<i>Alona weltneri</i>	<i>Daphnia x tecta</i>
<i>Bosmina cornuta</i>	<i>Diaphanosoma mongolianum</i>
<i>Bosmina pellucida</i>	<i>Holopedium gibberum</i>
<i>Bythotrepes longimanus</i>	<i>Ilyocryptus cuneatus</i>
<i>Chirocephalus diaphanus</i>	<i>Ilyocryptus silvaeducensis</i>
<i>Daphnia atkinsoni</i>	<i>Ilyocryptus spinosus</i>
<i>Daphnia galeata</i>	<i>Penilia avirostris</i>
<i>Daphnia rosea</i>	<i>Pleopis polyphemoides</i>
<i>Daphnia x krausii</i>	<i>Pleuroxus striatus</i>

malen aangetroffen. Sinds 1980 zijn 22 soorten nieuw gemeld voor Nederland (zie tabel). Hiervan kon *Penilia avirostris* Nederland bereiken door klimaatverandering (JOHNS ET AL. 2005) en is *Bythotrepes longimanus* hier gearriveerd met ballastwater van schepen (KETELAARS ET AL. 1993). Alle andere soorten zijn echter aangetoond door een toename in inventarisatie-inspanning, maar waren waarschijnlijk al in Nederland aanwezig.

Determinatie

HERBST 1962, LEENTVAAR 1978, NOTENBOOM-RAM 1981. Afzonderlijke groepen: SCOURFIELD & HARDING 1966, CROCE 1974, BREDONCK 1989, KOROVCHINSKY 1992, SMIRNOV 1992, 1996, LIEDER 1996, RIVIER 1998, FLÖßNER 2000, KOTOV & ŠTIFTER 2006, SINEV 2009.

Animalia ▶ Arthropoda (fyllum) ▶ Pancrustacea (subfyllum) ▶ Thecostraca (subklasse) ▶ Acrothoracica (orde)

ACROTHORACICA

CHARLES H.J.M. FRANSEN

NEDERLAND 1 gevestigd
WERELD ruim 40 beschreven

▶ Holte van *Trypetesa* in schelp van wulk



Acrothoracica zijn slechts enkele mm groot en leven op de zeebodem in holletjes. Door deze beschermde leefomgeving maken ze zelf geen hard schild en is hun zakvormig lichaam vastgehecht aan het oppervlak met een chitineuze schijf aan de hoofdzijde. Alle soorten leven in het mariene milieu.

Cyclus

Acrothoracica zijn tweeslachtig. De vrouwtjes zijn relatief groot. De mannetjes (ook wel dwergmannetjes genoemd) zijn erg klein en hechten zich, soms in aanzienlijke aantallen, op het vrouwtje. Er zijn vrijzwemmende larvale nauplius- en cyprisstadia.

Ecologie

Acrothoracica vangen met hun thoracale ledematen (cirri) plankton en detritus uit het water.

Diversiteit

Wereldwijd zijn minstens 40 soorten bekend, ondergebracht in drie families en acht genera (TOMLINSON 1987). In Nederland komt één soort voor: *Trypetesa lampas* (CADÉE & WESSELINGH 2005).

Voorkomen

Vertegenwoordigers van deze groep worden over de gehele wereld aangetroffen. Ze boren in kalkhoudende voorwerpen zoals schelpen, koraal en zeelelies of in kalkbodems waarin ze een komvormige holte maken. *Trypetesa lam-pas* boort in door heremietkreeften bewoonde slakkenhuizen, vooral van wulken. Hierbij ontstaan typische komvormige, slechts enkele millimeters diepe, openingen in de

schelpen. Het zijn solitaire dieren die soms met een aantal bij elkaar voorkomen. In Nederland is de soort vooral bekend uit aangespoelde schelpen. Verwacht wordt dat de soort vrij algemeen is maar slechts zelden wordt herkend (CADÉE & WESSELINGH 2005).

Determinatie

NILSON-CANTELL 1978, HUWAE 1985.

Animalia ► Arthropoda (fyllum) ► Pancrustacea (subfyllum) ► Thecostraca (subklasse) ► Rhizocephala (orde)

RHIZOCEPHALA - KRABBENZAKJES

CHARLES H.J.M. FRANSEN

NEDERLAND 3 gevestigd
WERELD ca. 260 beschreven

Rhizocephala zijn parasieten op andere kreeftachtigen, voornamelijk tienpotigen (Decapoda), maar ook sommige zeepokken (Balanomorpha), bidsprinkhaankreeften (Stomatopoda) en een enkele pissebed (Isopoda) dienen als gastheer. Het lichaam is opgebouwd uit een sterk vertakt 'wortelstelsel' dat in de gastheer groeit en een uitwendige zak waarin zich voornamelijk de geslachtsorganen bevinden. Vrijwel alle soorten leven in het mariene milieu.

Cyclus

Krabbenzakjes zijn tweeslachtig. Alleen de vrouwtjes ontwikkelen zich als parasiet. De mannetjes ontwikkelen zich niet verder dan tot cyprislarve. Zij bevruchten de reeds als parasiet groeiende vrouwtjes en sterven dan. Het vrouwtje produceert enkele honderden tot honderdduizenden eieren. In een uitwendige zak bevindt zich de broedholte waarin eieren zich tot nauplius- en zelden direct tot cyprislarve ontwikkelen. Er zijn meestal vier naupliusstadia waarna een cyprisstadium volgt. Er is een opening waardoor de larven naar buiten kunnen. De vrouwelijke larve is erg klein en nestelt zich in de gastheer.

Ecologie

Krabbenzakjes zijn doorgaans soortspecifiek in de keuze van hun gastheer. Het lichaam van de parasieten is opgebouwd uit een sterk vertakt 'wortelstelsel' dat in de gastheer groeit om voedsel op te nemen. De infectie veroorzaakt vaak een verandering bij de gastheer waaronder verandering van de secundaire geslachtskenmerken en vaak ook sterilisatie.

Diversiteit

In totaal zijn wereldwijd circa 260 soorten beschreven (CHAN ET AL. 2005). In Nederland zijn er drie gevestigd: *Sacculina carcini*, *Parthenopea subterranea* en *Peltogaster paguri* (HUWAE 2001; C.H.J.M. Fransen pers. obs.).



Voorkomen

Krabbenzakjes komen over de hele wereld voor, vrijwel uitsluitend op mariene Crustacea. Er zijn enkele gevallen bekend van soorten die zich in het zoete water begeven. De twee Nederlandse soorten zijn marien: *Sacculina carcini* wordt vaak aangetroffen op de strandkrab *Carcinus maenas* en *Peltogaster paguri* op de heremietkreeft *Pagurus bernhardus*.

Determinatie

HØEG & LÜTZEN 1985, HUWAE 1985.

▲ *Sacculina carcini*

Animalia ► Arthropoda (fyllum) ► Pancrustacea (subfyllum) ► Thecostraca (subklasse) ► Thoracica (orde)

THORACICA - EENDENMOSSELS & ZEEPOKKEN

CHARLES H.J.M. FRANSEN & WIM VERVOORT

NEDERLAND 6 gevestigd (waarvan 1 exoot)
WERELD ca. 800 beschreven

Thoracica zijn permanent vastzittende (sessiele) Crustacea, die in drie ordes worden opgedeeld: eendenmossels (Lepadomorpha) en zeepokken (Verrucomorpha en Balanomorpha). De carapax (mantel) omgeeft een groot gedeelte van het lichaam, maar laat ruimte voor het uitstulpen van zes paar thoracale ledematen (cirri) van het splijtpoottype (dus

met een endo- en een exopode) bezet met lange borstels. De ontwikkeling van het deel van het lichaam vóór de mondelen is verschillend; bij de eendenmossels is dit deel (soms sterk) verlengd; bij de zeepokken is dit deel een platte schijf waarop het lichaam stevig bevestigd is. Vrijwel alle soorten leven in het mariene milieu.

Cyclus

De meeste Thoracica zijn hermafrodiet, in tegenstelling tot de krabbenzakjes (Rhizocephala) en de Acrothoracica, maar er vindt geen zelfbevruchting plaats. De dieren zijn in het bezit van een lange en beweeglijke penis waarmee sperma in een ander individu gebracht kan worden zodat de daar aanwezige eieren kunnen worden bevrucht. Uit het bevruchte ei ontwikkelt zich de vrijlevende naupliuslarve, die een vijftal vervellingen ondergaat en bij de zesde vervelling de tweekleppige cyprislarve oplevert. De cyprislarve hecht zich met het eerste paar antennen ('antennulae') vast aan een

▼
Zeepokken



▲
Zeepokken

▶
Larve van een zeepok



substraat, waarna de larve metamorfoseert en zich permanent vestigt met het kopgedeelte van het lichaam. De kalkplaten ontstaan in de mantel tussen epidermis (opperhuid) en hypodermis, zij groeien door afzetting van kalk. Thoracica blijven echter hun leven lang vervellen, hierbij worden de binnenzijde van de mantel en de epidermis van monddelen en cirri afgestoten.

Ecologie

De dieren voeden zich met plankton dat ze met hun cirri uit het water vangen. Hiertoe zijn de cirri bezet met lange borstels die voedsel uit het water filteren dat door de overige monddelen naar de mondopening wordt getransporteerd.

Diversiteit

Wereldwijd zijn circa 800 soorten beschreven (FOSTER & BUCKERIDGE 1987). Het gaat hierbij om circa 420 soorten eendenmossels, waarvan er zes in ons faunagebied zijn aangetroffen, maar geen als gevestigd wordt beschouwd. De Verrucomorpha tellen in totaal ongeveer 32 *Verruca*-soorten en binnen onze faunagrenzen wordt één gevestigde soort, *Verruca stroemia*, aangetroffen. De Balanomorpha omvatten circa 350 soorten, waarvan er 16 binnen onze grenzen zijn aangetroffen; hiervan worden er vijf als gevestigd beschouwd: *Balanus balanus*, *B. crenatus*, *B. improvisus*, *Semibalanus balanoides* en de exoot *Elminius modestus* (C.H.J.M. Franssen & W. Vervoort pers. obs.).

Voorkomen

Thoracica ontwikkelen zich op alle substraten die een vaste ondergrond bieden, dus ook op drijvende voorwerpen zoals de carapax van schildpadden of de huid van walvisachtigen. Veel soorten van vooral Verrucomorpha en Balanomorpha verkiezen een vast substraat dat soms maar gedurende een korte tijdsperiode (bijvoorbeeld enkele uren) door (zee)water bedekt is of alleen door spatwater bereikt kan worden. In sommige gevallen is de vestigingsgraad zo hoog dat het alleen door verlenging van het preorale gedeelte mogelijk blijft contact te onderhouden met de buitenwereld, van belang voor de aanvoer van voedsel. In Nederland worden zes soorten zeepokken regelmatig aangetroffen en worden hier als gevestigd beschouwd. Deze soorten leven alle op hard substraat zoals kunstmatige zeeeringen en golfbrekers, enkele soorten in dieper water. Deze worden soms aangespoeld gevonden (zoals *Balanus balanus* en *B. crenatus*) op schelpen en krabbenschilden. De overige 17 uit ons land bekende soorten zijn (incidenteel) bekend van aangespoeld materiaal. Zo zijn er drie soorten (*Platylepas hexastylus*, *Chelonibia caretta* en *Stomatolepas dermochelys*) bekend van aangespoelde zeeschildpadden en drie (*Cetopirus complanatus*, *Coronula diadema* en *Coronula reginae*) van aangespoelde walvissen (HOLTHUIS & FRANSEN 2004). De van Nederland bekende eendenmossels zijn alleen gemeld van aangespoeld materiaal. Enkele soorten zijn bekend van aangespoelde walvissen (*Conchoderma auritum*) en maanvissen (*Conchoderma virgatum*). De algemeenste Nederlandse soort is de gewone eendenmossel *Lepas anatifera*.

Determinatie

NILSON-CANTELL 1978, HUWAE 1985, HAYWARD & RYLAND 1990.

Animalia ► Arthropoda (fylum) ► Pancrustacea (subfylum) ► Branchiura (subklasse)

BRANCHIURA - VISLUIZEN

WIM VERVOORT & CHARLES H.J.M. FRANSEN

Relatief kleine (enkele millimeters tot 3 cm), in omtrek ovaalronde, sterk dorsoventraal afgeplatte Crustacea, parasitair levend op vissen en amfibieënlarven. Bij de enige Nederlandse vertegenwoordiger, *Argulus foliaceus*, wordt de bovenzijde van het lichaam vrijwel geheel gevormd door de sterk distaal uitgebreide chitineuze carapax met aan de voorzijde een paar samengestelde ogen en mediaan een naupliusoog; aan de achterzijde is het diep ingesneden telson zichtbaar; de furca is zeer klein. Er zijn vijf thoracale segmenten, waarvan de eerste met de kop vergroeid is tot cephalothorax, de eerste vier segmenten dragen één paar splijtpoten (per poot vertakt in een endopode en een exopode). Het achterlijf draagt geen poten. Visluizen leven in zoet, brak en zout water.

Cyclus

Visluizen zijn van gescheiden geslacht; de mannetjes zwemmen actief rond op zoek naar een wijfje. Bij de copulatie wordt het sperma direct in het wijfje gebracht, slechts bij een enkel (niet-Nederlands) genus (*Dolops*) wordt gebruik gemaakt van spermatoforen. De eieren worden afgezet op waterplanten en hebben een stevige omhulling. Het wijfje verlaat haar gastheer om de eieren op waterplanten af te zetten. Het aantal afgezette eieren kan zeer groot zijn (enkele honderden); deze worden in verschillende sésances afgezet. In het ei ontwikkelen zich twee stadia (nauplius en metanauplius) en het uit het ei vrijkomende larvale stadium vestigt zich direct op een gastheer en doorloopt nog tien vervellingen voordat het volwassen stadium bereikt wordt.

Ecologie

Aan de onderzijde van visluizen is zichtbaar dat de antennen en monddelen zijn aangepast aan een parasitaire leefwijze; de antennen zijn haakvormig, bepaalde monddelen (maxillen) zijn aanwezig in de vorm van een paar zuignappen waartussen een distaal gerichte 'snuut' (proboscis) zichtbaar is. Voor deze proboscis is een naar voren gerichte gifstekel geplaatst. Visluizen zijn geen permanente visparasieten; zij kunnen hun gastheer voor kortere of langere tijd verlaten en zwemmen dan actief rond voor zij zich vestigen op een nieuwe gastheer, die tot een andere soort kan beho-

NEDERLAND 1 gevestigd, nog 1 verwacht
WERELD ca. 200 beschreven

ren dan hun aanvankelijke gastheer. Bij hun gastheer voeden ze zich met vislijm en/of bloed. Vastgehecht aan hun gastheer zorgen de thoracale aanhangsels (de splijtpoten) voor aanvoer van het voor de zuurstofopname noodzakelijke verse water. In een besloten ecosysteem (aquarium of kweekvijver) kan hun aantal snel toenemen en kunnen zij schadelijk zijn.

Diversiteit

Wereldwijd zijn 200 soorten beschreven, waarvan zo'n 145 tot het genus *Argulus* behoren (BOXSHALL 2009). In Nederland is slechts één soort gevestigd: *Argulus foliaceus* (REDEKE 1984) en wordt nog één soort verwacht.

Voorkomen

Visluizen komen in zoete, brakke en zoute wateren verspreid over de gehele wereld voor. *Argulus foliaceus* komt algemeen voor in alle Nederlandse zoete wateren. Het veelvuldig voorkomen op de karper *Cyprinus carpio* verklaart de Nederlandse benaming 'karperluis'. De verwante exoot *Argulus japonicus* heeft zich inmiddels gevestigd in West-Europa en zal zeker in Nederland verschijnen. Deze soort is naar Europa gekomen via de handel in goudvissen en koikarpers (RUSHTON-MELLOR 1992).

Determinatie

FLÖSSNER 1972, FREYER 1982.



◀
Karperluis
Argulus foliaceus

Animalia ► Arthropoda (fylum) ► Pancrustacea (subfylum) ► Pentastomida (subklasse)

PENTASTOMIDA - TONGWORMEN

HERMAN J.W.M. CREMERS

Wormvormige diertjes (van enkele millimeters tot enkele centimeters) met een chitineuze cuticula. Aan de voorzijde vindt men vlak onder de mondopening twee paar haakvormige klauwtjes. Tongwormen leven als parasieten in de neusholte, longen en luchtzakken van diverse, meest vleesetende, gewervelde dieren. De bouw van de larvestadia en spermacellen suggereren al langer een nauwe verwantschap met de Crustacea (RILEY ET AL. 1978). In alle moderne moleculaire analyses worden ze duidelijk binnen de Crustacea

NEDERLAND 2 gevestigd
WERELD ca. 100 beschreven

geplaatst als naaste verwant van de visluizen (Branchiura) (REGIER ET AL. 2010).

Cyclus

Tongwormen leven in de neusholte, longen en luchtzakken van allerlei zoogdieren, vogels en reptielen. Hier worden ook de eieren gelegd, die uitgehooft worden of met de ontlasting worden uitgescheiden. De eieren, waarin zich reeds een larve bevindt, worden dan door een als tussengastheer

fungerend gewerveld dier opgenomen. De uit het ei gekomen larve trekt via de darmwand naar de buikholte, waar het zich in diverse organen en vliezen verder ontwikkelt tot een nimfstadium, dat in de regel wordt ingekapseld. Als de tussengastheer wordt opgegeten door de primaire gastheer ontwikkelt de nimf zich weer tot een volwassen tongworm.

Ecologie

De volwassen tongwormen leven in de luchtwegen van hun gastheer van epitheelcellen, celafval en bloed. Doordat ze zich met de kleine haakjes vasthouden veroorzaken ze bloedingen en ontstekingen. De mens kan in de tropen besmet raken met eieren van diverse vooral bij slangen voorkomende tongwormen, waardoor zich ook ingekapselde larven in diverse organen kunnen ontwikkelen. Meestal veroorzaken deze geen schade en worden ze bij toeval bij operaties of bij obductie gevonden.

Diversiteit

In totaal zijn er ongeveer 100 soorten beschreven (SELF 1969). In Nederland zijn twee gevestigde soorten bekend: *Linguatula serrata* en *Reighardia sterna* (SCHORNAGEL 1921, SLUITER ET AL. 1921).



Reighardia sterna
in luchtzakken van zeekoet



Linguatula serrata
uit neus van hond

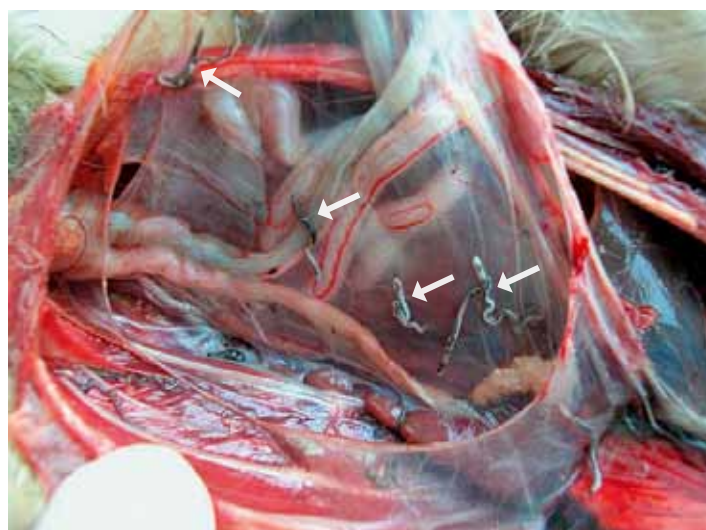


Voorkomen

Linguatula serrata kwam vroeger regelmatig voor bij honden, terwijl de larvale stadia werden gevonden in vooral de darmlymfeklieren van herkauwers zoals runderen. Tegenwoordig wordt deze tongworm nog maar uiterst zelden gezien (H.J.W.M. Cremers pers. obs.). Bij enkele vogelsoorten, met name meeuwen en zeekoeten, komt in de luchtzakken *Reighardia sterna* voor. In reptielen uit de tropen, bijvoorbeeld in dierentuinen, komen in de longen nog diverse andere soorten voor, maar deze worden hier niet besproken.

Determinatie

SAMBON 1922, OSCHÉ 1963.



Animalia ► Arthropoda (fylum) ► Pancrustacea (subfylum) ► Copepoda (subklasse)

COPEPODA - ROEIPOOTKREEFTJES

WIM VERVOORT †

Kreeftachtigen waarvan het lichaam in principe verdeeld is in een kopborststuk en een achterlijf. Samengestelde ogen ontbreken, maar soms is een mediaan oog aanwezig. Er zijn vrijlevende, commensale en parasitaire roeipootkreeftjes. De lichaamslengte varieert daardoor van 0,35 mm tot enkele decimeters. Bij de vrijzwemmende soorten worden de (roei)pootjes gebruikt om te zwemmen. Het eerste paar antennen (voelsprieten) is vaak zeer lang en wordt gebruikt om te blijven drijven en om bij gevaar snel weg te schieten. Voor de commensaal en parasitair levende soorten zijn de gastheren alle in het water levende gewervelde of ongewervelde dieren. De lichaamsvorm van deze soorten is vaak sterk veranderd en zelfs nauwelijks meer als kreeftachtig te herkennen. Roeipootkreeftjes leven in zoet, brak en zout water alsmede in waterrijke moskussens.

Cyclus

In alle gevallen voltrekt de levenscyclus zich volgens het volgende schema: ei, tot tien larvale ontwikkelingsstadia (waarvan de eerste stadia nauplius heten en de daaropvolgende stadia copepodiet), volwassen dier. De cyclus kan een enkele keer geheel parasitair zijn, maar vaker geheel niet-parasitair

NEDERLAND 280 gevestigd (waarvan enkele exoten), nog 25 verwacht
WERELD ca. 11.500 beschreven

of gedeeltelijk parasitair. Bij de laatste mogelijkheid is het volwassen stadium parasitair en de jongere stadia vrijlevend. Bij een enkele groep (Monstrilloida) zijn juist de larven parasitair en zijn de volwassen dieren vrijlevend. Bij zoetwaterroeipootkreeftjes kunnen er verschillende generaties per jaar zijn. Bij veel mariene soorten brengen de laatste larvale stadia (copepodiet) de winter in dieper water door. Er zijn dan twee generaties, namelijk één die in voorjaar en zomer aanwezig is en één die bij het aanbreken van de winter 'onderduikt' om bij het volgende voorjaar op te duiken en zich voort te planten. Binnen de verschillende roeipootkreeftjes zijn er nog veel variaties op deze levenscycli. Bij een aantal parasieten verraadt alleen de aanwezigheid van nauplius- en/of copepodietstadia in hun ontwikkeling dat het copepoden zijn.

Ecologie

Vrijlevende roeipootkreeftjes zijn filtervoeders of carnivooren. Parasitaire roeipootkreeftjes en commensalen zijn gevonden bij praktisch alle gewervelde en ongewervelde dieren die in het water leven of daar een deel van hun levenscyclus in doorbrengen. De parasitaire soorten leven van het

weefsel, het bloed of het slijm van hun gastheren. Parasitaire roeipootkreeftjes kunnen veel schade veroorzaken bij de in het water levende gastheren, met name vissen. Bij het kweken van vissen kan infectie met parasitaire roeipootkreeftjes catastrofaal zijn. De zalmkweek heeft bijvoorbeeld te lijden van massale infecties met soorten van de genera *Caligus* en *Lepocephtheirus*. Daarentegen zijn *Cyclops*-soorten juist nuttig; ze spelen een rol bij de bestrijding van de larven van malariamuggen in warmere landen. Andere soorten kunnen schadelijke bacteriën opruimen.

Diversiteit

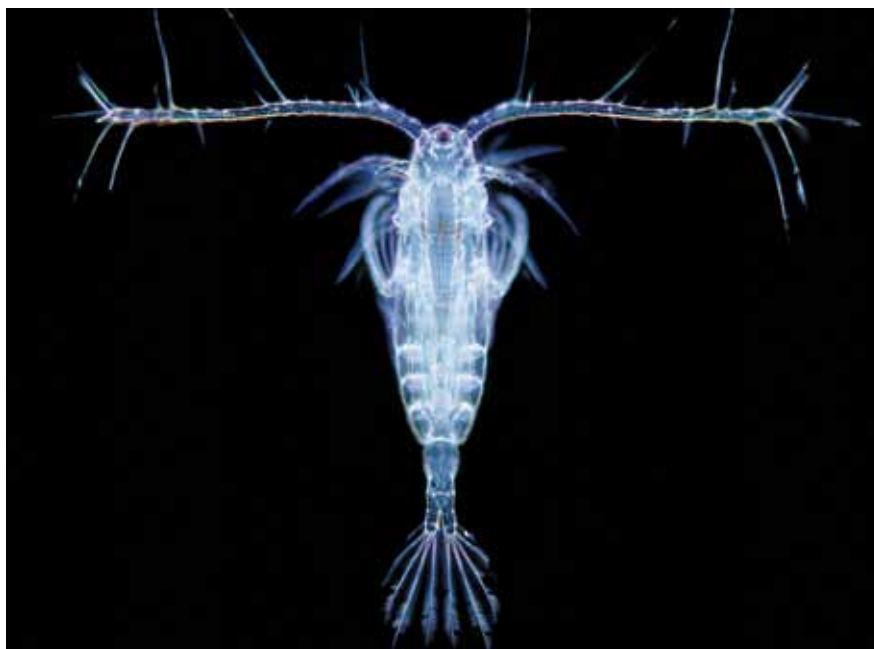
Er zijn ongeveer 11.500 soorten roeipootkreeftjes beschreven (BOXSHALL & HALSEY 2004). Mogelijk zijn er zo'n 15.000 soorten in totaal. In Nederland zijn 280 gevestigde soorten bekend, waaronder enkele exoten, en worden nog ongeveer 25 soorten verwacht (W. Vervoort pers. obs.). Vier soorten zijn alleen maar uit Nederland bekend: *Darcythompsonia neglecta*, *Schizopera (Schizopera) compacta*, *Sphaeronella devosae* en *Sphaeronella ecaudata*.

Voorkomen

Vele aquatische milieus – de Noordzee, het getijdegebied, het IJsselmeer, de Zeeuwse wateren en de rivieren en meren – zijn zeer rijk aan soorten. Roeipootkreeftjes scoren qua individuenrijkdom, en mogelijk ook biomassa, waarschijnlijk het hoogst op aarde. De dichtheid per (water)volumeeenheid kan zo hoog zijn dat de waterkolom door de aanwezigheid van de diertjes gekleurd kan zijn. Er is in ieder geval één nieuwe soort verschenen sinds 1980: *Eurytemora americana*, waarschijnlijk aangevoerd met ballastwater (BAKKER 1972).

Determinatie

VAN BREEMEN 1908, GURNEY 1931, 1932, 1933, KABATA 1979, 2003, HUYS ET AL. 1996, GOTTO 2004, BOXSHALL & HALSEY 2004.



▲ *Acartia tonsa*

▲ *Sabelliphilus elongatus*

Animalia ► Arthropoda (fylum) ► Pancrustacea (subfylum) ► Ostracoda (klasse)

OSTRACODA - MOSSELKREEFTJES

KAREL WOUTERS

NEDERLAND 110 gevestigd, nog 60 verwacht
WERELD ca. 9000 beschreven

Kleine kreeftachtigen waarvan het lichaam geheel omgeven wordt door een kalkachtige, tweekleppige schaal waardoor ze aan een mosseltje doen denken. De grootte is meestal 0,5-1,5 mm. De voortbeweging gebeurt voornamelijk met beide voelsprietparen en met pootjes. Mosselkreeftjes leven op de bodem in zowel zoet, brak als zout water.

Cyclus

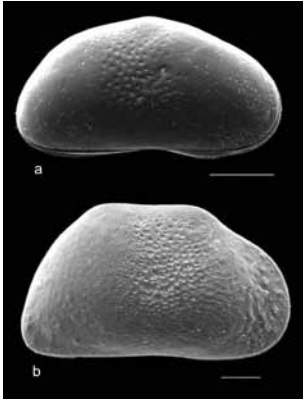
Uit het ei sluipt een larve (nauplius) die reeds een schaal heeft. Tijdens de groei vervelt het dier achtmaal, waarbij de oude schaal volledig wordt afgeworpen en een nieuwe schaal wordt gevormd. Het negende stadium is het volwassen stadium. De levensduur van mosselkreeftjes schommelt van enkele maanden tot ongeveer vier jaar. De meeste soorten hebben een seizoensgebonden levenscyclus, één per jaar dus. Andere hebben meerdere generaties per jaar, zodat het hele jaar door juvenielen kunnen worden aangetroffen. De meeste in zee levende mosselkreeftjes planten zich ge-

slachtelijk voort; toch zijn er soorten waarbij mannetjes zeldzaam zijn. Van de in Nederland levende zoetwatermosselkreeftjes zijn er zeer veel die zich parthenogenetisch voortplanten. Van sommige wordt af en toe een mannelijk exemplaar aangetroffen, van andere zijn in onze contreien nog nooit mannetjes waargenomen. Het meest tot de verbeelding sprekende voorbeeld van een soort zonder mannetjes is *Darwinula stevensoni* (superfamilie Darwinuloidea), een kosmopolitische zoetwatersoort die ook in Nederland voorkomt. Fossiele gegevens suggereren dat binnen deze superfamilie mannetjes afwezig zijn sinds ten minste 200 miljoen jaar.

Ecologie

Het voedsel van mosselkreeftjes bestaat uit algen, kiezelwieren, bacteriën, organisch afval, dood of levend plantaardig materiaal en soms resten van andere dieren. Door de aanwezigheid van een sterk verkalkte schaal zijn mosselkreeftjes zeer belangrijk in paleontologisch onderzoek.

▼
Cavernocypris subterranea en
Pseudocandona zschokkei
 ▶▶
Cypria ophthalmica



Diversiteit

In totaal zijn wereldwijd ongeveer 9000 soorten bekend (MARTENS ET AL. 2008, K. Wouters pers. obs.). In Nederland zijn 110 gevestigde soorten bekend, terwijl er nog zo'n 60, met name mariene, verwacht worden (ATHERSUCH ET AL. 1989, WOU-

TERS 1989, MEISCH ET AL. 1990, MEISCH 2000). Er zijn drie mosselkreeftjes van Nederlandse exemplaren beschreven: *Cypria ophthalmica* var. *subsalsa* (heden: *Cypria subsalsa*), *Aspidomconcha limnorae* en *Redekea perpusilla*.

Voorkomen

Het getijdgebied en andere kustgebieden en het Zuid-Limburgse heuvelland zijn het rijkst aan soorten. Mosselkreeftjes kunnen in grote aantallen voorkomen: in een brakwaterplas werden zo'n 1,8 miljoen individuen per m² aangetroffen (HEIP 1976). Door het verzamelen van mosselkreeftjes in beekbronnen van Zuid-Limburg werden in de jaren 1980 vier nieuwe soorten voor Nederland ontdekt: *Pseudocandona zschokkei*, *Cavernocypris subterranea*, *Potamocypris zschokkei* en *Psychrodromus olivaceus* (WOUTERS & BLESS 1986).

Determinatie

Zoet water: MEISCH 2000. Zout en brak water: ATHERSUCH ET AL. 1989, ANGEL 1993.

Animalia ▶ Arthropoda (fylum) ▶ Pancrustacea (subfylum) ▶ Malacostraca (klasse)

MALACOSTRACA - ECHTE KREEFTACHTIGEN

CHARLES H.J.M. FRANSEN

NEDERLAND 360 gevestigd (waarvan ca. 45 exoten)

WERELD ruim 37.690 beschreven



Leptostraca

Kreeftachtigen met een lichaam dat bestaat uit 20 segmenten met aanhangsels, namelijk een kop van zes segmenten, een borststuk van acht segmenten en een achterlijf van meestal zes segmenten, de telson niet meegerekend. Tot de Malacostraca behoren de groepen die we de typische kreeftachtigen zouden kunnen

noemen. In Nederland komen Leptostraca, bidsprinkhaankreeften (Stomatopoda), Bathynellacea, aasgarnalen (Mysida), vlokreeften (Amphipoda), pissebedden (Isopoda), naaldkreeftjes (Tanaidacea), zeekomma's (Cumacea), krill (Euphausiacea) en tienpotigen (Decapoda) voor, die hieronder worden besproken.



Bidsprinkhaankreeften - Stomatopoda



Aasgarnalen - Mysida



Vlokreeften - Amphipoda



Pissebedden - Isopoda



Naaldkreeftjes - Tanaidacea



Zeekomma's - Cumacea



Krill - Euphausiacea



Tienpotigen - Decapoda

Animalia ▶ Arthropoda (fylum) ▶ Pancrustacea (subfylum) ▶ Malacostraca (klasse) ▶ Phyllocarida (subklasse) ▶ Leptostraca (orde)

LEPTOSTRACA

ARJAN GITTENBERGER & CHARLES H.J.M. FRANSEN

NEDERLAND 1 gevestigd

WERELD ca. 40 beschreven

Leptostraca worden tot ongeveer 12 mm groot en onderscheiden zich vooral van andere kreeftachtigen door de aanwezigheid van een beweegbaar rostrum, zeven achterlichaamsegmenten en een relatief grote tweekleppige carapax (schild) dat het borststuk en een deel van het achterlijf be-

dekt. De poten van het borststuk zijn bladvormig (KLUIJVER & INGALSUO 2004, MAUCLINE 1984). De in Nederland voorkomende soort *Nebalia bipes* is verder herkenbaar aan de volledig ontwikkelde ogen die rood zijn bij levende individuen (KLUIJVER & INGALSUO 2004, MAUCLINE 1984). Alle soorten zijn marien.

Cyclus

Leptostraca zijn tweeslachtig, waarbij het vrouwtje de eieren draagt totdat ze uitkomen. Hoewel de larven sprekend op de volwassen stadia lijken is de typische carapax nog niet volledig volgroeid als ze uit de eieren komen. Bij *Nebalia bipes* onderscheiden de mannetjes zich vooral van de vrouwtjes door het tweede paar van antennen die bij mannetjes aanzienlijk langer zijn, dat wil zeggen zo lang als hun lichaam, dan bij vrouwtjes (KLUIJVER & INGALSUO 2004).

Ecologie

De in Nederland voorkomende *Nebalia bipes* warrelt detritus op van de bodem en filtert deze met zijn monddelen. Ook worden grotere stukken detritus en aas gegeten, zelfs van de eigen soort.

Diversiteit

Wereldwijd komen ongeveer 40 soorten Leptostraca voor (HANLEY & MARTIN 2005), verdeeld over drie families. Verwacht wordt dat de werkelijke diversiteit vele malen groter is (HANLEY & MARTIN 2005). In Nederland komt alleen de soort *Nebalia bipes* voor (DAAN & MULDER 2005). Deze behoort tot de familie Nebaliidae waarin tot nu toe 28 soorten beschreven zijn.

Voorkomen

Leptostraca komen voor in uiteenlopende mariene habitats van de getijdzone tot op dieptes van 6000 m. De meeste soorten hebben een voorkeur voor modderige, zuurstofarme bodems. *Nebalia bipes* heeft in Nederland een voorkeur voor de kustgebieden waar hij op de bodem leeft op dieptes van 5-60 m (KLUIJVER & INGALSUO 2004).

Determinatie

MAUCHLINE 1984, KLUIJVER & INGALSUO 2004.



◀ *Nebalia bipes*

Animalia ▶ Arthropoda (fyllum) ▶ Pancrustacea (subfyllum) ▶ Malacostraca (klasse) ▶ Hoplocarida (subklasse) ▶ Stomatopoda (orde)

STOMATOPODA - BIDSPRINKHAANKREEFTEN
ARJAN GITTENBERGER & CHARLES H.J.M. FRANSEN

NEDERLAND 1 gevestigd
WERELD ca. 450 beschreven

Bidsprinkhaankreeften zijn langwerpige, afgeplatte kreeftachtigen met gesteelde, vaak T-vormige ogen en een carapax (schild) dat de eerste twee segmenten van het borststuk omvat. Het voorste paar poten is uitgroeid tot grote klauwen die lijken op die van bidsprinkhanen. Er zijn drie paar looppoten aanwezig. Alle soorten leven in het mariene milieu.

Cyclus

Bidsprinkhaankreeften kunnen zich wel 20-30 keer in hun leven voortplanten. Bij het hierbij behorende paringsritueel kunnen de individuen van de meeste soorten zich actief laten oplichten. Lichtsignalen worden bij veel bidsprinkhaankreeften dan ook veelvuldig gebruikt in de communicatie met soortgenoten. Hoewel de meeste soorten solitair leven en alleen bij de paring hun soortgenoten opzoeken, leven de mannetjes en vrouwtjes van sommige soorten hun hele leven monogaam bij elkaar.

Ecologie

Bidsprinkhaankreeften zijn relatief agressieve jagers die met hun klauwen vanuit holletjes actief kleine prooien neerslaan of spietsen en openen.

Diversiteit

Wereldwijd zijn er circa 450 soorten beschreven (SCHRAM & MÜLLER 2004), in Nederland is slechts één soort geregistreerd (HOLTHUIS 1950): *Rissoides desmaresti*.

Voorkomen

Bidsprinkhaankreeften zijn uitsluitend in zout water te vinden en leven daar meestal in holletjes en gaten in de bodem (HOLTHUIS 1950). De meeste soorten leven in tropische en subtropische wateren van de Indische en Pacificse Oceaan. In gematigde gebieden komen relatief veel minder soorten voor. *Rissoides desmaresti* is slechts enkele malen waargenomen in de Nederlandse wateren, ver uit de kust, zoals op de Bruine Bank (HOLTHUIS 1950).

Determinatie

HOLTHUIS 1950.



▼ Bidsprinkhaankreeft
Rissoides desmaresti

Animalia ► Arthropoda (fylum) ► Pancrustacea (subfylum) ► Malacostraca (klasse) ► Eumalacostraca (subklasse) ► Bathynellacea (orde)

BATHYNELLACEA

ARJAN GITTEMBERGER & CHARLES H.J.M. FRANSEN

Bathynellacea zijn zeer kleine (0,5-3 mm) blinde, wormachtige kreeftachtigen met een enigszins cilindrisch lichaam (CAMACHO ET AL. 2002). In tegenstelling tot de meeste andere kreeftachtigen missen ze een carapax (schild). Ze leven over het algemeen ondergronds in het grondwater (CAMACHO ET AL. 2002), wat volgens Coineau (2000) mogelijk gerelateerd is aan het feit dat de volwassen dieren sterk op het larvale stadium lijken.

Cyclus

De vrouwtjes en mannetjes moeten blijven vervellen om zich voort te kunnen planten. Vrouwtjes leggen hierbij één ei per keer. De embryonale ontwikkeling duurt bij de in Nederland voorkomende soort *Antrobathynella stammeri* negen maanden. De larve die uit het ei komt lijkt sprekend op het volwassen stadium met als enige verschil dat het nog niet hetzelfde aantal poten heeft. De poten ontwikkelen zich bij de hierop volgende vervellingen (CAMACHO ET AL. 2002). Bathynellacea worden over het algemeen ongeveer twee jaar oud.

Ecologie

Bathynellacea voeden zich met detritus, bacteriën en schimmels welke aanwezig zijn in het grondwater tussen de zand-

NEDERLAND 1 gevestigd
WERELD ca. 200 beschreven

korrels. Enkele soorten zijn ook eencelligen de baas met hun scherp getande kaken.

Diversiteit

Wereldwijd zijn ongeveer 200 soorten beschreven (CAMACHO ET AL. 2002, FIERS 2007). In Nederland is slechts één soort bekend (NOTENBOOM & BOOM 1990); *Antrobathynella stammeri*.

Voorkomen

Bathynellacea leven meestal in zoet grondwater, hoewel sommige soorten ook licht brak water tolereren. Alle soorten prefereren een donkere omgeving, waarbij de meeste ondergronds in grotten en tussen het zand in het grondwater leven, maar sommige ook diep op de bodem van meren te vinden zijn (CAMACHO ET AL. 2002). Hoewel van Bathynellacea vaak wordt verondersteld dat ze zeldzaam zijn, hebben ze een wereldwijde verspreiding (FIERS 2007). Ze zijn ondergronds in alle continenten gevonden, de polen uitgezonderd (CAMACHO ET AL. 2002). *Antrobathynella stammeri* is in Montferland (GE) en Noord-Brabant gevonden (NOTENBOOM & BOOM 1990).

Determinatie

HUSMANN 1964, NOTENBOOM & BOOM 1990, FIERS 2007.

Animalia ► Arthropoda (fylum) ► Pancrustacea (subfylum) ► Malacostraca (klasse) ► Eumalacostraca (subklasse) ► Mysida (orde)

MYSIDA - AASGARNALEN

ARJAN GITTEMBERGER & CHARLES H.J.M. FRANSEN

Mysida zijn kreeftachtigen die erg op garnalen lijken. In tegenstelling tot garnalen, zijn de meeste aasgarnalen een stukje kleiner en ligt het achterste gedeelte van het rug-schild vrij en is dit dus niet vergroeid met de borstsegmenten. Verder hebben ze plaatvormige uitsteeksels aan de

basis van hun poten en hebben de volwassen vrouwtjes een broedbuidel. De verschillende soorten leven in zout, brak en/of zoet water.

Cyclus

Aasgarnalen doen aan geslachtelijke voortplanting en vertonen broedzorg. Na de bevruchting houdt het wijfje de eieren bij zich in een broedbuidel (marsupium). Na enkele vervellingen worden ze los in het water gelaten, waarna ze het volwassen stadium bereiken. Een van de meest algemene soorten in Nederland, de brakwataasgarnaal *Neomysis integer*, plant zich in twee generaties per jaar voor. De overwinterende generatie broedt hierbij in april en mei en de voorjaarsgeneratie begint te broeden in juni-juli (BORGHOUTS 1978). De meeste soorten worden één of twee jaar oud.

Ecologie

Het merendeel van de aasgarnalen zijn omnivore filtervoeders op algen, detritus en allerlei plankton (MELAND 2002). Er bestaan ook enkele aaseters en predatoren, waarbij ze als dierlijk voedsel vooral kleine kreeftachtigen zoals roeipootkreeftjes (Copepoda) nuttigen (BORGHOUTS-BIERSTEKER 1983). Zelf vormen aasgarnalen belangrijk voedsel voor veel soorten vissen (BORGHOUTS-BIERSTEKER 1983). De exoot *Hemimysis anomala*, de Kaspische aasgarnaal, kan in zeer grote aan-

▼
Roodbuikaasgarnaal
Hemimysis lamornae



tallen voorkomen en zo een flinke achteruitgang veroorzaken van bijvoorbeeld watervlooien, mosselkreeftjes, raderdieren en ongewervelde predatoren (KETELAARS ET AL. 1999).

Diversiteit

Wereldwijd zijn er meer dan 1100 soorten beschreven (ANDERSON 2010A). In Nederland zijn 16 gevestigde soorten vastgesteld (BORGHOUTS-BIERSTEKER 1983). Hieronder bevinden zich twee exoten, de geïntroduceerde Kaspische aasgarnaal *Hemimysis anomala* (FAASSE 1998) en *Limnomysis benedeni*, die Nederland op eigen kracht door de aanleg van het Rijn-Main-Donaukanaal heeft kunnen bereiken (KELLEHER ET AL. 1999).

Voorkomen

Van de aasgarnalen in Nederland leven de meeste vooral in zee langs onze kusten, hoewel veel soorten iets minder zout water ook tolereren. Een van de door duikers meest

geziene soorten is de roodbuikaasgarnaal *Hemimysis la-mornae* die zich in groepjes in gaten schuil houden. Verscheidene soorten leven als plankton, soms in uitgebreide groepen. De brakwataasgarnaal *Neomysis integer* komt zowel in zoet, als brak en zout water algemeen voor. *Limnomysis benedeni* is een zoetwatersoort. De exotische Kaspische aasgarnaal *Hemimysis anomala* leeft vooral in zoet water en soms in brak water (WOLFF 2005), waar hij vaak tussen het wier of in gaten tussen de stenen van een dijk te vinden is. Deze soort, die oorspronkelijk uit de Kaspische en Zwarte Zee komt, werd als visvoedsel uitgezet in een aantal wateren in de voormalige Sovjet-Unie. Van hieruit hebben de populaties zich flink uitgebreid via rivieren en de Oostzee, maar waarschijnlijk ook met ballastwater (VLIZ ALIEN SPECIES CONSORTIUM 2008).

Determinatie

BACESCU 1954, BORGHOUTS-BIERSTEKER 1983, TATTERSALL & TATTERSALL 1951.

Animalia ► Arthropoda (fylum) ► Pancrustacea (subfylum) ► Malacostraca (klasse) ► Eumalacostraca (subklasse) ► Amphipoda (orde)

AMPHIPODA - VLOKREEFTEN

DIRK PLATVOET

NEDERLAND ca. 180 gevestigd (waarvan 12 exoten), nog 16 verwacht
WERELD ca. 6000 beschreven

Vlokreeften zijn Malacostraca die over het algemeen zijdelings zijn afgeplat. Het lichaam bestaat uit 19 segmenten waarvan er zes versmolten zijn tot de kop (cephalon). Bij de meeste vlokreeften zijn de eerste twee pootparen voorzien van klauwtjes, naar achteren gevolgd door vijf paar looppoten (periopoden), drie paar zwempoten (pleopoden) en drie paar uropoden. De aan het eind van het lichaam gelegen anus wordt van boven afgedekt door het telson. De eerste twee pootparen met de klauwtjes (gnathopoden) kunnen variëren van sterk vergroot tot sterk gereduceerd. De zwempoten verzorgen, naast hun zwemfunctie, ook een waterstroom langs de kieuwen waardoor voldoende zuurstof opgenomen kan worden. Vlokreeften leven in zoet, brak en zout water, en kunnen ook sub- of semiterrestrisch zijn.

Cyclus

Vlokreeften zijn van gescheiden geslacht en de mannetjes bevruchten de eieren door hun sperma bij de vrouwtjes los

te laten. Bij de vrouwtjes bevinden zich aan de looppoten de broedplaten die samen de broedbuidel vormen waarin de eieren worden 'uitgebroed' tot volledig ontwikkelde juvenielen. De levensduur van vlokreeften is sterk afhankelijk van de omgevingstemperatuur. In stabiele, koude systemen, zoals de diepzee en ondergrondse watersystemen met een constante temperatuur, kan de levensduur meerdere jaren zijn en de dieren kunnen dan enorm groot worden (tot 25 cm lang). In minder stabiele situaties kunnen de generaties elkaar snel opvolgen en kan de levensduur veel minder dan een jaar kan zijn.

Ecologie

Verskillende soorten kunnen een zeer verschillend dieet hebben. Het merendeel zoekt actief naar voedsel en is omnivoor, terwijl andere soorten filtervoeders, roofdieren of ectoparasieten bij vissen zijn. Bij sommige soorten zijn aanpassingen aan een bepaalde voedingswijze goed te herkennen, maar veel soorten kunnen zich juist aan veel ver-

◀◀
Dexamine thea

▼
Ischyrocerus anguipes





▲
Spookkreeftje
Caprella mutica

schillende situaties aanpassen. Dit maakt dat ze tot de meest succesvolle invasieve diergroepen behoren. Vlokkreeftjes kunnen enorme dichtheden behalen, waardoor ze een zeer belangrijk voedselbron vormen voor veel, vooral jonge, vis.

Diversiteit

In totaal zijn wereldwijd zo'n 6000 soorten beschreven (BARNARD & KARAMAN 1991), maar er worden met hoge snelheid nieuwe soorten beschreven – met name in Azië – dus dit aantal zal de komende jaren sterk toenemen. In Nederland zijn 180 gevestigde soorten bekend (DEN HARTOG 1963, 1964, FAASSE & VAN MOORSEL 2000, FAASSE & STIKVOORT 2002, FRANSEN & SMEENK 1991, HOLTHUIS 1983, PINKSTER 1993, PLATVOET & PINKSTER 1995,

STOCK 1966, D. Platvoet pers. obs.), waaronder 12 exoten. Er worden nog 16 exoten verwacht.

Voorkomen

Vlokkreeften komen in vrijwel alle biotopen voor en kunnen worden gevonden van de diepzee tot op zo'n 5000 m hoogte. Van de 180 Nederlandse soorten zijn er 140 marien, 15 leven in brak water, 11 in zoet water en 14 zijn sub- of semiterrestrisch (bij zoet of zout water). De meeste soorten zijn bodembewoners, maar er zijn ook pelagische soorten. Naast de vrijlevende soorten, zijn er ook die commensaal leven in sponzen en andere vastzittende of vrijlevende organismen. Andere, zoals de slijkgarnalen (Corophiidae), spinnen kokertjes om in te leven. Vlokkreeften kunnen in enorme dichtheden voorkomen. De slijkgarnalen kunnen oppervlakten van stenen bedekken in een dichtheid van meer dan 100.000 individuen per m². Bij gammariden (Gammaridae) kan dit aantal oplopen tot 60.000, waarbij ze tot 95% van de macrofaunabiomassa kunnen uitmaken. In zee is sprake van de komst van zuidelijke soorten, met name uit het Mediterrane gebied, maar ook van Oost-Aziatische en Amerikaanse oorsprong. Na opening van het Rijn-Main-Donaukanaal hebben zich vijf Pontokaspische soorten in Nederlandse zoete tot licht brakke binnenwateren gevestigd. Door de komst van exoten is een aantal gevestigde soorten naar refugia verdreven. Voor de uit zijn voorkeursbiotoop verdreven soort *Gammarus duebeni* geldt bijvoorbeeld dat deze alleen nog voorkomt in gebieden met een sterk verhoogd zoutgehalte, een situatie die de nieuwe invasieve soorten niet tolereren. Mogelijk dat enkele soorten zullen verdwijnen door de invasieve nieuwkomers.

Determinatie

SHELLENBERG 1942, LINCOLN 1979, BARNARD & BARNARD 1983, PINKSTER & PLATVOET 1986, BARNARD & KARAMAN 1991, BOUSFIELD & HOOVER 1997, EGERS & MARTINS 2001.

Animalia ► Arthropoda (fylum) ► Pancrustacea (subfylum) ► Malacostraca (klasse) ► Eumalacostraca (subklasse) ► Isopoda (orde)

ISOPODA - PISSEBEDDEN

MATTY P. BERG

NEDERLAND 86 gevestigd (waarvan 18 exoten), nog 11 verwacht
WERELD 11.437 beschreven

Afgeplatte Malacostraca (1-45 mm) waarbij de eerste twee segmenten van het borststuk met de kop zijn vergroeid. Pissebedden zijn relatief klein, met zeven paar poten van gelijke vorm en grootte. Ze missen een kopborststuk, een soort schild dat de kop bedekt, dat bij andere Crustacea wel aanwezig is. Gasuitwisseling vindt plaats via gespecialiseerde, kieuwachtige pleopoden, aan de achterkant van het lichaam. Bij landpissebedden zijn deze pleopoden omgevormd tot een soort 'long', zichtbaar aan de onderkant van het lichaam. De ogen staan nooit op steeltjes, maar liggen op het lichaam. Het laatste abdominale segment is versmolten met het telson, tot een pleotelson. De onderorde Gnathiidea wordt soms als aparte orde onderscheiden. Pissebedden komen voor in zee, in zoet water én op het land.

Cyclus

De meeste pissebedden planten zich geslachtelijk voort. Sommige soorten zijn echter parthenogenetisch, waarbij de

vrouwjes alleen dochters voortbrengen via onbevuchte eieren. Bij de soorten met een geslachtelijke voortplanting vindt de spermaoverdracht direct plaats via paring (WARBURG 1994). Bij de meeste soorten worden bevruchte eieren overgebracht naar de broedbuidel, die gevormd wordt door plaatvormige uitsteeksels tussen de poten. Uit het ei komt een manca, die al sterk lijkt op een volwassen pissebed. In de broedbuidel ontwikkelen de manca's tot jonge pissebedden. Als de jongen groot genoeg zijn om voor zichzelf te zorgen, scheurt de broedbuidel open, de jonge pissebedjes vrijlatend. Die zijn geheel zelfstandig. Buiten de buidel vervellen de jonge dieren nog een aantal maal totdat ze volwassen zijn. Bij sommige soorten waterpissebedden worden de eieren binnen het lichaam gedragen. Pissebedden worden zo'n 1,5-2,5 jaar oud en maximaal zo'n negen jaar.

Ecologie

De land- en zoetwaterdieren zijn zonder uitzondering detrivoor. Ze leven van afgestorven blad, schimmels en bacteriën,



◀◀ *Eluma caelatum*

◀ Havenpissebed
Ligia oceanica



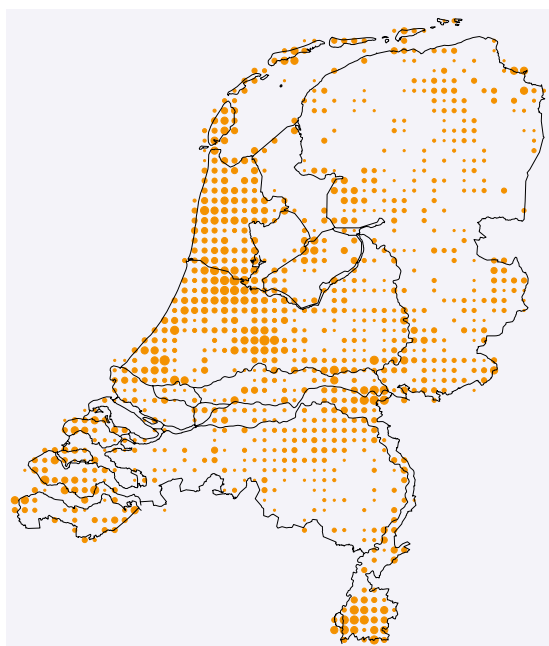
◀◀ *Idotea pelagica*

◀ Kleipissebed
Trachelipus rathkii



hoffmannseggii, leeft alleen in mierennesten, waar ze allerlei afvalproducten eten; ze zijn dus niet parasitair. Sommige zeewatersoorten zijn zeer specialistisch en leven parasitair op vissen of in de bek van vissen of op en in andere kreeftachtigen. Andere zeewatersoorten leven van hout of detritus. Van sommige landpissebedden wordt vermoed dat ze schadelijk zijn in de kasteelt. Sommige zeepissebedden worden als schadelijk ervaren voor zeeveringen met hout als belangrijke component. Het ontbreken van een zwemmende fase in de levenscyclus van waterpissebedden is een beperkende factor in hun verspreiding. Landpissebedden zijn zonder uitzondering slechte verspreiders. Land- en zoetwatersoorten zijn door hun hoge aantallen essentieel voor het op gang houden van de voedselkringloop in de bodem en het water.

◀◀ Mierenpissebed
Platyarthrus hoffmannseggii



◀◀ Aantal soorten pissebedden per 5x5 km tot en met 2009. Kwadratisch geschaald; grootste stip: 21-25 soorten. Bij inventarisaties heeft vooral Noord-Holland veel aandacht gekregen waardoor het verspreidingsbeeld vertekend is. Bron: EIS-werkgroep bodemfauna.

Diversiteit

Er zijn 11.437 pissebedsoorten beschreven (SCHOTTE ET AL. 2008). Hiervan zijn 86 soorten voor Nederland gemeld, waarvan 18 exoten (BERG ET AL. 2008, HUWAE & RAPPÉ 2003). Er worden nog 11 soorten voor Nederland verwacht (BERG 1997). De Nederlandse landpissebeddenfauna is relatief goed onderzocht. De kans dat nog nieuwe soorten die wel in het nabije buitenland voorkomen in Nederland worden gevonden is niet zo heel groot.

Voorkomen

Soortenrijke gebieden zijn de Noordzee, grote zoetwaterlichamen, loofbossen in kleigebieden, het rivierengebied en hellingbossen in het Zuid-Limburgse heuvelland (BERG ET AL. 2008, HUWAE & RAPPÉ 2003). Er kunnen tot tien soorten landpissebedden per 100 m² of 25 soorten per 5x5km-hok aangetroffen worden (BERG ET AL. 2008, PAOLETTI & HASSALL 1999). Dichtheden kunnen oplopen tot gemiddeld tien landpissebedden per m², waarbij er wel een duidelijke clustering kan optreden, met honderden individuen bij elkaar op een

aas en in minder mate van levende plantenwortels en zaailingen. Eén landpissebed, de mierenpissebed *Platyarthrus*

plek (PAOLETTI & HASSALL 1999). Bij zoetwaterpissebedden is een dichtheid van 586 exemplaren per m² vastgesteld (ADCOCK 2006). Van zeewaterpissebedden kunnen vijf soorten per 2000 g wier (versgewicht) en twaalf individuen per 10 g wier (drooggewicht) voorkomen (INGOLFSSON 1995, VIEJO & ÅBERG 2003). Er zijn sinds 1758 waarschijnlijk geen soorten uit Nederland verdwenen. Wel konden sinds 1980 zes nieuwe land- en negen nieuwe waterpissebedsoorten aan de lijst worden toegevoegd (BERG ET AL. 2008, HUWAE & RAPPÉ 2003). Deze

nieuwe soorten konden vastgesteld worden door een toegenomen aandacht voor deze groep en waren waarschijnlijk al aanwezig.

Determinatie

Bijna alle soorten: HOLTHUIS 1956. Landpissebedden: OLIVER & MEECHAN 1993, BERG & WIJNHOFEN 1997. Waterpissebedden: GLEDHILL ET AL. 1993, HUWAE & RAPPÉ 2003. Zeepissebedden: NAYLOR 1972, HOLDICH & JONES 1983.

Animalia ► Arthropoda (fylum) ► Pancrustacea (subfylum) ► Malacostraca (klasse) ► Eumalacostraca (subklasse) ► Tanaidacea (orde)

TANAIDACEA - NAALDKREEFTJES

A. (TON) VAN HAAREN, ARJAN GITTENBERGER & CHARLES H.J.M. FRANSEN

NEDERLAND 2 gevestigd

WERELD 1100 beschreven

Tanaidacea zijn pissebedachtige kreeftachtigen van meestal slechts enkele millimeters groot. De carapax (schild) bedekt de eerste twee segmenten van het borststuk. Het tweede paar aanhangsels van het borststuk is vergroot en voorzien van een schaar. Vrouwjes zijn in het bezit van een broedbuidel, gevormd door plaatvormige uitsteeksels aan de pootbases (HOLDICH & JONES 1983, HOLTHUIS 1956). De meeste soorten leven in zout water, enkele soorten in brak of zoet water.

Cyclus

Naaldkreeftjes planten zich geslachtelijk voort en enkele soorten zijn tweeslachtig (HOLDICH & JONES 1983). Bij hermafrodieten is meestal sprake van protogynie (SIEG 1980), dat wil zeggen dat het individu van vrouw in man verandert, terwijl bij de meeste andere hermafrodiete 'Crustacea' het mannelijke stadium voorafgaat aan het vrouwelijke stadium, ook wel protandrie genoemd. Ze maken kokertjes van (meestal) slib waarin de paring plaatsvindt en die tevens als broedkamer dient. In *Heterotanaeis oerstedii* ontwikkelt het eerste larvale stadium (manca I) zich in de broedzak van het vrouwje. Na vervelling in het tweede larvale stadium (manca II) verlaat de larve de broedzak en de broedkamer en vestigt zich in de bodem om zelfstandig een nieuwe slibkoker te maken. De vrouwjes van *Tanaeis dulongii* voeren de manca extra dooier juist voordat de jongen uit de broed-

zak komen (JOHNSON & ATTRAMADAL 1982). Hierna volgen nog twee vervellingen tot juveniel mannetje of vrouwje. Naaldkreeftjes missen in tegenstelling tot de meeste andere kreeftachtigen een planktonisch stadium. Ze kunnen voor zover bekend één tot enkele jaren oud worden.

Ecologie

Hoewel de meeste soorten kleine planktonische voedseldeeltjes uit het water filteren met hun monddelen, jagen sommige ook actief op hun voedsel, waaronder kiezelwieren en nematoden (BARNES 1982).

Diversiteit

Wereldwijd zijn ongeveer 1100 soorten bekend (ANDERSON 2010A). In Nederland zijn twee gevestigde soorten vastgesteld: *Heterotanaeis oerstedii* en *Tanaissus lilljeborgi*. Sinds 2006 wordt de exoot *Sinelobus stanfordi* in Nederland aangetroffen. Het lijkt erop dat deze soort zich in Nederland zal gaan vestigen (GITTENBERGER ET AL. 2010, VAN HAAREN & SOORS 2009). Daarnaast zijn er drie soorten die wel eens op het strand aanspoelen maar zich niet in Nederland voortplanten: *Apeudes talpa*, *Leptocheilia dubia* en *Tanaeis dulongii* (niet-gevestigde soorten).

Voorkomen

De meeste soorten Tanaidacea zijn marien, maar er zijn wereldwijd ook enkele soorten die in brak en zoet water kunnen leven, zoals de exoot *Sinelobus stanfordi* die voorkomt in enkele Nederlandse estuaria en *Heterotanaeis oerstedii* welke typisch is voor brakke wateren. Deze laatste soort werd voor de afsluiting van de Zuiderzee nog in de brakke Noord-Hollandse binnenwateren gevonden, maar recentere vondsten zijn niet bekend. Verder leven ze meestal op een zandige tot modderige bodem. Daarvoor hebben ze een paar poten dat is aangepast aan het graven in de modder (BARNES 1982). De bekende Nederlandse soorten leven vooral in de ondiepere delen, meestal de eerste paar meters, maar in de volle Noordzee tot zo'n 50 m diep. Het voorkomen van *Tanaopsis graciloides* op de Oestergronden is in 2010 bevestigd. De status van deze soort is nog onduidelijk en hij wordt voorlopig nog niet tot de gevestigde soorten gerekend. Uit het buitenland zijn vele diepzeesoorten bekend tot een diepte van meer dan 9000 m.

Determinatie

HOLTHUIS 1956, SIEG 1980, HOLDICH & JONES 1983.

▼
Sinelobus stanfordi



Animalia ▶ Arthropoda (fyllum) ▶ Pancrustacea (subfyllum) ▶ Malacostraca (klasse) ▶ Eumalacostraca (subklasse) ▶ Cumacea (orde)

CUMACEA - ZEEKOMMA'S

ARJAN GITTENBERGER & CHARLES H.J.M. FRANSEN

NEDERLAND 11 gevestigd, nog enkele verwacht
WERELD ca. 1600 beschreven

Zeekomma's zijn kleine, doorzichtige tot witgelige kreeftachtigen van 2,5-22 mm groot. Het lichaam bestaat uit een voorste tonvormig gedeelte en een veel dunnere, iets langere, staart, die aan het einde gevorkt is (LAVALEYE 1984). De eerste drie segmenten van het lichaam worden omgeven door de carapax (schild). Achter de carapax volgen nog vijf segmenten die met de carapax de romp (pereion) vormen. Het pereion draagt vijf paar poten waarvan het laatste paar vaak naar achteren wijst en gebruikt wordt om te graven. De staart (pleon) bestaat uit zes segmenten. Bij de meeste Nederlandse soorten hebben de vrouwtjes geen poten aan de staart, de mannetjes echter kunnen er nul tot drie, of vijf paar hebben. Alle soorten zijn marien.

Cyclus

Alle soorten planten zich geslachtelijk voort. Zeekomma's leven ongeveer een jaar, waarbinnen ze twee maal jongen voortbrengen. Bij de paring omklemt het mannetje het vrouwtje met zijn tweede paar antennen. Na de bevruchting slaat het vrouwtje de eieren op in haar broedkamer (marsupium). Nadat de eieren zijn uitgekomen blijven de larven nog enige tijd in deze broedkamer totdat ze enkele keren verveld zijn en hun moeder verlaten in een stadium waarbij ze al sprekend op de volwassen dieren lijken. Hierna bereiken ze het volwassen stadium binnen enkele vervellingen (LAVALEYE 1984).

Ecologie

Zeekomma's voeden zich vooral met de in de bovenste laag van de zeebodem aanwezige micro-organismen en ander organisch materiaal. Hierbij filteren of grazen ze deze bovenste laag af (LAVALEYE 1984). Zeekomma's vormen, samen met bijvoorbeeld vlokreeftjes en aasgarnalen, een zeer belangrijke voedselbron voor allerlei vissoorten, maar met name platvissen die op de bodem naar prooiën zoeken.

**Diversiteit**

Wereldwijd zijn bijna 1600 soorten beschreven (ANDERSON 2010B). In Nederland zijn 11 gevestigde soorten geregistreerd (LAVALEYE 1984), maar door de geringe grootte en de cryptische levenswijze zijn er nog wel enkele extra soorten te verwachten.

▲
*Cumopsis goodsirii***Voorkomen**

Van de gevestigde soorten komen er inmiddels twee niet meer in Nederland voor: *Diastylis rathkei* en *Lamprops fasciata*. Zij leefden in het brakke water van de Zuiderzee en zijn verdwenen nadat de Afsluitdijk was aangelegd (LAVALEYE 1984). De negen soorten die nu nog in Nederland voorkomen leven in de zee, meestal een klein stukje ingegraven in de zeebodem.

Determinatie

JONES 1976, LAVALEYE 1984.

Animalia ▶ Arthropoda (fyllum) ▶ Pancrustacea (subfyllum) ▶ Malacostraca (klasse) ▶ Eumalacostraca (subklasse) ▶ Euphausiacea (orde)

EUPHAUSIACEA - KRILL

ARJAN GITTENBERGER & CHARLES H.J.M. FRANSEN

NEDERLAND 2 gevestigd
WERELD ruim 91 beschreven

Euphausiacea zijn garnaalachtige kreeftachtigen die ook wel krill worden genoemd. Ze hebben een carapax (schild) die alle segmenten van het borststuk omvat maar de kieuwen niet bedekt. Alle soorten zijn pelagisch en leven in het mariene milieu.

Cyclus

Krill plant zich uitsluitend geslachtelijk voort. Afhankelijk van de soort, houden de vrouwtjes de bevruchte eieren bij zich totdat deze uitkomen of worden de bevruchte eieren in het water losgelaten (GÓMEZ-GUTIÉRREZ 2002). Bij de in Nederland voorkomende soort *Nyctiphanes couchi* houdt het vrouwtje de eieren bij zich in een speciale broedzak totdat ze uitkomen.

▼
Nyctiphanes couchi

Ecologie

Krill filteren hun voedsel uit het water. Hoewel het over het algemeen alleseters (omnivoren) zijn, eten ze vooral plantaardig plankton. Zelf vormen ze de belangrijkste voedselbron voor baleinwalvissen.

Diversiteit

Wereldwijd zijn ten minste 91 soorten bekend (APPELLTANS ET AL. 2009). In Nederland zijn slechts twee soorten gevonden: *Nyctiphanes couchi* en *Meganyctiphanus norvegica* (BAAN & HOLTHUIS 1969, MEES ET AL. 1993).

Voorkomen

Krill komt in alle oceanen voor. De meeste soorten leven

pelagisch. In koude zeeën (niet in Nederland) kunnen ze voorkomen in dichtheden van 63.000 individuen per m³. Overdag zitten de meeste individuen van de in Nederland voorkomende soort *Nyctiphanes couchi* vlak boven de zeebodem, terwijl ze 's nachts meer aan de oppervlakte te vinden zijn (HICKLING 1925). *Nyctiphanes couchi* is in de Voordelta gevonden (MEES ET AL. 1993) en ver uit de kust (BAAN & HOLTHUIS 1969). Deze soort is inheems in de oostelijke Atlantische Oceaan (BODEN ET AL. 1955). *Meganyctiphanus norvegica* is zeldzaam en alleen ver uit de kust gevonden (BAAN & HOLTHUIS 1969).

Determinatie

MAUCLINE 1984, BAKER ET AL. 1990.

Animalia ► Arthropoda (fyllum) ► Pancrustacea (subfyllum) ► Malacostraca (klasse) ► Eumalacostraca (subklasse) ► **Decapoda (orde)**

DECAPODA - TIENPOTIGEN

CHARLES H.J.M. FRANSEN, ARJAN GITTENBERGER & BRAM KOESE

NEDERLAND 60 gevestigd (waarvan 12 exoten)

WERELD ca. 15.500 beschreven

Vaak grote Malacostraca (van 1 cm tot meer dan 3 m van schaar tot schaar bij de niet in Nederland voorkomende Japanse reuzenkrab *Macrocheira kaempferi*) waarbij de carapax (schild) alle segmenten van het borststuk omvat en ook de kieuwen bedekt. De ogen zijn gesteeld. De eerste drie paar aanhangsels van het borststuk dienen als extra monddelen (maxillipeden), de overige vijf paar als loop- of zwempoten. Het eerste paar (soms ook het tweede en derde) hiervan is voorzien van scharen. Bij krabben is het achterlijf sterk gereduceerd en onder het borststuk geklapt. In Nederland komen vertegenwoordigers van 18 families voor. Tot de orde behoren onder andere krabben, kreeften, garnalen, heremietkreeften en porcelijnkrabbetjes. Tienpotigen leven in zout, brak en zoet water en verscheidene soorten kunnen ook op het land geruime tijd in leven blijven.

Cyclus

Decapoda planten zich normaliter geslachtelijk voort met een inwendige bevruchting. In een enkel geval is ook parthenogenetische voortplanting waargenomen bij zoetwaterkreeften. In bepaalde groepen van garnalen kunnen de individuen tweeslachtig zijn. Dit hermafrodisme is meest pro-

drandisch, dat wil zeggen dat het individu gedurende zijn leven van sekse kan veranderen waarbij het eerst man is en daarna vrouw wordt. Bij veel krabbensoorten vangen de mannetjes een vrouwtje en houden deze onder hun lichaam vast totdat zij begint te vervellen. Op het moment dat dit is gebeurd draait het mannetje het vrouwtje snel om en vindt de bevruchting plaats. Na de vervelling blijft het lichaam van het vrouwtje voor enkele dagen relatief zacht. Het mannetje houdt daarom het vrouwtje ook na de bevruchting nog een tijd vast waarbij hij haar beschermt tegen predatoren totdat haar externe skelet weer is uitgehard. Uit de dui-zenden bevruchte eieren die het vrouwtje onder haar achterlichaam vasthoudt, ontwikkelen zich zwemmende krabbenlarven die meer op een kleine garnaal lijken dan op jonge krabbetjes. Deze larven doorlopen als zoöplankton enkele verschillende ontwikkelingsstadia totdat zich uiteindelijk een kleine krab vormt die zich op de bodem en tussen de stenen vestigt. In tegenstelling tot deze indirecte ontwikkeling zijn er ook soorten waarbij de ontwikkeling 'direct' plaatsvindt: uit de eieren ontwikkelt direct een miniatuur van het volwassen stadium. Tienpotigen worden tussen enkele maanden en zo'n 50 jaar oud.

▼
Gestreepte Amerikaanse rivierkreeft

Procambarus acutus

▶▶
Gewone hooiwagenkrab
Macropodia rostrata





Ecologie

De meeste Decapoda zijn aaseters en/of predatoren die de bodem afzoeken naar prooi. Ze zorgen er vaak voor dat vissen en andere organismen zodra ze doodgaan snel worden opgegeten, nog voordat ze gaan rotten. Zo vormen deze kreeftachtigen een belangrijk onderdeel van de voedselketen. Veel rivierkreeften zijn opportunistische omnivoren die in de praktijk vooral op waterplanten foerageren. Een hoge talrijkheid van exotische rivierkreeften (met name de rode Amerikaanse rivierkreeft *Procambarus clarkii*) kan leiden tot ecologische veranderingen in het water, zoals een degradatie van de plantengroei en vertroebeling van het water, met als gevolg een vermindering van de visstand. Ook graven deze soorten soms gangetjes in de oevers, met een zwakke waterwering als gevolg. Vele soorten worden door de mens geconsumeerd. In Nederland zijn dit met name de Noordzeekrab *Cancer pagurus*, de zeekreeft *Homarus gammarus* en de gewone of Hollandse garnaal *Crangon crangon*. De exoot Chinese wolhandkrab *Eriocheir sinensis* staat in zijn oorspronkelijke leefgebied (China) veelvuldig op het menu, maar in Nederland (nog) niet.

Diversiteit

In totaal zijn wereldwijd bijna 15.500 soorten beschreven waaronder zo'n 6600 soorten krabben, bijna 4000 soorten garnalen en meer dan 600 soorten zoetwaterkreeften (DE GRAVE ET AL. 2009). Binnen Nederland zijn in totaal 83 soorten gemeld waarvan er 60 gevestigd zijn. Onder de gevestigde soorten bevinden zich 12 exoten: vijf krabben (*Eriocheir sinensis*, *Rhithropanopeus harrisi*, *Hemigrapsus sanguineus*, *H. takanoi* en *Callinectes sapidus*), zes rivierkreeften (*Astacus leptodactylus*, *Orconectes limosus*, *Orconectes virilis*, *Pacifastacus leniusculus*, *Procambarus acutus* en *Procambarus clarkii*) en één garnaal (*Palaemon macrodactylus*). Er zijn 23 soorten niet of nog niet gevestigd. Hieronder zijn veel op het strand aangespoelde exemplaren van krabben en een nog onvolledig gedetermineerde exotische rivierkreeft *Procambarus* (marmerkreeft) waarvan nog niet duidelijk is of deze in Nederland stand kan houden.

Voorkomen

Decapoda zijn in zo goed als alle Nederlandse wateren te vinden. Hoewel de meeste soorten kreeften zoet water pre-

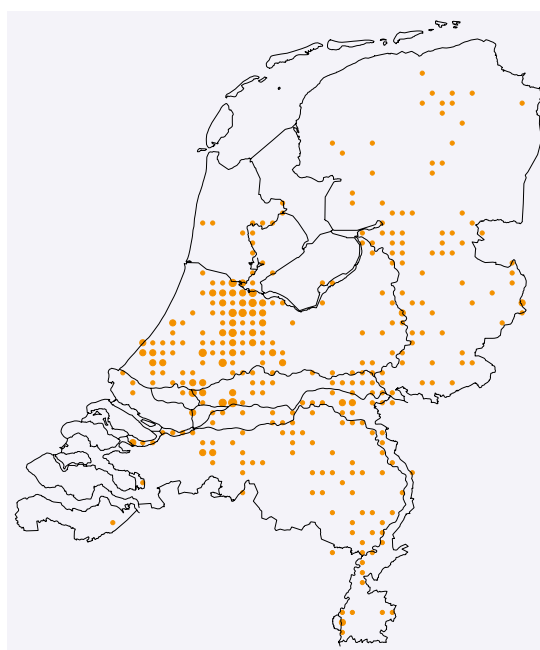
fereren, komen de meeste soorten krabben en garnalen in zout water voor. Er leeft echter ook een kreeft in zout water en één garnaal is in Nederlands zoet water te vinden. De Chinese wolhandkrab *Eriocheir sinensis* is een katadrome soort die als volwassen krab naar zee trekt voor de paring en eieren afzet. De jonge krabben keren terug naar het zoete water waar ze vier tot vijf jaar verblijven alvorens naar zee terug te keren (SOES ET AL. 2007). Veel soorten leven in kustgebieden, zoals de Waddenzee en langs dijken. Een groot aantal krabben komt verder uit de kust voor. Hieronder is een aantal soorten die in of op het zand leven zoals kiezelkrabben uit het genus *Ebalia*, zwemkrabben uit het genus *Liocarcinus* en modderkreeftjes uit de genera *Callinassa*, *Pestarella* en *Upogebia*. Opvallend is het grote aandeel exoten; veel (mariene) soorten zijn waarschijnlijk in Nederland gearriveerd via ballastwater. De eerste meldingen van soorten zoals de blaasjeskrab *Hemigrapsus sanguineus*, rugstreepgarnaal *Palaemon macrodactylus* en Chinese wolhandkrab *Eriocheir sinensis* kwamen uit Europese havens. Van hieruit hebben de soorten zich verder weten te verspreiden langs de Europese kusten. De exotische rivierkreeften zijn afkomstig



Gewone steurgarnaal
Palaemon elegans



Strandkrab
Carcinus maenas



Aantal waargenomen soorten zoetwaterkreeften per 5x5 km tot en met 2009. Kwadratisch geschaald; grootste stip: vier soorten. De gegevens hebben betrekking op zeven exoten en de inheemse Europese rivierkreeft *Astacus astacus*. Deze laatste komt nog maar op één plek bij Arnhem voor. Bron: eis-Nederland.



▲
Zeekreeft
Homarus gammarus

Animalia ► Arthropoda (fylum) ► Pancrustacea (subfylum) ► Hexapoda (klasse)

HEXAPODA - ZESPOTIGEN

ERIK J. VAN NIEUKERKEN & MATTY P. BERG

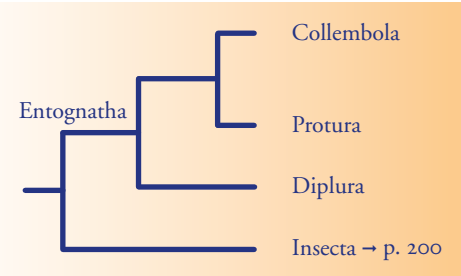
Geleedpotigen waarvan het lichaam in principe in drieën is gedeeld: een kop, een borststuk (drie segmenten) en een achterlijf (maximaal 12 segmenten). De kop draagt doorgaans een paar samengestelde ogen, één paar voelsprietten, een bovenlip (labrum), een paar bovenkaken (mandibels), een paar onderkaken (maxillen) en een onderlip (labium). Het borststuk draagt drie paar poten, die voornamelijk gebruikt worden om te lopen, soms om te springen of graven, of zich vast te grijpen aan een plant of gastheer. Hexapoda komen nauwelijks voor in het mariene milieu. De Hexapoda omvatten naast de echte insecten (Insecta) drie ordes van kleine ongevleugelde bodemdieren met verzonken monddelen, vaak samengevat als Entognatha: springstaarten (Collembola), beentasters (Protura), tweestaarten (Diplura). In het laatste decennium was soms

uit de consumptie- of aquariumhandel. Verschillende soorten, zoals de rode Amerikaanse rivierkreeft *Procambarus clarkii*, gevlekte Amerikaanse rivierkreeft *Orconectes limosus* en geknobbelde Amerikaanse rivierkreeft *Orconectes virilis* kunnen zeer talrijk zijn in stilstaande of langzaam stromende wateren (SOES & VAN EEKELN 2006, SOES & KOESE 2010). De inheemse Europese rivierkreeft *Astacus astacus* is een zeer bedreigde soort geworden, die alleen nog maar in één gebied bij Arnhem (GE) voorkomt. Dit komt door biotoopvernietiging, maar ook doordat waarschijnlijk vele exotische kreeften een schimmel ('kreeftenpest', *Aphanomyces astaci*, zie Oomycota) hebben geïntroduceerd die fataal is voor deze soort.

Determinatie

Mariene soorten: HOLTHUIS ET AL. 1986, ADEMA 1991, SMALDON ET AL. 1993, HAYWARD & RYLAND 1995, LEEWIS 2002, INGLE & CHRISTIANSEN 2004.
Zoetwatersoorten: SOUTY-GROSSET ET AL. 2006, KOESE 2008A.

NEDERLAND 19.920 gevestigd (waarvan ca. 300 exoten)
WERELD ruim 1.018.000 beschreven



twijfel ontstaan over de monofylie van de Hexapoda, maar modern moleculair onderzoek naar nucleaire genen, onder andere in Nederland, heeft aangetoond dat Hexapoda wel degelijk monofyletisch zijn (TIMMERMANS ET AL. 2008, REGIER ET AL. 2010).



Springstaarten - Collembola



Beentasters - Protura



Tweestaarten - Diplura



Insecten - Insecta

Animalia ► Arthropoda (fylum) ► Pancrustacea (subfylum) ► Hexapoda (klasse) ► Collembola (subklasse)

COLLEMBOLA - SPRINGSTAARTEN

MATTY P. BERG

Kleine (0,5-6,5 mm) Hexapoda met voelsprietten en enkelvoudige ogen, met één tot acht ocellen. Enkele soorten die diep in de bodem leven zijn blind. De monddelen liggen verzonken in de kop. Het lichaam is langgerekt tot bolvormig. Het achterlijf draagt aan het uiteinde een springvork ('springstaart') die in rust onder het lichaam naar voren is geklapt, maar plotseling naar achter kan veren waardoor het insect zichzelf de lucht in schiet. Bij soorten die diep in de bodem leven is de springvork gereduceerd of afwezig. Het

NEDERLAND 232 gevestigd, nog ruim 100 verwacht
WERELD 8038 beschreven

achterlijf draagt aan de onderkant van het eerste lichaamssegment een ventrale tubus met daarin uitstulpbare zakken. Ademhaling vindt plaats via diffusie of een via een tracheëensysteem. De meeste springstaarten leven terrestrisch en enkele soorten leven in het zout- en zoetwatermilieu.

Cyclus

Bij de paring is geen sprake van directe spermaoverdracht, maar het mannetje zet een spermatofoor (een sperma-



◀◀
Allacma fusca



◀
Isotomurus maculatus



◀◀
Orchesella villosa



◀
Tomocerus vulgaris

pakketje op een steeltje) op de bodem af, waarna het vrouwtje deze opneemt. Spermatofoorproductie staat onder invloed van geurstoffen uitgescheiden door het vrouwtje (VERHOEF 1984). Sommige soorten vertonen baltsgedrag, waarbij het mannetje het vrouwtje naar de spermatofoor leidt. Bij soorten uit de familie Sminthuridae dragen de vrouwtjes de veel kleinere mannetje met hun antennes. De eieren worden in hoopjes afgezet in de bodem. Na het uitkomen vervellen de dieren continu, ook in het volwassen stadium. Na elke vervelling wisselt een reproductieve fase af met een eefase, althans in het adulte stadium. Sommige soorten zijn altijd parthenogenetisch, waarbij uit onbevuchte eieren alleen dochters voortkomen. Bij enkele soorten komt parthenogenese slechts onder bepaalde omstandigheden voor. Parthenogenese wordt bij veel soorten veroorzaakt door een *Wolbachia*-bacterie. Springstaarten leven gemiddeld iets minder dan een jaar, maar ze kunnen in het laboratorium wel tot 5,5 jaar oud worden (ERNSTING ET AL. 1993).

Ecologie

Springstaarten hebben over het algemeen een verborgen levenswijze. Opvallende uitzonderingen zijn soorten uit de familie Hypogastruridae, die in enorme clusters op de kwelder kunnen worden waargenomen. Ze leven tussen strooisel, in de bodem, onder schors, stenen en dood hout en in de vegetatie op bladeren en in bloemhoofdjes. Ze zijn over het algemeen gevoelig voor uitdroging. Twee soorten leven op het wateroppervlak, *Podura aquatica* en *Sminthurides aquaticus*. Springstaarten eten schimmels, bacteriën, detritus, haarwortels, algen, pollen, aas, nematoden, Enchytraeidae, raderdieren en insecteneieren. Eén soort, *Cyphoderus albinus*, leeft in mierennesten waar afval wordt gegeten. Enkele soorten, met name *Sminthurus viridis*, kunnen schade-

lijk zijn in de landbouw en in de kasteelt (HOPKIN 1997). Door het eten van schimmels bevorderen springstaarten significant de afbraak van plantenafval en door het verspreiden van schimmelsporen bevorderen ze plant-schimmelsymbioses. Ze eten tevens de sporen en schimmeldraden van pathogene schimmels en reduceren zo de uitbraak van plantenziekten. Hun dispersievermogen is beperkt en passieve dispersie via de lucht is waarschijnlijk belangrijker dan actieve dispersie door lopen.

Diversiteit

Er zijn wereldwijd 8038 soorten beschreven, terwijl er 50.000 soorten verwacht worden (BELLINGER ET AL. 1996-2009, HOPKIN 1997). Uit Nederland zijn 232 gevestigde soorten en één niet-gevestigde soort bekend, en er worden nog maar liefst ruim 100 soorten verwacht. De springstaart *Protaphorura vanderdrifti* is op basis van een Nederlands type beschreven.

Voorkomen

Springstaarten zijn het meest soortenrijk in bossen, waar wel 21 soorten per 40×40 m kunnen voorkomen (BERG ET AL. 1998). De dichtheden kunnen in Nederland 10.000-15.000 individuen per m² zijn (BERG ET AL. 1998). In een taigabos in Noorwegen is een dichtheid van 50.000 individuen per m² aangetoond (PETERSEN 1982). Maar ook in landbouwbodems kunnen de aantallen flink oplopen. Er zijn recentelijk veel nieuwe springstaarten in Nederland gevonden, hetgeen het gevolg is van een toenemende aandacht voor deze groep. Waarschijnlijk zijn er geen soorten verdwenen uit Nederland (M.P. Berg pers. obs.).

Determinatie

GISIN 1960, PALISSA 1964, ZIMDARS & DUNGER 1994, BRETTFELD 1999, FJELLBERG 1998, 2007, POTAPOV 2001, THIBAUD ET AL. 2004, HOPKIN 2007.

Animalia ► Arthropoda (fylum) ► Pancrustacea (subfylum) ► Hexapoda (klasse) ► Protura (subklasse)

PROTURA - BEENTASTERS

MATTY P. BERG

NEDERLAND 2 gevestigd, nog 31 verwacht
WERELD 748 beschreven

Microscopisch kleine (0,5-1,5 mm), witte tot lichtgele Hexapoda zonder ogen en voelsprietten. Het lichaam is lang en cilindrisch met aan het uiteinde een telson. De eerste drie lichaamssegmenten dragen pootachtige, korte uitsteeksels (styli). De voorpoten worden vaak in een karakteristieke houding naar voren uitgestoken. Op de voorpoten staan lange haren die dienst doen als zintuigorganen en de antennen als het ware vervangen. Het achterlijf heeft geen aanhangsels. De monddelen zijn dun en worden omgeven door de kopcapsule. Beentasters zijn uniek binnen de Hexapoda doordat tijdens de vervelling nieuwe segmenten aan het lichaam worden toegevoegd. Alle soorten zijn terrestrisch.

Cyclus

De bevruchting vindt uitwendig plaats: de mannetjes zetten spermatoforen (een spermapakketje op een steeltje) af, waarna de vrouwtjes die opnemen. Paargedrag komt hier niet bij te pas. Hiernaast zijn er enkele parthenogenetische soorten, waarbij uit de onbevruchte eitjes alleen dochters voortkomen. De genitaalopening ligt tussen het elfde lichaamssegment en het telson. Na het eistadium zijn er zeven stadia te onderscheiden; prelarve (negen abdominale segmenten), eerste larve (negen abdominale segmenten), tweede larve (tien abdominale segmenten), derde larve of junior adult (12 abdominale segmenten), subadult (deels ontwikkelde voortplantingsorganen) en imago. Deze imago's vervellen niet meer. Oppervlakkig levende soorten laten een seizoenspiek zien in voortplanting, bij dieplevende soorten is een dergelijke seizoensdynamiek meestal afwezig. Het is niet bekend hoe oud beentasters kunnen worden. Er is één generatie per jaar en overwintering als imago schijnt voor te komen bij dieplevende soorten.



Beentaster

Ecologie

Beentasters hebben zuigende monddelen, wat doet vermoeden dat ze hun voedsel opzuigen, maar er is veel onduidelijk aan hun voedselvoorkeur. Ze zuigen waarschijnlijk aan mycorrhiza-schimmels, vrijlevende schimmelhyfen, vochtig afbrekend strooisel en dode mijten. Mogelijk zuigen ze ook aan haarwortels en zuigen ze schimmelsporen op.

Diversiteit

Er zijn in totaal 748 beentastersoorten beschreven (SZEPTYCKI 2007). Voor Nederland zijn twee gevestigde soorten bekend, *Acerentomon doderoi* en *Eosentomon transitorium*, en worden daarnaast nog 31 soorten verwacht (SZEPTYCKI 2007). De beentasterfauna in Nederland is zeer slecht onderzocht. Veel van de verwachte soorten zullen in ons land voorkomen.

Voorkomen

De meeste soorten zijn bosbewoners, met een voorkeur voor vochtige bossen met een dikke strooisellaag en een niet te zure bodem. Beentasters zijn gevoelig voor uitdroging en komen alleen voor onder vochtige omstandigheden. Ze leven in mos, strooisel en een vochtige bodem met een open structuur en in mindere mate onder stenen, schors en in wormgangen. Ze komen met name voor tussen de 10 en 25 cm diep in de bodem. De duin- en hogere zandregio's en het Zuid-Limburgse heuvellandschap zijn het rijkst aan soorten (M.P. Berg pers. obs.). Er kunnen tot vier soorten per ha worden aangetroffen (COPELAND & IMADATÉ 1990, HÄGVAR 1984, LANGERLÖF & ADREN 1991) en de gemiddelde dichtheid is zo'n 6000 per m², terwijl dichtheden van 914.000 per m² gehaald kunnen worden in Duitse sparrenbossen (KRAUSS & FUNKE 1999, PETERSEN 1982). Er zijn voor Nederland geen veranderingen in de beentasterfauna vastgesteld (M.P. Berg pers. obs.).

Determinatie

NOSEK 1973A.

Animalia ► Arthropoda (fylum) ► Pancrustacea (subfylum) ► Hexapoda (klasse) ► Diplura (subklasse)

DIPLURA - TWEESTAARTEN

MATTY P. BERG

NEDERLAND 2 gevestigd, nog 8 verwacht
WERELD ca. 800 beschreven

Tweestaarten zijn kleine (2-5 mm), witte, langwerpige Hexapoda zonder ogen. De kop draagt lange, slanke, parelsoerachtige antennen. Het achterlijf is duidelijk gesegmenteerd, met 11 segmenten, en heeft twee lange aanhangsels (cerci) die draad- of tangvormig kunnen zijn. Bij verstoring kunnen ze de aanhangsels loslaten. De aanhangsels kunnen regenereren via een aantal vervellingen. Soorten met donkere, tangvormige aanhangsels lijken op een miniatuur oorworm. Alle soorten zijn terrestrisch.

Cyclus

De voortplanting is geslachtelijk met een externe bevruchting. Er zijn drie levensstadia: ei, juveniel en imago. Ze vervellen een 30-tal keer tijdens hun leven. De mannetjes

zetten maximaal 200 spermatoforen (een spermadruppeltje op een steeltje) per week af, die de vrouwtjes opnemen. De levensduur van deze spermatoforen is een aantal dagen. Paargedrag is meestal afwezig. De vrouwtjes vinden de spermatoforen waarschijnlijk door het volgen van een geurspoor en verzamelen ze met hun genitale opening. De eieren worden later in de grond in een holte afgezet of tussen klompjes bladstrooisel. Bij enkele soorten worden de eieren door het vrouwtje beschermd. Uitgekomen juvenielen ondergaan geen metamorfose en lijken op de imago's; ze verschillen daarvan door afwezigheid van voortplantingsorganen, minder haren en geringere grootte. Tweestaarten worden gemiddeld een jaar, maximaal twee jaar oud.

Ecologie

Diplura zijn omnivoor en hebben een zeer breed dieet. Ze hebben bijtende monddelen en leven van bodemschimmels, haarwortels en dood plant- en diermateriaal. Daarnaast prederen ze op kleine ongewervelden zoals mijten en springstaarten (CARPENTER 1988). Er is schade gemeld door tweestaarten in de kas- en tuinbouw, maar of dit ook daadwerkelijk is toe te schrijven aan deze diertjes valt te bezien.

Diversiteit

Er zijn wereldwijd ongeveer 800 soorten tweestaarten beschreven (CHAPMAN 2009). In Nederland zijn twee gevestigde soorten bekend: *Campodea staphylinus* en *C. fragilis* (zie onder andere SMIT & REEMER 2009, SMIT ET AL. 2009). De Nederlandse tweestaartenfauna is zeer slecht onderzocht en er worden dan ook nog acht soorten verwacht (LOCK 2009).

Voorkomen

Tweestaarten zijn gevoelig voor uitdrogen en leven dan ook in vochtige bodem, onder strooisel en in humus. Ze zijn te vinden onder stenen en stronken en vooral onder wortelmatten op steen of beton. Het zijn geen goede gravers; ze

volgen het oppervlak van glad substraat om zo diep in de bodem door te dringen. Laag Nederland – het klei- en laagveengebied – en het Zuid-Limburgse heuvellandschap zijn het rijkst aan soorten (LOCK ET AL. 2009, M.P. Berg pers. obs.). Er kunnen vijf soorten per tien m² voorkomen (LOCK ET AL. 2010) en de dichtheden kunnen oplopen tot wel 1000 individuen per m² (PETERSEN 1982). De tweede gevestigde soort, *Campodea fragilis*, is zeer recent aangetroffen in Nederland (SMIT & REEMER 2009).

Determinatie

DELANY 1954, LOCK 2009.



◀ Tweestaart

Animalia ▶ Arthropoda (fyllum) ▶ Pancrustacea (subfyllum) ▶ Hexapoda (klasse) ▶ Insecta (subklasse)

INSECTA - INSECTEN

ERIK J. VAN NIEUKERKEN

NEDERLAND 19.684 gevestigd (waarvan ca. 300 exoten)
WERELD 1.008.400 beschreven

Ongewervelde dieren met drie paar poten en meestal twee paar vleugels, bevestigd aan het tweede en derde segment van het borststuk. De ontwikkeling van ongevleugelde larve tot gevleugeld volwassen insect (imago) verloopt via een aantal vervellingen. Bij de baselere groepen lijkt de larve op het imago en zijn bij de Pterygota de vleugels al in aanleg bij de

larven aanwezig; in deze groepen worden larven ook vaak nimf genoemd (hemimetabole ontwikkeling of onvolledige gedaanteverwisseling); deze groepen werden vroeger samengevat als 'Hemimetabola' of 'Exopterygota', een parafyletische groep. Bij de Endopterygota of Holometabola ziet de larve er wezenlijk anders uit dan het imago en verandert de



Rotsspringers - Archaeognatha



Zilvervisjes - Zygentoma



Haften - Ephemeroptera



Libellen - Odonata



Sprinkhanen en krekels - Orthoptera



Kakkerlakken - Blattodea



Steenvliegen - Plecoptera



Oorwormen - Dermoptera



Stofluizen en echte luizen - Psocodea



Tripsen - Thysanoptera



Snavelinsecten - Hemiptera



Waaivleugeligen - Strepsiptera



Kevers - Coleoptera



Elzenvliegen - Megaloptera



Kameelhalsvliegen - Raphidioptera



Gaasvliegen - Neuroptera



Kokerjuffers - Trichoptera



Vlinders - Lepidoptera



Vlooiën - Siphonaptera



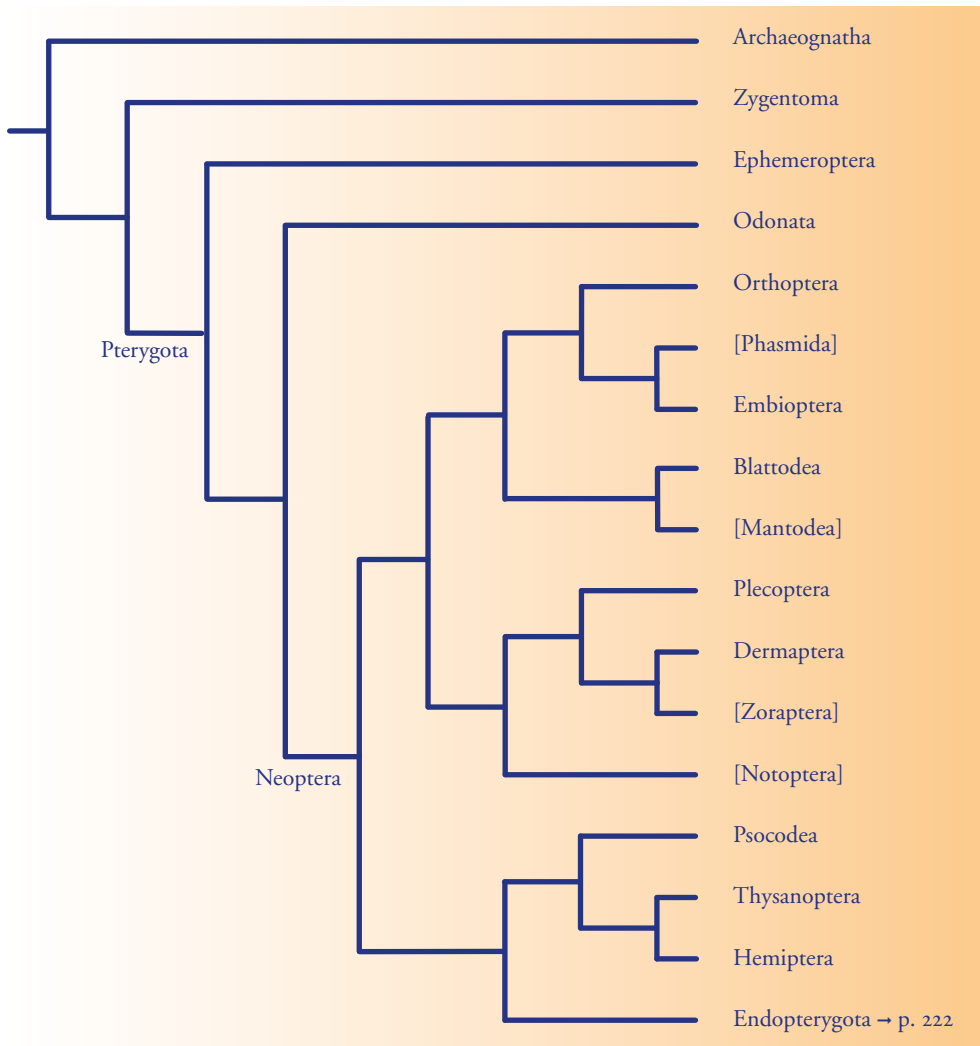
Schorpioenvliegen - Mecoptera



Muggen en vliegen - Diptera



Vliesvleugeligen - Hymenoptera



norrhyncha) worden de laatste inactieve larvale stadia ook wel pop of prepop genoemd. Insecten vormen met ruim een miljoen beschreven soorten evolutionair gezien de meest succesvolle diergroep. We volgen hier grotendeels de classificatie van Grimaldi & Engel (2005); de stamboom is mede op dat boek gebaseerd en op Terry & Whiting (2005). De Insecta worden verdeeld in twee kleine ordes van ongevleugelde insecten, rotspringers (Archaeognatha) en zilversjies (Zygentoma), en een aantal ordes van gevleugelde insecten (Pterygota). De Pterygota vallen uiteen in twee ordes waarbij de imago's de vleugels niet kunnen opvouwen, namelijk haften (Ephemeroptera) en libellen (Odonata), en de overige groepen (Neoptera), waarbij de imago's de vleugels over het achterlijf kunnen terug- of opvouwen. Tot de Neoptera behoort een groot aantal ordes (zie onder en stamboom), en als laatste groep de Endopterygota die verderop behandeld worden. Er zijn vier ordes die niet in Nederland voorkomen: wandelende takken (Phasmida) (met wereldwijd 2583 soorten), bidsprinkhanen (Mantodea) (met wereldwijd 2400 soorten), Zoraptera (met wereldwijd 34 soorten) en Notoptera (met wereldwijd 39 soorten). Ruim tien jaar geleden werd nog een compleet nieuwe groep insecten ontdekt in Zuid-Afrika, de hiellopers (Mantophasmatodea), die inmiddels met de Noord-Amerikaanse Grylloblattodea zijn samengevoegd tot de orde Notoptera (ARILLO & ENGEL 2006). De Neoptera-orde die hier eerst behandeld worden zijn: sprinkhanen en krekels (Orthoptera), webspinners (Embioptera), kakkerlakachtigen (Blattodea), steenvliegen (Plecoptera), oorwormen (Dermaptera), stofluizen en echte luizen (Psocodea), tripsen (Thysanoptera) en snavelinsecten (Hemiptera).

larve via een popstadium in een imago (holometabole ontwikkeling of volledige gedaanteverwisseling). Bij de tripsen (Thysanoptera) en sommige plantenluizen (Hemiptera: Ster-

ptera), oorwormen (Dermaptera), stofluizen en echte luizen (Psocodea), tripsen (Thysanoptera) en snavelinsecten (Hemiptera).

Animalia ► Arthropoda (fylum) ► Pancrustacea (subfylum) ► Hexapoda (klasse) ► Insecta (subklasse) ► Archaeognatha (orde)

ARCHAEOGNATHA (MICROCORYPHIA) - ROTSSPRINGERS

MATTY P. BERG

NEDERLAND 5 gevestigd
WERELD 504 beschreven

Ongevleugelde insecten (10-20 mm) met in de kop gelegen, bijtende monddelen en lange voelsprieten. Het achterlijf is lang en slank en draagt aan het uiteinde drie draadvormige aanhangsels, waarvan de middelste even lang als of langer dan de voelsprieten kan zijn. Aan de zijkant van enkele lichaamssegmenten ligt een rij kleine styli, een soort rudimentaire, korte pootachtige aanhangsels. Naast de styli ligt ook een uitstulpbaar zakje waarmee ze water kunnen absorberen. De kop is relatief klein, met twee grote samengestelde ogen en drie ocellen. De voorste monddelen (mandibels) hebben slechts één gewrichtspunt. Het lichaam is dicht bezet met schubben. Ze kunnen hun lichaam krommen en flinke afstanden springen, tot wel 30 cm ver. Alle soorten zijn terrestrisch.

Cyclus

Rotsspringers vertonen paargedrag. De mannetjes spinnen

een draad vanuit hun abdomen, maken dit vast aan substraat en zetten er spermatofoeren (spermapakketjes) op af. Na een serie 'dansjes' neemt het vrouwtje de spermatofoeren op en plaatst deze op haar ovipositor. Sommige soorten zijn echter parthenogenetisch, waarbij uit de onbevuchte eieren alleen dochters voortkomen. Het vrouwtje legt een klompje van circa 30 eieren in een holte. De juvenielen lijken op de imago's en na twee jaar zijn ze volwassen. Ook als imago blijven ze vervellen en per vervelling paren ze eenmaal. Rotsspringers worden maximaal vier jaar oud.

Ecologie

Rotsspringers zijn redelijk goed bestand tegen droge omstandigheden. Veel soorten lijken droge condities te prefereren, al kom je ze in vochtig strooisel af en toe wel tegen. Ze zijn te vinden onder losliggende stenen in hellingbossen en



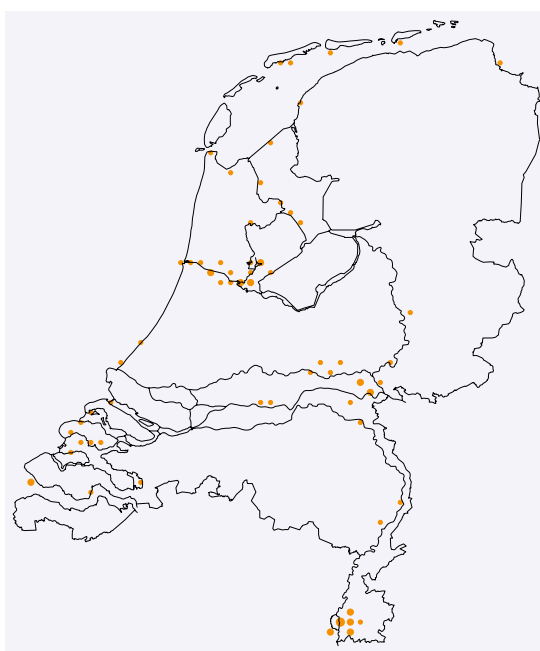
in grotten en groeven en in mindere mate onder hout en in strooisel. Daarnaast treden ze veelvuldig op onder gestorte basaltblokken langs dijken en dammen van rivieren en kustverdedigingswerken, vooral op de wat drogere plaatsen buiten de spatzone. Rotsspringers leven van algen, korstmossen, mossen en dood plantaardig en dierlijk organisch materiaal.

Diversiteit

Er zijn in totaal 504 soorten rotsspringers beschreven (FOOTITT & ADLER 2009, MENDES 2002). In Nederland zijn vijf gevestigde soorten bekend (M.P. Berg pers. obs.).

Voorkomen

Het getijde- en riviereengebied en het Zuid-Limburgse heuvellandschap zijn het rijkst aan soorten. Er kunnen twee soorten per ha worden aangetroffen en de dichtheden kunnen oplopen tot 100 individuen per m² (M.P. Berg pers. obs.). *Petrobius brevistylis* is verreweg de meest algemene soort, die met name onder basaltblokken langs de kust is te vinden (BERG 2009). Er zijn voor Nederland geen veranderingen in de rotsspringerfauna vastgesteld. Deze bodemfaunagroep is in Nederland relatief goed onderzocht en er worden dan ook geen nieuwe soorten verwacht.



Determinatie

WYGODZINSKY 1954, LOCK 2006.



Dilta hibernica



Petrobius brevistylis



Aantal waargenomen soorten rotsspringers per 5x5 km tot en met 2009. Kwadratisch geschaald; grootste stip: drie soorten. Bron: EIS-werkgroep bodemfauna.

Animalia ► Arthropoda (fylum) ► Pancrustacea (subfylum) ► Hexapoda (klasse) ► Insecta (subklasse) ► Zygentoma (orde)

ZYGENTOMA (THYSANURA) - ZILVERVISJES

TOM HAKBIJL

NEDERLAND 3 gevestigd (waarvan 3 exoten), nog 1 verwacht
WERELD 527 beschreven

Primair vleugellose insecten die tot ongeveer 1,5 cm groot kunnen worden. De diertjes zijn afgeplat en de Nederlandse soorten zijn met schubben bedekt. Van bovenaf gezien is het lichaam torpedovormig en het achterlijf heeft drie



staartdraden. Ze lijken wat op rotsspringers, maar de mandibels hebben twee gewrichtspunten en ze kunnen niet springen. Wel kunnen ze snel en bijzonder soepel lopen. De vaak gebruikte naam Thysanura voor zilvervisjes is niet eenduidig en kan ook op de vorige orde slaan of de combinatie van beide. De meeste moderne systemen gebruiken nu Zygentoma. Alle soorten zijn terrestrisch.

Cyclus

Zilvervisjes planten zich geslachtelijk voort en hebben voorafgaand aan de paring een uitgebreid paringsspel. De mannetjes en de vrouwtjes betasten elkaar met de voelsprietten. Het mannetje bevestigt spinseldraden en zet daaronder spermatoforen af, die door het vrouwtje worden opgenomen. De eitjes worden met een vrij lange legbuis in allerlei



Papiervisje

Ctenolepisma longicaudatum

holletjes of spleten afgezet. Uit het ei kruipen de nimfen die na vele vervellingen volwassen worden. Anders dan bij gevleugelde insecten blijven de dieren na seksuele volwassenheid regelmatig vervellen. De levensduur is soms wel zeven tot acht jaar.

Ecologie

In ons land komen zilversjies bijna uitsluitend in of bij gebouwen voor. Het zijn echte alleseters en ze leven voornamelijk van voedsel dat bestaat uit koolhydraten en cellulose. Binnenshuis wordt bijvoorbeeld gegeten van puur papier en viscositeit, maar lijm kan het papier extra aantrekkelijk maken, zoals bij behang. Echte schade is vooral mogelijk in verzamelingen, bijvoorbeeld van postzegels, oude foto's, kunst of insecten.

Diversiteit

Er zijn in de wereld 527 soorten beschreven, maar er zijn er nog veel meer te verwachten (FOOTTIT & ADLER 2009, MENDES

2002). Uit Nederland zijn drie gevestigde soorten gemeld: het zilversjiesje *Lepisma saccharina*, het ovenvisje *Thermobia domestica* en het papiervisje *Ctenolepisma longicaudatum*; alle drie exoten. Drie andere soorten zijn bekend van incidentele introducties, maar hebben zich niet kunnen vestigen. Er wordt nog minstens één soort als meer dan incidentele introductie verwacht (BEIJNE NIEROP & HAKBIJL 2009, WYGODZINSKY 1954).

Voorkomen

In Nederland komen zilversjies bijna alleen binnenshuis voor. Hier zullen de dichtheden, maximaal twee soorten bij elkaar, zelden boven de tien individuen per m² uitkomen (T. Hakbijl pers. obs.).

Determinatie

PALISSA 1964, BEIJNE NIEROP & HAKBIJL 2002. Exotische genera: PACLET 1963, 1967.

Animalia ► Arthropoda (fylum) ► Pancrustacea (subfylum) ► Hexapoda (klasse) ► Insecta (subklasse) ► Ephemeroptera (orde)

EPHEMEROPTERA - HAFTEN

AD W.M. MOL

NEDERLAND 57 gevestigd
WERELD 3046 beschreven

Gevleugelde insecten met netvormige vleugeladering. De vleugels kunnen niet opgevouwen worden en worden in rust verticaal boven het lichaam gehouden. Het achterlijf is voorzien van twee of drie staartdraden. De larven zijn aquatisch en hebben bijtende monddelen. De levenscyclus is uniek binnen de insecten door het voorkomen van een subimago: een gevleugeld stadium dat nóg een keer vervelt tot een volwassen haft (imago).

Cyclus

De cyclus van haften begint met de eiafzetting in het water. Hieruit kruipt een larve, die een wisselend aantal vervellingen ondergaat alvorens een subimago en imago te worden. Naast de geslachtelijke soorten zijn sommige soorten facultatief parthenogenetisch. De levensduur van larven varieert van één maand tot drie jaar. De levensduur van de imago's is zeer kort en varieert van twee uur tot maximaal twee à drie weken. Het gemiddelde ligt op enkele dagen

en de imago's worden dan ook wel eendagsvliegen genoemd.

Ecologie

Alleen de larven foerageren, de imago's met hun korte levensduur houden zich vrijwel uitsluitend bezig met de voortplanting. De soorten houden er verschillende voedselstrategieën op na. Vele zijn schrapers van microaangroei op harde substraten. Daarnaast zijn er filteraars, 'shredders' en enkele predatoren.

Diversiteit

In totaal zijn er 3046 soorten beschreven (BARBER-JAMES ET AL. 2008). In Nederland zijn 57 gevestigde soorten vastgesteld (MOL 1984, A.W.M. Mol pers. obs.). Van deze soorten zijn *Ametropus fragilis*, *Raptobaetopus tenellus*, *Electrogena affinis* en *Caenis robusta* beschreven van Nederlands materiaal.

▼
Ecdyonurus-larve

▶▶
Ephemera danica



Voorkomen

Het rivierengebied, de hogere zandgronden en het Zuid-Limburgse heuvelland zijn het rijkst aan soorten. Grote, schone, natuurlijke stromende wateren bieden leefgebied aan de meeste soorten. In geschikte wateren kunnen honderden larven per m² aangetroffen worden. Door biotoopvernietiging en verslechtering van de waterkwaliteit zijn

naar schatting 22 soorten verdwenen uit Nederland (MOL 1986). Door gerichte inventarisaties konden sinds 1980 12 nieuwe soorten vastgesteld worden (MOL 1985A).

Determinatie

Larven: EISELER 2005. Imago's en larven: BAUERNFEIND & HUM-PESCH 2001.

Animalia ► Arthropoda (fyllum) ► Pancrustacea (subfyllum) ► Hexapoda (klasse) ► Insecta (subklasse) ► Odonata (orde)

ODONATA – LIBELLEN

VINCENT J. KALKMAN

NEDERLAND 65 gevestigd
WERELD 5680 beschreven soorten

Middelgrote tot grote insecten waarvan de imago's gemakkelijk herkend kunnen worden aan hun lange achterlijf, ogen die een groot deel van de kop innemen, korte antennen en twee paar lange, niet-opvouwbare vleugels. De groep wordt verdeeld in twee subordes: Zygoptera (juffers) en Anisoptera ('echte' libellen). Alle soorten hebben aquatische larven en de imago's vliegen.

landse soorten doen iets minder dan een jaar tot enkele jaren over de ontwikkeling van ei tot imago. Bij een deel van de soorten gaat de ontwikkeling sneller en kan binnen enkele maanden voltooid worden waardoor er meerdere generaties per jaar optreden. Volwassen libellen leven gemiddeld enkele weken; bijna alle soorten hebben de piek van de vliegtijd in de periode mei tot augustus.

Cyclus

Mannetjes verblijven als ze geslachtsrijp zijn bij water om daar te wachten op vrouwtjes waarbij ze, afhankelijk van de soort, een territorium verdedigen. Vóór de paring brengt het mannetje het sperma over van de geslachtsorganen aan het eind van het achterlijf naar de secundaire geslachtsorganen op de onderkant van het tweede achterlijfssegment. Bij de paring grijpt het mannetje het vrouwtje bij de kop of het borststuk en brengt het vrouwtje het achterlijfsuiteinde naar het tweede segment van het mannetje waarbij de dieren een 'hartje' vormen ('paringswieltje'). Na de paring zet het vrouwtje de eitjes af, waarbij de mannetjes van sommige soorten het vrouwtje vasthouden of begeleiden, met name bij de juffers en de heidelibellen *Sympetrum*. De eieren worden in water- of oeverplanten of los in water en vochtige bodem gelegd. Afhankelijk van de soort komen de eieren dezelfde zomer nog uit of vindt een overwintering plaats. Voor het uitsluipen kruipen de larve uit het water waarna het imago zijn terrestrische levenswijze begint. De winterjuffers *Sympetma* hebben een afwijkende cyclus. Bij deze soorten vindt de overwintering plaats in het adulte stadium; de eieren worden in het voorjaar gelegd en na een snelle ontwikkeling sluipen de larven in augustus uit. De meeste Neder-

Ecologie

Zowel de larven als de imago's zijn predatoren. De larven vangen met hun vangmasker, de zeer snel uitklapbare onderlip, allerlei kleine ongewervelden en soms visjes. Imago's zijn zeer behendige vliegers die in vlucht insecten vangen. Libellen worden veel gebruikt als biologische indicatoren voor de kwaliteit van zoetwaterbiotopen. Ze hebben als voordeel dat de imago's goed te herkennen zijn, waardoor monitoring door vrijwilligers kan worden uitgevoerd. In Nederland is er sinds 1998 een Landelijk Meetnet Libellen dat wordt georganiseerd door De Vlinderstichting en het Centraal Bureau voor de Statistiek. Door hun zichtbaarheid in het veld, gedrag, grootte en vaak mooie kleuren zijn libellen belangrijk in het enthousiasmeren van mensen voor insecten. Ook spelen libellen in natuurgebieden een rol bij het gevoerde beheer. Het gebied De Wylde-merk (FR) heeft zelfs de status van libellenreservaat. Van Nederland zijn drie gevestigde libellen bekend waarvoor op grond van Europese regelgeving (de Habitatrichtlijn) speciale beschermingszones ingesteld dienen te worden: gaffellibel *Ophiogomphus cecilia*, gevlekte witsnuitlibel *Leucorrhinia pectoralis* en de in Nederland uitgestorven mercurwaterjuffer *Coenagrion mercuriale*.



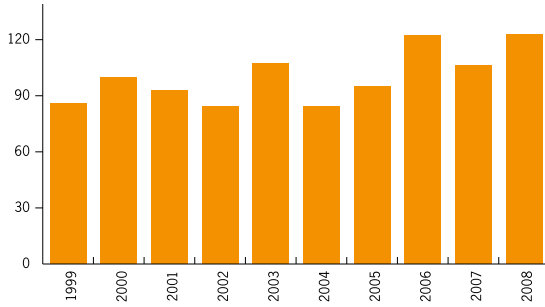
Larve van bruine winterjuffer
Sympetma fusca



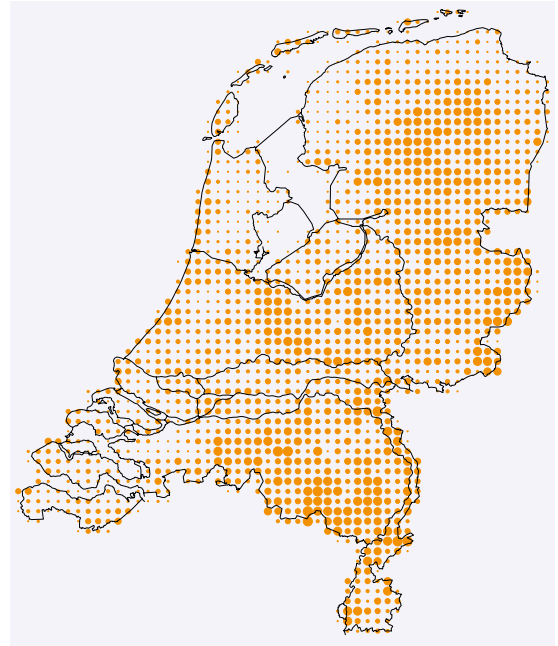
Paringswieltje van lantaarntje
Ischnura elegans



▶ Trenddiagram libellen.
Jaarlijkse gemiddelde trend van alle gemeten soorten in het meetnet.
Bron: De Vlinderstichting & CBS.



▶▶ Aantal waargenomen soorten libellen per 5x5 km tot en met 2009. Lineair geschaald; grootste stip: 49-54 soorten.
Bron: Nederlandse Vereniging voor Libellenstudie, De Vlinderstichting & EIS-Nederland.



Diversiteit

Er zijn 5680 libellen beschreven, terwijl er in totaal zo'n 6800-7100 soorten verwacht worden (KALKMAN ET AL. 2008). Met 65 gevestigde soorten is Nederland in Europees perspectief een rijk libellenland. Daarnaast zijn van zes soorten in Nederland alleen tijdelijke populaties of dwaalgasten bekend. Een aantal soorten is ingevoerd met aquariumplanten maar nergens in Europa heeft dit geleid tot vestiging van deze exoten (BOS ET AL. 2007).

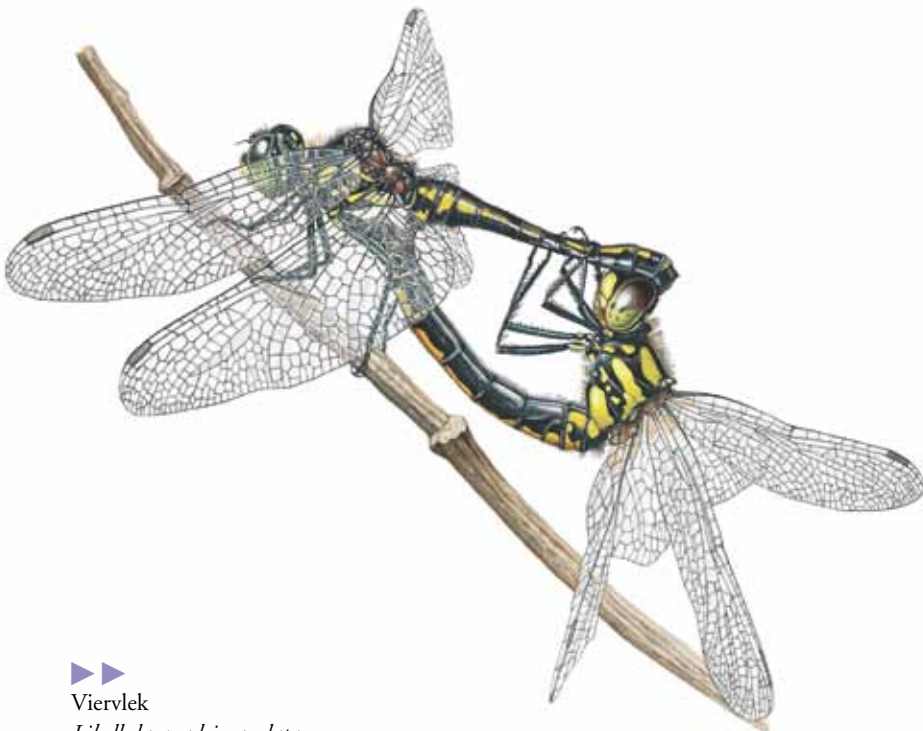
Voorkomen

De grootste diversiteit aan libellen is te vinden op de hoge zandgronden van Zuidoost-Nederland (BOUWMAN ET AL. 2008). Hier zijn in enkele zeer rijke 5x5km-hokken in het afgelopen decennium meer dan 40 soorten libellen waargenomen. De soortenrijkste biotopen betreffen matig voedselarme plassen en vennen. Zeekleigebieden en in mindere mate ook laagveengebieden buiten de grote moerassen behoren tot de soortenarmste regio's. De hoogste dichtheden aan individuen worden aangetroffen bij vennen en laagveengebieden (binnen de grote moerassen) waar niet zelden honderden dieren per 100 m oever worden gezien. In de

twintigste eeuw zijn veel libellensoorten sterk achteruitgegaan of zelfs uit Nederland verdwenen. Het gaat daarbij vooral om soorten van stromend water en matig voedselarme vennen en plassen. Sinds eind jaren 1980 is de waterkwaliteit en het beheer van stromende wateren sterk verbeterd. Hierdoor hebben verschillende soorten zich weer hersteld. Afgelopen jaren lijken ook soorten die te lijden hadden onder eutrofiëring het weer beter te doen. Twee soorten, dwergjuffer *Nehalennia speciosa* en mercurwaterjuffer *Coenagrion mercuriale*, zijn al een halve eeuw niet in Nederland aangetroffen. De sierlijke witsnuitlibel *Leucorhinia caudalis*, die enkele decennia niet in Nederland was

▼ Paringswiel van zwarte heidelibbel *Sympetrum danae*

▶▶ Larve van plasrombout *Gomphus pulchellus*



▶▶ Viervlek *Libellula quadrimaculata*



aangetroffen, is afgelopen jaren op twee plekken waargenomen, en zal zich mogelijk weer vestigen. De libellenfauna wordt sterk beïnvloed door de warmere zomers en in het afgelopen decennium zijn zuidelijke soorten sterk toegenomen of nieuw voor Nederland gemeld en is de vliegtijd van veel soorten vervroegd (DINGEMANSE & KALKMAN 2008). Er zijn

nog geen aanwijzingen dat noordelijke soorten sterk te lijden hebben van klimaatverandering.

Determinatie

Larven en 'huidjes': NORLING & SAHLEN 1997, HEIDEMANN & SEIDENBUSCH 2002. Imago's: BOS ET AL. 2007, DIJKSTRA & LEWINGTON 2008.

Animalia ► Arthropoda (fyllum) ► Pancrustacea (subfyllum) ► Hexapoda (klasse) ► Insecta (subklasse) ► Orthoptera (orde)

ORTHOPTERA - SPRINKHANEN & KREKELS

ROY M.J.C. KLEUKERS

NEDERLAND 46 gevestigd (waarvan 4 exoten)

WERELD 25.150 beschreven

Vrij grote tot grote insecten (in Nederland tot ca. 5 cm met vleugels) met enigszins verharde voorvleugels die in rust over de achtervleugels liggen en krachtige, bijtende monddelen. Er zijn twee grote groepen te onderscheiden, de Ensifera (langsprietten, met krekels en sabelsprinkhanen) en Caelifera (kortsprietten, met veldsprinkhanen en doornsprinkhanen). Bij de krekels en sabelsprinkhanen maken de mannetjes geluid door met een verhard stuk van de ene voorvleugel over een rij met tandjes (vijl of rasp) op de andere voorvleugel te wrijven. De vrouwtjes vangen het geluid op met het gehoororgaan in de voorpoten en ze bezitten een lange legboor (sabel). Bij de kortsprietten maken de mannetjes geluid door een rij met tandjes op de binnenkant van de achterpoten langs een verdikte ader op de voorvleugel op en neer te bewegen. Het gehoororgaan zit bij deze groep in de zijkant van het achterlijf. Sprinkhanen zijn terrestrisch.

Cyclus

De eieren worden apart of in pakketten afgezet, in of op de bodem of in planten. Bij de meeste soorten overwinteren de eieren. Na één of meer winters komen de nimfen uit het ei. Bij de grote sabelsprinkhanen kunnen de eieren tot meer dan vier maal overwinteren. Na vier tot acht nimfstadia worden de dieren volwassen. Bij de veldkrekkel *Gryllus campestris*, veenmol *Gryllotalpa gryllotalpa* en de doornsprinkhanen *Tetrix* is de eifase juist kort en overwinteren de nimfen en/of imago's (KLEUKERS ET AL. 1997).

Ecologie

Krekels voeden zich met dood organisch materiaal, veldsprinkhanen eten overwegend gras en doornsprinkhanen algen, humus en mossen. Onder de sabelsprinkhanen zitten zowel echte vegetariërs, carnivoren als omnivoren. Sprinkhanen kunnen in hoge dichtheden voorkomen. Ze zijn dan ook een belangrijk bulkvoedsel voor insectenetende vogels en reptielen in open gebieden. Via de Rode Lijst (ODÉ 1999) zijn sprinkhanen de laatste jaren steeds meer bij beleid en beheer betrokken. Diverse bedreigde soorten, zoals de wrattenbijter *Decticus verrucivorus*, worden actief beschermd (zie bijvoorbeeld KREKELS ET AL. 2002).

Diversiteit

Er zijn 25.150 soorten beschreven (EADES & OTTE 2010). Hiervan komen in Nederland 46 gevestigde soorten voor, waaronder vier exoten die in kassen en gebouwen voorkomen. Daarnaast zijn er nog vier niet-gevestigde soorten bekend. Het betreft sprinkhanen die incidenteel worden geïmporteerd en dwaalgasten (KLEUKERS ET AL. 1997).



Voorkomen

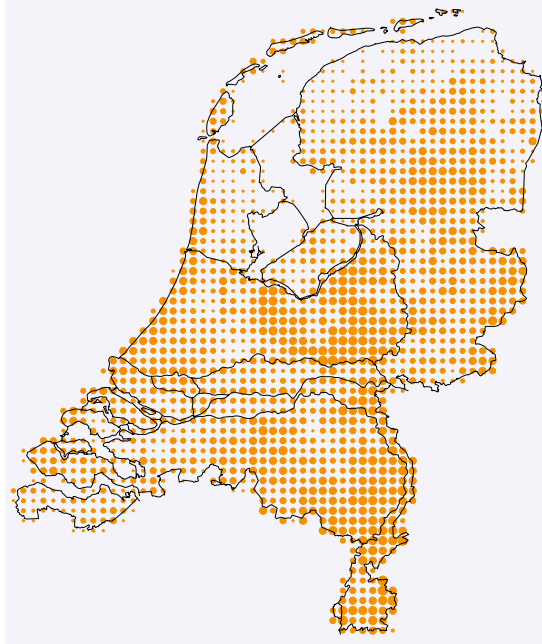
Sprinkhanen bereiken de grootste diversiteit op de hogere zandgronden. Op bijvoorbeeld de Veluwe en in het oostelijk Maasgebied kan het soortenaantal oplopen tot 20. In vrijwel alle biotopen komen sprinkhanen voor, zoals in de stad, in intensief landbouwgebied, gesloten bos en in allerlei vochtige gebieden. De dichtheden kunnen oplopen tot 40 individuen per m², zoals voor de krasser *Chorthippus parallelus* is aangetoond (INGRISCH & KÖHLER 1998). In de afgelopen eeuw zijn in Nederland drie soorten uitgestorven (bosdoortje *Tetrix*

▲ Blauwvleugelsprinkhaan
Oedipoda caerulea

▼ Veldkrekkel
Gryllus campestris



▶ Aantal waargenomen soorten sprinkhanen per 5x5 km tot en met 2009. Kwadratisch geschaald; grootste stip: 27-32 soorten.
Bron: EIS-Nederland.



▼ Zadelsprinkhaan
Ephippiger ephippiger



bipunctata, Europese treksprinkhaan *Locusta migratoria* en klappersprinkhaan *Psophus stridulus*) en enkele zijn sterk bedreigd (zoals wrattenbijter *Decticus verrucivorus*, kleine wrattenbijter *Gampsocleis glabra* en zadelsprinkhaan *Ephippiger ephippiger*). Daar staat tegenover dat gedurende de laatste decennia diverse soorten vanuit het zuiden Nederland hebben bereikt (zie tabel). Naar verwachting zullen in de komende decennia nog meer soorten ons land kunnen bereiken, vooral als de gemiddelde temperatuur blijft stijgen.

Determinatie

KLEUKERS ET AL. 1997, KLEUKERS 2004, KLEUKERS & KREKELS 2004.

Tabel

Veranderingen in de Nederlandse sprinkhanenfauna

Uitgestorven

bosdoortje *Tetrix bipunctata* 1975
klappersprinkhaan *Psophus stridulus* 1942
Europese treksprinkhaan *Locusta migratoria* 1942

Bijna uitgestorven

wrattenbijter *Decticus verrucivorus*
kleine wrattenbijter *Gampsocleis glabra*
zadelsprinkhaan *Ephippiger ephippiger*

Ontdekt sinds 1960

sikkelsprinkhaan *Phaneroptera falcata* 1968
zuidelijke boomsprinkhaan *Meconema meridionale* 1992
zuidelijk spitskopje *Conocephalus discolor* 1990
kleine groene sabelsprinkhaan *Tettigonia cantans* 1992
boomkrekel *Oecanthus pellucens* 2004
lichtgroene sabelsprinkhaan *Metrioptera bicolor* 2004
kiezelsprinkhaan *Sphingonotus caeruleus* 2010
spoorkrekel *Eumodicogryllus bordigalensis* 2010

Animalia ▶ Arthropoda (fyllum) ▶ Pancrustacea (subfyllum) ▶ Hexapoda (klasse) ▶ Insecta (subklasse) ▶ Embioptera (orde)

EMBIOPTERA - WEBSPINNERS

ROY M.J.C. KLEUKERS

NEDERLAND 1 gevestigd (waarvan 1 exoot)
WERELD ca. 460 beschreven

Vrij kleine, tere insecten met een langgerekt lichaam en bijtende monddelen. In de verdikte uiteinden van de voorpoten bevinden zich spinklieren. De vrouwtjes zijn meestal

ongevleugeld en de mannetjes gevleugeld. Webspinners leven in zelf gegraven gangen die ze met zijde bedekken. De spinklier bevindt zich in het verdikte eerste tarslid. Webspinners zijn terrestrisch.

▶ Een webspinner uit Turkije



Cyclus

De eieren worden in het gangenstelsel gelegd. Het vrouwtje vertoont een lichte vorm van broedzorg. De nimfen lijken al sterk op de imago's. De ontwikkeling duurt bij Europese soorten circa tien maanden (BEIER 1959).

Ecologie

Webspinners eten allerlei dode en levende plantendelen en schimmels. Mogelijk veroorzaken de dieren in kassen enige schade aan plantenwortels (bijvoorbeeld bij orchideeën) (BEIER 1959, ROSS 2000).

Diversiteit

Er zijn 458 soorten beschreven en er worden zo'n 2000 soorten verwacht (FOOTTIT & ADLER 2009, CHAPMAN 2009). De groep komt van nature niet in Noordwest-Europa voor. Uit Nederland is slechts één, exotische, soort bekend: *Di-radius intricatus*. Er zijn 13 soorten Embioptera die zich uitbreiden via transport door de mens en mogelijk in ons land terecht kunnen komen (ROSS 2000).

Voorkomen

De enige Nederlandse vondsten stammen uit een kas in Ede (GE) waar een populatie heeft standgehouden van 1966 tot 1978. De dieren waren zeer waarschijnlijk geïmporteerd uit Suriname (COBBEN 1978, ROSS 2000).

Determinatie

ROSS 1966, 2000, FONTANA ET AL. 2002

Animalia ► Arthropoda (fyllum) ► Pancrustacea (subfyllum) ► Hexapoda (klasse) ► Insecta (subklasse) ► Blattodea (orde)

BLATTODEA - KAKKERLAKKEN

WIJNAND R.B. HEITMANS

NEDERLAND 10 gevestigd (waarvan 6 exoten)

WERELD ca. 7430 beschreven

Afgeplatte insecten (3-90 mm) met min of meer verharde voorvleugels met onderstandige kop en lange, draadvormige voelspriet en een paar korte, gesegmenteerde aanhangsels (cerci) aan het achterlijf. Een enkele of een paar styli is vaak zichtbaar bij nimfen en volwassen mannetjes. Termieten (Isoptera) worden tegenwoordig beschouwd als een sterk gespecialiseerde familie van sociaal levende kakkerlakken (INWARD ET AL. 2007). De kakkerlakken zonder de termieten vormen een parafyletische groep, ook wel aangeduid als Blattaria. Alle Europese kakkerlakken zijn terrestrisch.

Cyclus

De meeste kakkerlakken planten zich geslachtelijk voort. Na de paring produceert het vrouwtje een aantal legsels in eipakketten. Een aantal soorten bevestigt de pakketten aan een substraat of begraaft ze in een ondiepe kuil in de bodem. Bij kakkerlakken heeft een evolutie plaatsgevonden in een richting van ovoviviparie waarbij de eipakketten aan het lichaam verankerd blijven of worden opgenomen in een inwendige broedzak totdat de jongen uitkomen. Viviparie zonder de vorming van een eipakket komt slechts voor bij één soort. Fecunditeit is laag bij alle inheemse kakkerlakken (twee eipakketten met ca. 32 nakomelingen) tot matig hoog (ca. 25 eipakketten met ongeveer 300 nakomelingen) bij bijvoorbeeld *Periplaneta*-soorten. In gematigde zones zijn kakkerlakken semivoltien of univoltien. In Europa overwinteren de semivoltiene soorten het eerste jaar als ei (binnen een pakket) en het tweede jaar als oudere nimf (*Ectobius*). Univoltiene soorten overwinteren vaak als nimf, maar in Europa zijn er ook die, bij uitzondering, altijd als ei overwinteren, zoals de heidekakkerlak *Capraiellus panzeri*. Veel soorten hebben 5-6 nimfale ontwikkelingsstadia, maar vooral bij grotere, tropische soorten (bijvoorbeeld de Amerikaanse kakkerlak *Periplaneta americana*) kunnen er 11 tot soms wel 13 nimfstadia zijn (zie verder BELL ET AL. 2007).

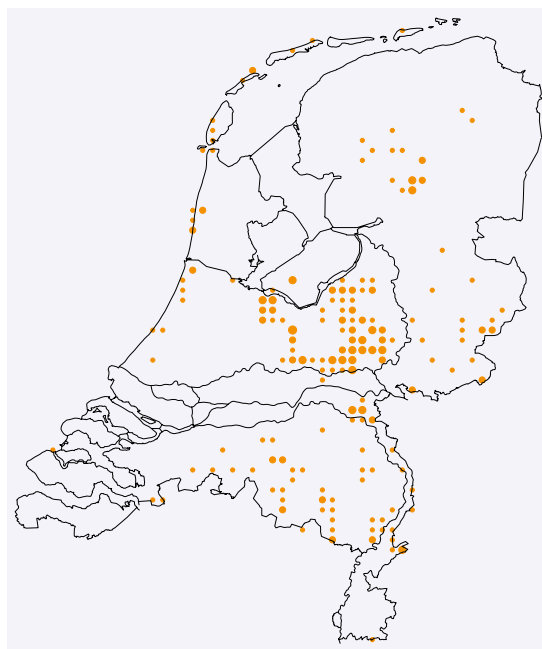
Ecologie

De meeste kakkerlakken zijn nachtactief. Het zijn over het algemeen geen voedselspecialisten en ze eten van divers organisch materiaal van plantaardige oorsprong, mits het niet is aangetast door schimmels. Daarnaast is de behoefte aan suikers (bijvoorbeeld luizenhoning) vrij groot. Sommige soorten eten (exclusief) houtstof (cellulose) dat met behulp van micro-organismen, protisten en/of bacteriën wordt verteerd. De ingeburgerde exotische kakkerlakken leven van vers afval (etensresten), soms eten ze geheel vegetarisch.



Sommige exoten kunnen een onaangename geur verspreiden, en bij grote dichtheden voor een besmettingsgevaar in voedingswaren zorgen (*Blattella germanica*) en vraat- en materiaalschade toebrengen aan planten, wortels, bloemen,

▲ Boskakkerlak
Ectobius sylvestris



▲ Aantal waargenomen soorten kakkerlakken per 5x5 km tot en met 2009. Kwadratisch geschaald; grootste stip: vier soorten.
Bron: EIS-Nederland.

stoffen, behang, papier, etc. (*Periplaneta* en *Pycnoscelus*). De plek waar kakkerlakken zich overdag verborgen houden kan worden bevuild met uitwerpselen en exuvia. Dergelijke plekken vormen allergenenbronnen waarvoor de mens een allergie kan ontwikkelen. Kakkerlakken worden (in afnemende mate) gebruikt als modelproefdier in onderzoekslaboratoria. Daarnaast worden sommige soorten als voedseldieren gekweekt voor terrariumdieren en kooi- en volièrevogels.

Diversiteit

Wereldwijd zijn ongeveer 7430 soorten beschreven, waarvan 4560 kakkerlakken ('Blattaria') (BECCALONI 2009) en 2873 soorten termieten (CONSTANTINO 2010) terwijl er circa 8000 soorten kakkerlakken te verwachten zijn (Ph. Grandcolas pers. med.). In Nederland komen tien gevestigde soorten voor, waaronder zes exoten (W.R.B. Heitmans pers. obs.). Bovendien worden nieuwe exoten met enige regelmaat ingevoerd met containers of andersoortige transporten. Deze hebben zich echter nergens in Nederland gevestigd. Daarnaast worden soms onbekende, zeer lastig te identificeren, tropische soorten gevonden in plantenkassen, die zijn meegekomen met plantmateriaal. Meestal verdwijnen deze spontaan na verloop van tijd.

Voorkomen

De niet-exotische kakkerlakken komen uitsluitend voor op de hoger gelegen zandgronden, doorgaans boven 5 m +NAP

(CILIBERTI ET AL. 2009, HEITMANS 2000, 2009, HEITMANS & BOER 2005). Afhankelijk van de geo(morfo)logische ontstaansgeschiedenis van de ondergrond sluiten een of twee soorten vaak het voorkomen van de andere twee of drie uit. Op slechts twee plaatsen zijn alle vier soorten binnen één kilometerhok aangetroffen: in de Kennemerduinen (NH) en in het Rijk van Nijmegen (GE). De boskakkerlak *Ectobius sylvestris* is verreweg de algemeenste kakkerlak; er kunnen soms tegen de 100 exemplaren op 20 m² worden aangetroffen. De drie andere niet-exotische soorten komen gewoonlijk in veel lagere dichtheden voor. De niet-exotische kakkerlakken zijn extreem gevoelig voor urbanisatie, stikstofdepositie en andere agro-industriële aantasting van hun leefmilieu. De exotische soorten komen voor in verwarmde gebouwen. De sterk aggregerende Duitse kakkerlak *Blattella germanica* (afkomstig uit tropisch Azië) kan in zeer hoge dichtheden van honderden individuen in één appartement worden aangetroffen, mits er voortdurend een groot voedselaanbod is. Een bij voorkeur niet-aggregerende soort, zoals de bruinbandkakkerlak *Supella longipalpa*, streeft juist naar een relatief lage dichtheid door de voortplantingssnelheid af te remmen en zich zo veel mogelijk te verspreiden.

Determinatie

RAMME 1923, HARZ & KALTENBACH 1976, KRUSEMAN 1979.

Animalia ► Arthropoda (fyllum) ► Pancrustacea (subfyllum) ► Hexapoda (klasse) ► Insecta (subklasse) ► Plecoptera (orde)

PLECOPTERA - STEENVLIEGEN

BRAM KOESE

NEDERLAND 27 gevestigd
WERELD 3497 beschreven

Insecten met vliezige vleugels die plat over het achterlijf gevouwen worden. De orde kan onderverdeeld worden in twee subgroepen: de carnivore roofsteenvliegen (Systemognatha) en de herbivore algsteenvliegen (Euholognatha). Het achterlijf is vaak voorzien van twee staartdraden. De larven zijn aquatisch. De imago's vliegen, maar blijven vaak in de buurt van water.

ring plaatsvindt. De eieren worden in het water afgezet. De larven hebben een variabele hoeveelheid vervellingen binnen een tijdbestek van één tot meerdere jaren. Onder koude omstandigheden kunnen eieren in diapauze gaan, waardoor de levensduur aanzienlijk (met jaren) verlengd kan worden. Volwassen steenvliegen leven gewoonlijk minder dan twee maanden.

▼
Nemoura marginata

▶▶
Larve van *Perlodes microcephalus*

Cyclus

Mannetjes gebruiken soortspecifieke kloppsignalen (roffels met achterpoot) voor contact met vrouwtjes, waarna de pa-

Ecologie

Roofsteenvliegen voeden zich als larve met allerlei ongewervelden, terwijl de volwassen dieren geen voedsel tot zich



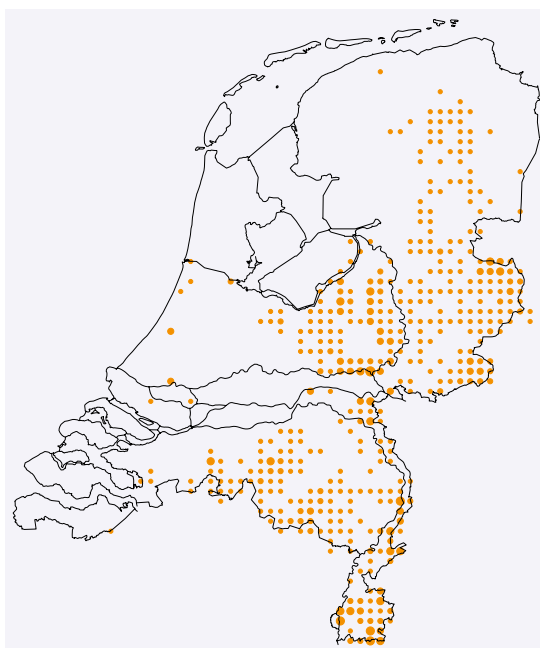
kunnen nemen. Algemeenvliegen voeden zich als larve met biofilm, afgevalen blad en detritus en de volwassen dieren nuttigen onder andere korstmossen.

Diversiteit

Er zijn wereldwijd in totaal 3497 soorten beschreven (FOCHETTI & FIGUEROA 2009). In Nederland zijn 27 soorten bekend, waarvan er momenteel nog maar tien in Nederland voorkomen (KOESE 2008B).

Voorkomen

De hogere zandgronden en het Zuid-Limburgs heuvelslandschap zijn het rijkst aan soorten. Zo herbergen de Springendaalse Beek (ov) en enkele Zuid-Limburgse beken elk drie soorten. Momenteel komt op de meeste plaatsen met stromend water nog maar één soort voor: *Nemoura cinerea* (KOESE 2008B). Met de verdwijning van 17 soorten in de afgelopen 150 jaar (ruim 60% van het aantal soorten) is de achteruitgang van steenvliegen een van de meest dramatische binnen de Nederlandse fauna. De meeste van deze soorten verdwenen als gevolg van vervuiling en normalisering van beken en rivieren. Voor 1940 verdwenen 12 soorten uit de grote rivieren, waarvan er negen al niet meer na 1900 in Nederland voorkwamen. Ten minste één en mogelijk twee van deze soorten, respectievelijk *Oemopteryx loewii* en *Marthamea selysii*, zijn thans wereldwijd uitgestorven. Tussen 1950 en 1960 verdwenen er nog eens vijf uit de kleinere rivieren en grote laaglandbeken. Van de tien resterende soorten komen vier soorten slechts zeer lokaal voor. Een lichtpuntje is dat dankzij het herstel van de Roer één soort, *Perlodes microcephalus*, weer in Nederland



▲ Aantal waargenomen soorten steenvliegen per 5×5 km tot en met 2009. Kwadratisch geschaald; grootste stip: 6-15 soorten. Bron: eis-Nederland.

is teruggekeerd na ruim 25 jaar van afwezigheid. Begin 2010 werd in de Roer bij Sint Odiliënberg (LI) een winteractieve steenvlieg, *Taeniopteryx schoenemundi*, nieuw voor de Nederlandse fauna aangetroffen (B. Koese & L. Boumans pers. obs.); deze soort wordt in dit overzicht nog niet als gevestigde soort beschouwd.

Determinatie

LILLEHAMMER 1988, ZWICK 2004, KOESE 2008B.

Animalia ► Arthropoda (fylum) ► Pancrustacea (subfylum) ► Hexapoda (klasse) ► Insecta (subklasse) ► **Dermaptera (orde)**

DERMAPTERA - OORWORMEN

ROY M.J.C. KLEUKERS

NEDERLAND 6 gevestigd (waarvan 1 exoot), nog 3 verwacht
WERELD 1967 beschreven

Oorwormen zijn langwerpige insecten met bijtende monddelen. De vleugels zijn vaak verkort. Bij de vliegende soorten zijn de achtervleugels op een ingewikkelde manier opgevouwen onder de verkorte en verharde voorvleugels. Het achterlijf draagt een paar tangen aan het uiteinde. Oorwormen zijn terrestrisch.

Cyclus

Het vrouwtje legt de eieren in de bodem of ander substraat en veel soorten vertonen broedzorg over de eieren en jonge nimfen. Het vrouwtje houdt de eieren vochtig door ze te belikken en ze te verplaatsen als het te droog wordt. De nimfen doorlopen vijf tot zes stadia. Er zijn één tot drie generaties per jaar. De imago's en mogelijk ook de nimfen overwinteren.

Ecologie

Oorwormen voeden zich met allerlei plantaardig materiaal en dode en levende dieren. De grotere soorten vangen levende prooien door de tangen over de kop heen te buigen en bijeen te knijpen. De tangen helpen ook bij het ontvouwen van de achtervleugels als de dieren gaan vliegen. De naam oorworm is afkomstig van het volksgeloof dat de

dieren bij slapende mensen in het oor zouden kruipen. Dit lijkt hooguit incidenteel wel eens te gebeuren en komt voort uit de gewoonte van oorwormen om allerlei kleine gaatjes te inspecteren op voedsel en mogelijke rustplaatsen. De gewone oorworm *Forficula auricularia* wordt wel als schadelijk ervaren in de land- en tuinbouw, omdat de

▼ Parkoorworm
Apterygida media



dieren aan gewassen (bijvoorbeeld aan bloemen en bladeren in fruitboomgaarden) zouden knagen (BEIER 1959). In Amerika lijkt de gewone oorworm aanmerkelijk schadelijker dan in Europa (WEEMS & SKELLEY 2007). Ook *Euborellia annulipes* kan in Amerika lastig zijn in vleesverwerkingsbedrijven, graanschuren en aardappelopslag (KLOSTERMEYER 1942). Anderzijds zijn oorwormen ook belangrijke bestrijders van dierplagen in bijvoorbeeld boomgaarden (HELSEN & WINKLER 2007).

Diversiteit

Er zijn wereldwijd 1967 soorten beschreven (FOOTITT & ADLER 2009). In Nederland komen zes soorten voor, waarvan één exoot: *Euborellia annulipes*, die alleen van kassen in Diergaarde Blijdorp (Rotterdam) bekend is. De status van de uit België gemelde *Euborellia moesta* en *Forficula decipiens* is onduidelijk (LOCK 2007). Vooralsnog beschouwen we deze als

te verwachten voor Nederland. In het zuiden van Groot-Brittannië komt *Forficula lesnei* voor (MARSHALL & HAES 1990). Verder zijn er nog allerlei exotische soorten te verwachten, die incidenteel ingevoerd kunnen worden.

Voorkomen

Oorwormen komen in Nederland in heel verschillende (terrestrische) biotopen voor, vooral op de hogere zandgronden. *Chelidurella guentheri* is beperkt tot oude bossen, *Labidura riparia* tot stuifzand en *Labia minor* heeft een relatie met paardenmest. *Apterygida media* en vooral *Forficula auricularia* zijn minder kieskeurig. De laatste kan zelfs als een van de wijdst verbreide diersoorten van Nederland beschouwd worden.

Determinatie

WILLEMSE & KRUSEMAN 1971, ALBOUY & CAUSSANEL 1990.

Animalia ► Arthropoda (fylum) ► Pancrustacea (subfylum) ► Hexapoda (klasse) ► Insecta (subklasse) ► Psocodea (orde)

PSOCODEA - STOFUIZEN & ECHE LUIZEN

JAN WILLEM A. VAN ZUIJLEN, HERMAN J.W.M. CREMERS & ERIK J. VAN NIEUKERKEN

NEDERLAND 330 gevestigd (waarvan 15 exoten), nog 30 verwacht
WERELD ca. 10.600 beschreven



Echte luizen - Phthiraptera



Stofluizen - Psocoptera

Kleine tot zeer kleine insecten (0,5-5 mm) met bijtende of zuigende monddelen, met of zonder vliezige vleugels. Psocodea zijn in staat als imago zeer effectief waterdamp uit

de lucht op te nemen, en kunnen dan flink opzwellen. Dankzij dit vermogen zijn Psocodea vaak erg goed aangepast aan

droge omstandigheden. Deze orde omvat traditioneel de stofluizen ('Psocoptera') en echte luizen (Phthiraptera), maar recent moleculair en morfologisch onderzoek heeft aangetoond dat de 'Psocoptera' parafyletisch zijn en de Phthiraptera vermoedelijk polyfyletisch; binnen de Psocodea is de parasitaire levenswijze mogelijk tweemaal ontstaan (JOHNSON ET AL. 2004, YOSHIKAWA & JOHNSON 2006, 2010). Omdat de onderzoekers en literatuur nog langs de oude lijnen verdeeld zijn, en de nieuwe classificatie nog niet duidelijk is, behandelen we hier nog de traditionele groepen apart.

Animalia ► Arthropoda (fylum) ► Pancrustacea (subfylum) ► Hexapoda (klasse) ► Insecta (subklasse) ► Psocodea (orde) ► 'Psocoptera' (suborde)

'PSOCOPTERA' - STOFUIZEN

JAN WILLEM A. VAN ZUIJLEN

NEDERLAND 59 gevestigd (waarvan 3 exoten), nog ca. 30 verwacht
WERELD ca. 5575 beschreven

Kleine tot zeer kleine insecten (0,5-5 mm) met bijtende monddelen. De soorten kunnen vleugelloos zijn of twee paar vliezige vleugels bezitten. In rust worden de vleugels soms vlak, maar vaker tentvormig over het lichaam gehouden. Alle soorten zijn terrestrisch.

Cyclus

Baltsgedrag voorafgaand aan de paring kan uitgebreide bewegingen met antennen en vleugels omvatten. Er zijn ook aanwijzingen dat tikkende geluiden gemaakt door gestamp met de poten een rol kunnen spelen bij het baltsgedrag en het lokken van soortgenoten. Er zijn soorten waarbij geen eieren worden gelegd voor er een paring heeft plaatsgevonden. Bij soorten waar de mannetjes heel schaars zijn komt parthenogenese, waarbij de vrouwtjes eieren leggen die niet bevrucht zijn, algemeen voor. Bij soorten waarbij mannetjes afwezig zijn is dit de enige vorm van voortplanting. Stofluizen leggen hun eieren in kleine gaatjes of scheuren in hout of op bladeren. De eieren worden afzonderlijk of in groepen gelegd en vaak afgedekt met uitwerpselen. Bij sommige soorten die veel op boom-

stammen voorkomen worden ook via de monddelen uitgescheiden zijden draden verwerkt in de bedekking van de eieren. Soorten die hun eieren in groepen op bladeren leggen dekken deze vaak af met een spinsel van zijden draden. Na het uitkomen van de eieren vervellen de nimfen bij de meeste soorten zes keer voordat het volwassen stadium bereikt wordt. Bij soorten waarbij de ene sekse kortvleugelig of vleugelloos is, kunnen de nimfen van deze sekse minder vaak vervellen. Zo kunnen er ook minder vervellingen voorkomen bij de vleugelloze of kortvleugelige vormen van sommige soorten. Bij andere soorten vervellen de nimfen van de kleinere mannetjes minder vaak dan die van de grotere vrouwtjes. De overwintering kan zowel als imago, nimf of als ei worden volbracht. De levenscyclus wordt binnen een jaar afgerond, en vaak zijn er meerdere generaties per jaar. De volwassen dieren worden niet ouder dan enkele weken of maanden.

Ecologie

Stofluizen voeden zich met microflora, zoals algen, korstmossen en sporen van schimmels, of met organisch afval.



Er zijn ook soorten die binnenshuis voorkomen. Gisten, bloem en andere graanproducten vormen de voedselbron van deze soorten. De soorten van het genus *Liposcelis* kunnen schade aanbrengen aan boeken die opgeslagen zijn in een vochtige omgeving. Ook insectencollecties van entomologen zijn voor deze beestjes niet geheel veilig.

Diversiteit

In totaal komen er wereldwijd ongeveer 5574 soorten voor (NEW & LIENHARD 2007, update door FOOTTIT & ADLER 2009). In Nederland zijn 59 gevestigde soorten bekend, waaronder drie exoten (KRUSEMAN 1944 en losse publicaties). Er worden nog circa 30 soorten verwacht (gebaseerd op KRUSEMAN 1944, LIENHARD 2004).

Voorkomen

Stofluizen kunnen worden aangetroffen in diverse microbiotopen. Veel soorten zijn te vinden op boomstammen of in boomkronen, terwijl andere soorten gewoonlijk op grassen, andere lage vegetatie, of bladafval worden aangetroffen. Stofluizen worden vrijwel niet bestudeerd: het is daarom ondoenlijk om iets te zeggen over patronen in diversiteit, talrijkheid en achteruit- of vooruitgang. Bij de weinige bekende recente onderzoeken werden in het natuurgebied De Brand (NB) 13, op plataanstammen vijf en binnenshuis vier soorten aangetroffen (NOORDIJK & BERG 2002, PEETERS & HOGENES 1996, DE WILDE 2009).

Determinatie

LIENHARD 1998, NEW 2005.



Dorypteryx longipennis



Lepinotus patruelis

Animalia ► Arthropoda (fyllum) ► Pancrustacea (subfyllum) ► Hexapoda (klasse) ► Insecta (subklasse) ► Psocodea (orde) ► Pthiraptera (suborde)

PHTHIRAPTERA - LUIZEN

HERMAN J.W.M. CREMERS

NEDERLAND 271 gevestigd (waarvan 12 exoten)
WERELD ca. 5025 beschreven

Afgeplatte, vleugellose insecten met bijtende of zuigende monddelen. De meeste soorten zijn klein (1-4 mm), maar *Laemobothrion*-soorten bij roofvogels kunnen wel 10 mm worden. De ogen zijn gereduceerd of afwezig. De soorten leven op het land en in de lucht bij zoogdieren en vogels. De luizen werden meestal onderverdeeld in zuigende luizen (Anoplura) en bijtende luizen (Mallophaga) en de laatste weer in Amblycera en Ischnocera, die beide bij zowel zoogdieren als vogels voorkomen. Zoals onder Psocodea al is vermeld, zijn de luizen echter mogelijk polyfyletisch en de Mallophaga zeker: de Ischnocera zijn nauwer verwant aan de Anoplura, en de Amblycera zijn zustergroep van de Liopscelidae (groep van stofluizen) (JOHNSON ET AL. 2004, YOSHIZAWA & JOHNSON 2006, 2010). Luizen zijn doorgaans terrestrisch, maar verscheidene soorten zijn als aquatisch te bestempelen, doordat ze op watervogels leven.

Cyclus

Luizen planten zich voornamelijk geslachtelijk, maar ook wel parthenogenetisch, voort. Ze leggen eieren, neten genoemd, die meestal aan de haren of veren van hun gastheer vastgekleefd zitten. Uit het ei komt een larve die via enkele nimfstadia ten slotte volwassen wordt. Alle stadia bevinden zich

op de gastheer en lijken geheel op de volwassen luis. De ontwikkeling van ei tot imago bedraagt enkele weken. Een bepaalde kippenluis, *Cuclotogaster heterographus*, bleek 85 dagen te blijven leven (ANSARI 1944). De leeftijd zal echter in het algemeen bij soorten zeer sterk variëren en is van veel factoren afhankelijk. Door een constante aanwas van nieuwe luizen kan de gastheer continu besmet blijven.

Ecologie

Anoplura zuigen bloed bij hun gastheer en parasiteren uitsluitend bij zoogdieren. Mallophaga hebben bijtende monddelen en voeden zich met haar-, veer- of huidmateriaal. Alle soorten zijn zeer gastheerspecifiek: iedere zoogdier- of vogelsoort heeft zijn eigen luizensoorten (of eventueel ondersoorten), die normaliter niet op andere gastheren voorkomen, behalve zo nu en dan tijdelijk door bepaalde omstandigheden. Een voorbeeld van dit laatste zijn luizen die door het in handen hebben van vogels tijdelijk overlopen op de mens. Luizen zijn door hun parasitaire levenswijze min of meer schadelijk voor hun gastheer. Ze kunnen symptomen als jeuk, haaruitval, veerschade en huidlaesies veroorzaken mede als gevolg van het krabben door de gastheer. De mens is gastheer van drie luizensoorten, waarvan de hoofdluis *Pediculus*



Hoofdluis

Pediculus capitis



▶ *Pectinopygus bassani*



capitis het bekendst is en het meest voorkomt. De kleepluis *Pediculus humanus* zien we nog maar zeer zelden. De kleepluis was in het verleden berucht als overbrenger van de bacteriën (*Rickettsia prowazekii*) die vlektyfus veroorzaken. De schaamluis *Phthirus pubis* wordt bij de mens ook nog maar zelden vastgesteld mede door 'cultuurveranderingen' in de haarverzorging. Geringe infecties met luizen worden in het algemeen zonder problemen door hun gastheren verdragen. Hierbij veroorzaken de bloedzuigende luizen in de regel meer last dan de bijtende luizen. Ook bij dieren kunnen luizen bepaalde ziekteverwekkers overbrengen (virussen, bacteriën, maar ook parasitaire wormen). In het algemeen zullen infecties met luizen bij huisdieren en de mens bestreden worden met insecticiden.

Diversiteit

Er zijn wereldwijd 5024 soorten beschreven (FOOTITT & ADLER 2009). Aangezien er meer dan 9000 vogelsoorten bestaan, zou alleen al voor vogels het aantal werkelijk bestaande luizensoorten minstens het dubbele kunnen zijn. In Nederland zijn

271 soorten gevestigd, waaronder 12 exotische soorten die op huisdieren als cavia, parelhoen, pauw en kanarie zitten. De soort *Philoaterus linariae* is aan de hand van Nederlandse exemplaren beschreven bij barmsijs *Carduelis flammea/cabaret*.

Voorkomen

Er zijn geen duidelijke regio's waar veel luizensoorten te vinden zijn; overal waar zoogdieren en vogels voorkomen zijn ook luizen te verwachten. Het mariene milieu is wel arm aan soorten, maar ook hier komt een soort voor: de zeehondenluis *Echinophthirius horridus*. Eén gastheersoort kan een aantal verschillende luizensoorten herbergen, zo kunnen er bij kippen wel acht verschillende luizen gevonden worden. Een gastheer kan soms vele honderden luizen herbergen. Onder bepaalde omstandigheden is het aantal luizen hoger, bijvoorbeeld bij verminderde afweer en bij een door ziekte verstoord krab- en poetsgedrag van de gastheer. Waarschijnlijk zijn er verschillende luizensoorten verdwenen uit Nederland. Dit gaat dan om gevallen waarbij tevens de gastheer uit Nederland verdwenen is. Een bekend voorbeeld is *Lutridia exilis*, de luis van de otter *Lutra lutra*. Door inventarisatiewerkzaamheden van vooral E. van den Broek zijn met name vanaf 1955 vele nieuwe soorten voor Nederland gemeld. De lijst lijkt nog lang niet compleet en er zullen nog veel luizensoorten van inheemse gastheren gevonden worden.

Determinatie

WEGNER 1972, ZLOTORZYCKA 1972-1980, VAN DEN BROEK 1977.

Animalia ▶ Arthropoda (fylum) ▶ Pancrustacea (subfylum) ▶ Hexapoda (klasse) ▶ Insecta (subklasse) ▶ Thysanoptera (orde)

THYSANOPTERA - TRIPSEN

G. (BERT) VIERBERGEN

NEDERLAND 151 gevestigd (waarvan 14 exoten)

WERELD ca. 6000 beschreven

Zeer kleine tot kleine (maximaal 14 mm) insecten met een langwerpig lichaam en stekend-zuigende monddelen, die een unieke asymmetrische bouw hebben. Vleugels zijn, indien aanwezig, smal en in de regel voorzien van lange franje. Tripsen hebben bijnamen als onweers- of donderbeestjes als gevolg van het massaal opvliegen net voor onweersbuien in de zomermaanden. Bij enkele uitheemse tripsen komt sociaal gedrag voor. Alle Europese tripsen zijn terrestrisch.

Cyclus

De meeste tripsen kennen geslachtelijke voortplanting van het haplodiploïde type, waarbij onbevuchte (haploïde)

eieren mannetjes opleveren, en bevruchte eieren vrouwtjes. Van enkele soorten zijn echter nooit mannetjes waargenomen. Van veel soorten is bekend dat ze naast de geslachtelijke voortplanting zich ook geregeld ongeslachtelijk vermeerderen. De cyclus is ingewikkeld, er zijn vier tot vijf stadia. De eerste twee nimfstadia zijn actief, en daarna, afhankelijk van de familie, worden twee of drie inactieve nimfstadia doorlopen, meestal popstadia genoemd, voordat het volwassen stadium wordt bereikt. Bij de families Aeolothripidae en Thripidae worden eieren in plantenweefsel afgezet en zijn er twee popstadia. Bij de Phlaeothripidae worden de eieren op het substraat (bijvoorbeeld blad en boomschors) afgezet en zijn er drie popstadia. Sommige soorten hebben één generatie per jaar, maar de meeste soorten kennen meer generaties. De levenscyclus beslaat ongeveer een week tot enkele maanden, afhankelijk van de soort en temperatuur.

Ecologie

Tripsen voeden zich hoofdzakelijk met plantaardig materiaal, zoals celsappen en stuifmeel, maar ook veel soorten voeden zich met schimmels en hun sporen. Een kleiner deel eet andere tripsen of kleine insecten en mijten. Enkele soorten vertonen een combinatie van deze voedingspatronen (FRANSEN & MANTEL 1964). Een beperkt aantal soorten veroor-

▼ *Parthenothrips dracaenae*



zaakt aanzienlijke schade in de land- en tuinbouw, door het aanpakken van plantencellen en de overdracht van voor het gewas schadelijke virussen. Een kleine groep kan ingezet worden voor de biologische bestrijding van andere tripsen (met name van het geslacht *Frankliniopsis*).

Diversiteit

Er zijn ongeveer 6000 soorten beschreven (MOUND & MORRIS 2007). In Nederland zijn 151 gevestigde soorten bekend, waaronder 14 exoten (G. Vierbergen pers. obs.). Daarnaast zijn er 149 niet-gevestigde soorten, die bij onderscheppingen tijdens importcontroles zijn aangetroffen. Zes soorten zijn beschreven aan de hand van Nederlandse exemplaren: *Aeolothrips manteli*, *Haplothrips minisetosus*, *Iridothrips iridis*, *Liothrips vaneeckei*, *Thrips latiareus* en *Thrips roepkei*.

Voorkomen

De duinen, het Zuid-Limburgs heuvellandschap en het rivierengebied zijn het rijkst aan soorten. Er wordt weinig onderzoek gedaan naar deze kleine insecten. Gericht onderzoek kunnen dan ook snel leiden tot 'nieuwe' soorten voor Nederland en sinds 1980 konden zo 21 soorten worden aangetoond (zie tabel).

Determinatie

MOUND ET AL. 1976, SCHLIEPHAKE & KLIMT 1979, ZUR STRASSEN 2003.

Tabel

Tripssoorten sinds 1980 nieuw voor Nederland gemeld.

Soort	eerste jaar van waarneming
<i>Bolothrips icarus</i>	2001
<i>Dendrothrips degeeri</i>	2000
<i>Dendrothrips eastopi</i>	2008
<i>Echinothrips americanus</i>	1993
<i>Frankliniella nigriiventris</i>	1992
<i>Frankliniella occidentalis</i>	1983
<i>Haplothrips juncorum</i>	1988
<i>Haplothrips kurdjumovi</i>	1996
<i>Haplothrips senecionis</i>	1981
<i>Haplothrips setiger</i>	2001
<i>Mycterothrips annulicornis</i>	2000
<i>Mycterothrips salicis</i>	1995
<i>Neohydatothrips gracilicornis</i>	2001
<i>Odontothrips ignobilis</i>	2002
<i>Oxythrips ulmifoliorum</i>	2002
<i>Stenchaetothrips bififormis</i>	2002
<i>Taeniothrips eucharis</i>	1989
<i>Thrips albopilosus</i>	1996
<i>Thrips brevicornis</i>	1981
<i>Thrips latiareus</i>	2001
<i>Thrips origani</i>	1998

Animalia ► Arthropoda (fyllum) ► Pancrustacea (subfyllum) ► Hexapoda (klasse) ► Insecta (subklasse) ► Hemiptera (orde)

HEMIPTERA - SNAVELINSECTEN

ERIK J. VAN NIEUKERKEN

NEDERLAND 1576 gevestigd (waarvan 61 exoten), nog ruim 200 verwacht
WERELD ca. 100.500 beschreven

Insecten met stekend-zuigende monddelen. De voorvleugels zijn vaak enigszins verhard. Hiertoe behoren de plantenluizen (Sternorrhyncha), cicaden (Auchenorrhyncha), Coleorrhyncha (niet inheems, wereldwijd 25 beschreven soorten) en de wantsen (Heteroptera). De vroegere 'Homoptera' vormen een parafyletische groep, en worden nu verdeeld in de eerste drie genoemde groepen. De Coleorrhyncha zijn de zustergroep van de wantsen, maar de Auchenorrhyncha zijn wellicht ook parafyletisch (XIE ET AL. 2008). Het totale aantal soorten hier is iets hoger dan de optelling van aparte groepen en volgt Footitt & Adler (2009) die



Plantenluizen - Sternorrhyncha



Cicaden - Auchenorrhyncha



Wantsen - Heteroptera

geen getallen voor de onderordes geven. Onderzoekers houden zich meestal met slechts één van deze groepen bezig; daarom worden ze hieronder apart behandeld.

Animalia ► Arthropoda (fyllum) ► Pancrustacea (subfyllum) ► Hexapoda (klasse) ► Insecta (subklasse) ► Hemiptera (orde) ► Sternorrhyncha (suborde)

STERNORRHYNCHA - PLANTENLUIZEN

PING-PING CHEN, MAURICE G.M. JANSEN & C.F.M. (KEES) DEN BIEMAN

NEDERLAND 573 gevestigd (waarvan 41 exoten), nog ca. 120 verwacht
WERELD ca. 10.000 beschreven

De plantenluizen vormen een zeer diverse groep van snavelinsecten, meestal zeer kleine insecten, vaak met vliezige vleugels, maar er zijn ook veel ongevleugelde vormen. Alle soorten zuigen plantensap en vele kunnen daardoor economische schade toebrengen. De plantenluizen omvatten de volgende superfamilies: bladvlooiën (Psylloidea), wittevliegen (Aleyrodoidea), echte blad-



Bladvlooiën - Psylloidea



Wittevliegen - Aleyrodoidea



Gewone bladluizen - Aphidoidea



Schildluizen - Coccoidea



Adelgoidea

Animalia ► Arthropoda (fyllum) ► Pancrustacea (subfyllum) ► Hexapoda (klasse) ► Insecta (subklasse) ► Hemiptera (orde) ► Sternorrhyncha (suborde) ► Psylloidea (superfamilie)

PSYLLOIDEA - BLADVLOOIEN

C.F.M. (KEES) DEN BIEMAN

Zeer kleine (1,5-5 mm) snavelinsecten met min of meer vliegende vleugels. Ze kunnen springen met hun goed ontwikkelde poten. Ze zuigen plantensap (floëem) en hebben vaak een sterke waardplantbinding. Alle soorten leven terrestrisch.

Cyclus

Bladvlooien hebben een geslachtelijke voortplanting, waarbij de eieren in plantenweefsel worden afgezet. Een enkele soort heeft deels een parthenogenetische levenswijze (NOKKALA ET AL. 2007). Er zijn vijf onvolwassen stadia; de nimfen zijn meestal vrijlevend, maar bevinden zich soms in gallen. Het merendeel van de soorten heeft één generatie per jaar. De overwintering vindt bij enkele soorten plaats in het eistadium (bijvoorbeeld *Psylla*-soorten, *Cacopsylla mali* en *C. peregrina*), of in een larvaal stadium (*Strophingia*). Bij de meeste soorten overwintert juist het volwassen dier, meestal is de winterwaard een andere plant dan die waar de eieren in worden afgezet. Enkele soorten blijven in de winter op hun waardplant (bijvoorbeeld *Cacopsylla pyricola*).

Ecologie

Bladvlooien zijn strikt fytofage plantensapzuigers die vaak gespecialiseerd zijn op één of enkele plantensoorten. Het merendeel leeft als nimf bovengronds, maar enkele soorten zuigen juist aan wortels. Uit Nederland wordt van 17 soor-

NEDERLAND 61 gevestigd (waarvan 3 exoten), nog 20 verwacht
WERELD ca. 2600 beschreven

ten gerapporteerd dat ze plantengallen veroorzaken. Voorbeelden hiervan zijn de russenbladvlo *Livia junci* op veel *Juncus*-soorten, de gewone essenbladvlo *Psyllopsis fraxini* op es, de buxusbladvlo *Psylla buxi* op buxus en de laurierbladvlo *Trioza alacris* op laurierstruiken in tuinen. Een aantal soorten is schadelijk in de landbouw door het zuigen aan bladeren van onder andere appel (*Cacopsylla mali*), peer (*Cacopsylla pyri*, *C. pyrisuga* en *C. pyricola*) en olijfwilg (*Cacopsylla fulguralis*) of door het veroorzaken van plantengallen op bijvoorbeeld buxus en laurier.

Diversiteit

Wereldwijd zijn ongeveer 2600 soorten beschreven (LABINA ET AL. 2007). In Nederland zijn 61 gevestigde soorten bekend, waaronder drie exoten (BLÖTE 1926, C.F.M. den Bieman pers. obs.).

Voorkomen

Bladvlooien worden in Nederland vrijwel niet bestudeerd. Het is daarom niet mogelijk om iets te zeggen over patronen in diversiteit, talrijkheid, en over veranderingen. Gezien de toename van transporten van plantenmateriaal, mag verwacht worden dat meer schadelijke soorten ons land weten te bereiken (C.F.M. den Bieman pers. obs.).

Determinatie

OSSIANNILSSON 1992, DOCTERS VAN LEEUWEN 2009.

▼
Psylla alni

▶▶
Gal van russenbladvlo
Livia juncorum



Animalia ► Arthropoda (fyllum) ► Pancrustacea (subfyllum) ► Hexapoda (klasse) ► Insecta (subklasse) ► Hemiptera (orde) ► Sternorrhyncha (suborde) ► Aleyrodoidea (superfamilie)

ALEYRODOIDEA - WITTEVLIEGEN

MAURICE G.M. JANSEN

NEDERLAND 11 gevestigd (waarvan 2 exoten), nog 3 verwacht
WERELD 1556 beschreven

Kleine motachtige snavelinsecten met een spanwijdte tot 3 mm. Deze diertjes zijn bedekt met een witte, wasachtige afscheiding. Nimfen hebben, behalve het eerste stadium, geen poten en voelsprieten. De nimfen leven vastgehecht op de voedselplant. In tegenstelling tot de meeste andere

groepen is de taxonomie van wittevliegen vrijwel geheel gebaseerd op beschrijvingen van het laatste nimfstadium, dat ook wel popstadium wordt genoemd. Tijdens een deel van dit popstadium wordt geen sap gezogen. Alle soorten leven terrestrisch.

Cyclus

De volwassen insecten leggen eieren op planten. Hieruit kruipen nimfen die mobiel zijn en over de plant rondkruipen. Zodra ze de eerste keer verveld zijn hechten ze zich vast aan de plant (ze worden dus 'sessiel') en gedurende de volgende drie stadia blijven ze dat. Uit het laatste nimfstadium (ook wel 'popstadium' genoemd) ontwikkelt zich het imago. Veruit de meeste soorten planten zich geslachtelijk voort, maar er zijn ook parthenogenetische soorten bekend. Bij *Trialeurodes vaporariorum* kunnen bevruchte vrouwtjes zowel haploïde (mannelijke) als diploïde (vrouwelijke) eieren leggen, terwijl onbevruchte vrouwtjes alleen haploïde eieren kunnen leggen. Sommige wittevliesvliegen hebben één generatie en andere twee generaties per jaar en de meeste soorten overwinteren in het popstadium. De imago's van de meeste soorten leven enkele dagen tot een week, behalve van de *Aleyrodes*-soorten die verschillende generaties per jaar hebben en waarvan de imago's overwinteren.

Ecologie

De meeste wittevliesvliegen leven op de bovengrondse delen van houtige gewassen, waarvan ze de sappen opzuigen. *Trialeurodes vaporariorum*, *Aleyrodes proletella* en *A. loniceriae* zijn in Nederland geregeld schadelijk in landbouwgewassen terwijl dat voor *Siphoninus phillyreae*, die hier zijn noordgrens heeft, alleen in Zuid-Europa het geval is. Twee soorten, *Aleurochiton aceris* en *A. pseudoplatani*, zijn zo mooi dat hun aanwezigheid juist als een verrijking gezien kan worden.

Diversiteit

Er zijn 1556 soorten beschreven (MARTIN & MOUND 2007), maar er kunnen nog vele soorten verwacht worden (BINK-MOENEN & MOUND 1990). In Nederland zijn 11 gevestigde soorten bekend,

waarvan drie exoten (BINK ET AL. 1980, JANSSEN & STIGTER 1996). Er zijn nog drie extra soorten te verwachten (EVANS 2007, MARTIN ET AL. 2000). In kassen komen meerdere soorten voor die daar al lange tijd aanwezig zijn; deze zijn hier niet meegeteld. Er is één soort beschreven van Nederlandse exemplaren: *Trialeurodes ericae*.

Voorkomen

Het stedelijke gebied, het Zuid-Limburgse heuvelland en de hoogvenen zijn het rijkst aan soorten. Er treden weinig veranderingen op in de fauna van Nederland. Eén soort is recentelijk ontdekt, maar naar alle waarschijnlijkheid was deze eerder over het hoofd gezien (JANSSEN & STIGTER 1996). De dichtheden van enkele soorten kunnen oplopen tot honderden poppen per plantenblad (M.G.M. Jansen pers. obs.).

Determinatie

MARTIN ET AL. 2000.



◀ Kaswittevlies
Trialeurodes vaporariorum

Animalia ▶ Arthropoda (fylum) ▶ Pancrustacea (subfylum) ▶ Hexapoda (klasse) ▶ Insecta (subklasse) ▶ Hemiptera (orde) ▶ Sternorrhyncha (suborde) ▶ Aphidoidea (superfamilie)

APHIDOIDEA - GEWONE BLADLUIZEN

PING-PING CHEN

NEDERLAND 410 gevestigd (waarvan 24 exoten), nog ca. 100 verwacht
WERELD ca. 4700 beschreven

Zeer kleine snavelinsecten met of zonder vliezige vleugels. Het achterlijf is voorzien van twee buisjes (siphunculi) en er zijn aanwijzingen dat die zowel was als een alarmferomoon afscheiden. De lichaamsvorm en kleur van bladluizen kunnen flink variëren. Op een enkele semiaquatische soort na, zijn bladluizen terrestrisch en alle soorten leven op planten.

Cyclus

Veel bladluizen hebben een ingewikkelde eenjarige levenscyclus (zie bijvoorbeeld DIXON 1987, DOLLING 1991) die geïllustreerd kan worden aan de levenscyclus van de zwarte bonenluis *Aphis fabae*. Eieren worden op de primaire voedselplant gelegd. De dieren overwinteren als ei, in het voorjaar komen daar ongevleugelde, zich parthenogenetisch voortplantende levendbarende wijfjes (fundatrices of stammoevers) uit. In volgende generaties komen, naast de ongevleugelde, ook gevleugelde parthenogenetische wijfjes in wisselende, soms grote aantallen voor. De gevleugelde wijfjes (migrantes) vliegen uit en vestigen zich op andere voedselplanten waar ze gedurende de zomer een wisselend aantal

parthenogenetisch levendbarende generaties voortbrengen. Hun nakomelingen, al dan niet gevleugelde wijfjes die zich parthenogenetisch op de secundaire waardplanten voortplanten, worden alienicolae genoemd. Op het eind van de zomer verschijnen de parthenogenetisch voortplantende wijfjes die de mannetjes en wijfjes (de sexuparae) zullen produceren. In de herfst verschijnen dan mannetjes en wijfjes (sexuales) die paren. De vrouwelijke sexuales zijn ongevleugeld, de mannetjes al dan niet gevleugeld. De bevruchte wijfjes leggen weer eieren die overwinteren. De verschillende typen wijfjes (fundatrix, alienicolae, sexuales) vertonen diverse morfologische verschillen. Ook zijn er allerlei variaties op de levenscyclus mogelijk. Zo zijn er soorten die geen waardplantwisseling vertonen en bij sommige soorten overwinteren behalve eieren op primaire waardplanten ook parthenogenetische levendbarende wijfjes op secundaire waardplanten.

Ecologie

Alle bladluizen zijn fytofaag en voeden zich met floëmsap door hun steeksnuut in de plant te steken. De voedselplanten



▲ *Macrosiphoniella tanacetaria*

▶▶ *Metopeurum fuscoviride*



worden onderverdeeld in primaire en secundaire waardplanten. De meeste bladluizen zijn autoec en monofaag en leven op één of enkele soorten van een bepaald plantengeslacht. Ongeveer 10% is heteroec; deze verblijven gedurende herfst, winter en voorjaar op een primaire waardplant en gedurende de zomer op één of meerdere secundaire waardplant(en) die zelden nauw verwant zijn aan de primaire waardplant. Hoewel de heteroecische soorten als polyfaag geïnclassificeerd worden, leven de meeste soorten maar op één soort plant per seizoen. De meeste bladluizen vertonen dus een hoge mate van waardplantenspecificiteit. Er zijn maar weinig soorten (onder andere zwarte bonenluis *Aphis fabae* en groene perzikluis *Myzus persicae*) met een zeer grote verscheidenheid van secundaire waardplanten.

Bladluizen kunnen schadelijk zijn voor gewassen in kassen of op akkers, evenals voor planten in het openbaar groen. De schade aan planten wordt veroorzaakt door vier processen (naar AUKEMA 1999). Ten eerste vindt er altijd onttrekking van voedingsstoffen plaats. De schade is afhankelijk van de aantallen bladluizen en van de conditie en de gevoeligheid van de aangetaste planten. Ten tweede kan er schade optreden door giftig speeksel, de mate hiervan is sterk afhankelijk van de soort. De vergiftiging van plantenweefsel geeft vaak typische beschadigingsbeelden (reactie van de plant).

▼ Gal van perenbloedluis
Eriosoma lanuginosum



Ten derde kunnen planten geheel of gedeeltelijk bedekt worden met kleverige afscheidingsproducten (honingdauw) van de bladluizen. Op de honingdauw kunnen zich op hun beurt donker gekleurde roetdauwschimmels ontwikkelen, die de planten bedekken met een zwarte laag. Zowel honingdauw als roetdauw kunnen schadelijk zijn voor de plant doordat zij de normale functies van de plant, zoals bijvoorbeeld de fotosynthese, belemmeren. Ten vierde vormen bladluizen de belangrijkste vectoren van plantenvirussen, waarvan er meer dan 160 kunnen worden overgedragen. De virussen worden door het aanpakken van plant met de zuignuit overgedragen en kunnen zeer ernstige gevolgen hebben voor de plant.

Hoewel de schade aan planten natuurlijk vervelend kan zijn (met name in de landbouw), vervullen bladluizen in meer natuurlijke systemen een belangrijke ecologische rol. Door hun talrijkheid kunnen ze woekering van bepaalde plantensoorten tegengaan, spelen ze een belangrijke rol in het versneld laten afsterven van reeds verzwakte planten en zijn ze een onmisbare voedselbron voor veel andere dieren. Bladluizen produceren honingdauw, een afscheiding via de anus (van bladluizen en andere sapzuigende insecten) dat een mengsel is van allerlei stoffen, maar vooral suikers. De reden voor honingdauwaf scheiding is dat bladluizen veel floëmsap moeten opzuigen om hun eiwitbehoefte te dekken, maar hierbij nemen ze te veel koolhydraten op en die scheiden ze weer uit. Er zijn minstens 246 soorten insecten bekend die door honingdauw worden aangetrokken als voedselbron (MINKS & HARREWIJN 1987). Met name mieren bezoeken vaak bladluizen.

Diversiteit

Wereldwijd zijn ongeveer 4700 soorten bladluizen bekend (REMAUDIÈRE & REMAUDIÈRE 1997). In Nederland zijn 410 soorten waargenomen, waarvan (ongeveer) 24 exoten die met plantenmateriaal Nederland hebben bereikt en zich hier (al dan niet in kassen) hebben gevestigd (REMAUDIÈRE & REMAUDIÈRE 1997, PIRON 2009, P.-p. Chen pers. obs.). Naar verwachting zijn er nog ongeveer 100 andere soorten die mogelijk in Nederland voorkomen (P.-p. Chen pers. obs.).

Voorkomen

Bladluizen kunnen op veel verschillende planten worden aangetroffen. Ze leven meestal in individuenrijke kolonies; de dichtheden lopen op tot maximaal 250.000 individuen per m² (J.D. Prinsen pers. med.). Bladluizen komen vrijwel uitsluitend op landplanten en emergente moerasplanten voor. Een uitzondering is *Rhopalosiphum nymphaeae*, een vrijwel kosmopolitische soort die op allerlei waterplanten leeft – bijvoorbeeld waterlelie *Nymphaea*, gele plomp *Nuphar lutea*, waterweegbree *Alisma*, pijlkruid *Sagittaria* en egelskop *Sparganium* – en enig vermogen heeft om onder water te overleven. De geslachtelijke fase (primaire waardplant) van deze soort vindt plaats op *Prunus*-soorten (HEIE 1986). In kassen zijn ook veel soorten te vinden; van alle gevestigde soorten zijn er ongeveer

70 die hier voorkomen (P.-p. Chen pers. obs.). Een voorbeeld is de uit Azië afkomstige katoenluis *Aphis gossypii* die zich met succes op de meeste continenten heeft gevestigd en in Nederland een belangrijke plaag is op komkommer en aardbei. Daarnaast vestigen zich af en toe soorten in de groene ruimte op al lang geleden geïntroduceerde planten (bijvoorbeeld *Appendiseta robiniae* op robinia *Robinia pseudoacacia*) of op gecultiveerde inheemse planten (*Neotoxoptera formosana* op bieslook *Allium schoenoprasum*, zie PIRON 2010).

Determinatie

STROYAN 1977, 1984, HEIE 1980, 1982, 1986, 1991, 1994, TAYLOR & ROBERT 1980, BLACKMAN & EASTOP 1984, 1994, 2000, 2006A, 2006B, VAN FRANKENHUYZEN 1988, 1996, LAMPEL & MEIER 2003, DOCTERS VAN LEEUWEN 2009.

Animalia ▶ Arthropoda (fylum) ▶ Pancrustacea (subfylum) ▶ Hexapoda (klasse) ▶ Insecta (subklasse) ▶ Hemiptera (orde) ▶ Sternorrhyncha (suborde) ▶ Adelgoidea (superfamilie)

ADELGOIDEA - DENNENLUIZEN & DWERGLUIZEN

PING-PING CHEN

NEDERLAND 20 gevestigd (waarvan 3 exoten)
WERELD 166 beschreven

Bladluisachtige snavelinsecten die worden ingedeeld in twee families: dennenuizen (Adelgidae) en dwergluizen (Phylloxeridae). Bij de Adelgidae heeft de gevleugelde vorm (alatae) vijfledige antennen, terwijl de ongevleugelde vorm er drie heeft. Alle soorten van de familie Phylloxeridae hebben driedelige antennen. Het verschil met de gewone bladluizen (Aphididae) bestaat uit het ontbreken van buisjes (siphunculi) aan het achterlichaam en het feit dat er geen levendbarende soorten of vormen zijn. Alle dennen- en dwergbladluizen zijn terrestrisch en leven op planten.

Cyclus

Bij de dennenuizen en de dwergluizen bestaat de levenscyclus uit vijf fasen (pentatomorfe holoencyclus). Op de primaire waardplant begint 's zomers de cyclus met de zich geslachtelijk voortplantende kleine ongevleugelde mannetjes en wijfjes die kort leven (sexuales). Na bevruchting legt ieder wijfje één ei waaruit fundatrices komen. Deze overwinteren als larve en leggen in het voorjaar een flink aantal eieren waaruit de gallicolae komen. Deze vormen gallen op de jonge scheuten en groeien uit tot gevleugelde wijfjes die migreren naar de secundaire waardplant waar ze eieren leggen. Uit de eieren van de gemigreerde gallicolae komen de zogenaamde sistens die weer als larve overwinteren. In het voorjaar leggen ze eieren waaruit de progrediënten komen. Uit de eieren van de progrediënten komen óf ongevleugelde nieuwe progrediënten óf gevleugelde sexuparae die weer naar de primaire waardplant migreren. Uit de eieren van de sexuparae komen weer de mannelijke en vrouwelijke sexuales. De cyclus is dus tweejarig (in plaats van eenjarig bij de gewone bladluizen). In Europa is de levenscyclus van de druifluis *Viteus vitifolii* (een dwergluis) ogenschijnlijk vereenvoudigd en bestaat voornamelijk uit zich parthenogenetisch voortplantende radicolae, dat wil zeggen de vorm die op de wortels leeft. Fundatrices worden zelden aangetroffen en schijnen meestal te gronde te gaan voor ze zich kunnen voortplanten.

Ecologie

Alle dennenuizen leven uitsluitend van het sap van coniferen (Pinaceae) (CARTER 1971). Ze veroorzaken daar vaak opvallende gallen. Verder wisselt elke soort van voedselplant. De primaire voedselplant van dennenuizen zijn, afhankelijk van de soort, een zilverspar *Abies*, lariks *Larix*, den *Pinus*, douglasspar *Pseudotsuga* of hemlockspar *Tsuga*, terwijl de secundaire voedselplant een conifeer van een ander genus is dan de primaire waardplant. Migratie tussen de primaire en secundaire waardplanten vindt plaats door gevleugelde vormen (CARTER 1971, RICHARD & DAVIDS 1982). De dwergluizen voeden zich uitsluitend op tweezaadlobbige planten, zoals peren *Pyrus* en druiven *Vitis* (CARTER 1971). Van de dwerg-



◀ *Gilletella cooleyi*



▼ Gal van sparappelgalluis *Adelges abietis*

luizen zijn *Viteus*-soorten belangrijke plagen van druivenplanten *Vitis*. Het belangrijkste kenmerk zijn de gallen die op wortels worden gevormd, waardoor de planten aangetast worden en minder druiven produceren.

Diversiteit

Wereldwijd zijn 50 soorten dennenluizen en 116 soorten dwergluizen beschreven (CARTER 1971). Waarschijnlijk zijn er nog enkele tientallen onbeschreven soorten. In Nederland zijn 15 soorten dennenluizen en vijf soorten dwergluizen vastgesteld (P.-p. Chen pers. obs.). Hieronder bevinden zich drie exoten, die door de mens met plantenmateriaal zijn ingevoerd.

Voorkomen

Door de voedselplantbinding zijn de meeste dennenluizen met name te vinden op plekken waar veel naaldbomen staan. De druifluiz *Viteus vitifoliae* is een van de wijdst verspreide plaaginsecten in de wijnbouw. In Nederland is deze soort gevonden op druivenplanten die als sierplant gebruikt worden. Door de toename van internationale handel en de opwarming van de aarde is het een wereldwijde quarantainesoort geworden.

Determinatie

CARTER 1971, BLACKMAN & EASTOP 1994, DOCTERS VAN LEEUWEN 2009.

Animalia ► Arthropoda (fyllum) ► Pancrustacea (subfyllum) ► Hexapoda (klasse) ► Insecta (subklasse) ► Hemiptera (orde) ► Sternorrhyncha (suborde) ► Coccoidea (superfamilie)

COCCOIDEA - WOL-, DOP- & SCHILDLUIZEN

MAURICE G.M. JANSEN

NEDERLAND 71 gevestigd (waarvan 9 exoten),
nog enkele tientallen verwacht
WERELD 7901 beschreven

Tot de Coccoidea behoren wereldwijd ongeveer 35 families waarvan er acht in Nederland voorkomen. De meeste soorten in ons land behoren echter tot drie families: wolluizen (Pseudococcidae, 15 soorten), dopluizen (Coccidae, 19 soorten) en schildluizen (Diaspididae, 15 soorten). De overige soorten horen tot de volgende families: Asterolecaniidae, Eriococcidae, Kermesidae, Margarodidae en Ortheziidae. Alle zijn snavelinsecten met een sterk gewijzigde lichaamsvorm, aangepast aan een plantensapzuigende levenswijze: het eerste larvestadium heeft nog functionele poten, latere larvestadia en vrouwtjes hebben gereduceerde of helemaal geen poten. Alleen bij wolluizen is het vrouwtje in staat te lopen. Mannetjes zijn klein, hebben één paar vleugels of zijn ongeveugeld, en hun monddelen zijn vergroeid. Meestal blijven deze insecten op één plek zitten, met hun steeksnuut permanent in plantenweefsel gestoken. Ze beschermen zich met een schild of wollige afscheiding. Alle Nederlandse wol-, dop- en schildluizen zijn terrestrisch.

Cyclus

Er zijn grote verschillen in de levenscyclus van deze families en de verschillende soorten. Coccoidea kennen negen verschillende seksuele chromosoomsystemen. Daarnaast komt parthenogenese veel voor en sommige soorten reproduceren zowel geslachtelijk als parthenogenetisch (NUR 1980). Hermafroditisme is onder andere bekend van vijf soorten van de familie Margarodidae. Bij verschillende families komen

ovovivipare soorten voor waarbij eieren al voor hun geboorte in het lichaam van het wijfje uitkomen en dus als nimf ter wereld komen. Bij wol- en dopluizen hebben de vrouwtjes drie nimfstadia en de mannetjes vier waarvan het derde prepop wordt genoemd en het vierde een pop. Bij schildluizen (Diaspididae) hebben vrouwtjes twee nimfstadia en de mannetjes hebben twee stadia meer dan de vrouwtjes en hebben eveneens een prepop- en een popstadium. Nederlandse soorten hebben doorgaans één generatie per jaar. Het overwinterende stadium is bij elke soort weer anders. Volwassen dieren leven enkele dagen in het seizoen tot een half jaar als het overwinterende exemplaren betreft.

Ecologie

Coccoidea zijn exclusief plantensapzuigers, maar de soorten uit de familie Ortheziidae zuigen zowel aan levende planten als aan dode plantendelen in de bodem. Veel soorten zijn schadelijk of kunnen overlast veroorzaken in het openbaar groen, omdat ze door hun massale aanwezigheid planten verzwakken, vroege bladval veroorzaken of honingdauw produceren waar weer een roetdauwschimmel in komt die planten helemaal kan bedekken. In een enkel geval leidt dit tot sterfte van planten. In tegenstelling tot dop- en wolluizen die floëemzuigers zijn en daarbij honingdauw produceren, zijn schildluizen (Diaspididae) xyleemzuigers en produceren daarom geen honingdauw. Elders in Europa veroorzaken *Diaspidiotus perniciosus* en *Pseudaulacaspis pentagona* grote problemen op allerlei bomen en struiken in het openbaar groen en in teelten. Binnen de Coccoidea zijn ook nuttige soorten bekend. Uit *Kerria lacca* wordt 'shellac' gewonnen, dat gebruikt wordt als glimmende coating van fruit, groente en snoepjes. Op eenzelfde wijze worden uit *Dactylopius coccus* de kleurstoffen karmijnzuur en 'scarlet-red' gewonnen voor kleuring van snoep, dranken, lipstick, textiel en lotions. Uit *Kermes vermilio* wordt een kleurstof voor leer, wol en zijde gewonnen. *Ericerus pela* scheidt een was uit waarvan kaarsen en medicijnen worden gemaakt. Deze vier soorten komen niet in Nederland voor, maar de producten worden hier wel veel gebruikt. *Porphyrophora polonica* is een zeldzame gevestigde soort waarvan voorheen een rode kleurstof voor textiel werd gemaakt.

► *Pulvinaria regalis*



Diversiteit

In totaal zijn 7901 soorten beschreven (BEN-DOV 2008), maar het werkelijke aantal zal tussen de 10.000 en 15.000 soorten liggen (M.G.M. Jansen pers. obs.). In Nederland zijn er 71 gevestigde soorten, waaronder 9 exoten, terwijl het werkelijke aantal soorten waarschijnlijk tussen de 100-150 ligt (REYNE 1957, KOSZTABAR & KOZÁR 1998, JANSEN 1999, 2009, FOLDI 2004). In kassen komen veel soorten voor die daar al lange tijd aanwezig zijn, deze zijn bij deze behandeling niet meegeteld (JANSEN 2005).

Voorkomen

Het Zuid-Limburgse heuvelland is het rijkst aan soorten en dit heeft te maken met een toename in diversiteit naar Mid-

den-Europa toe. Vaak komen deze dieren in grote kolonies voor en dan kunnen er tientallen tot honderden individuen op een paar cm² leven. Daarnaast valt op dat populaties zich vaak lang, soms tientallen jaren op dezelfde plaats handhaven zonder zich te verspreiden. Door een toename in de handel van planten zijn er sinds 1980 tien Coccoidea-soorten nieuw voor Nederland gemeld, waaronder *Diaspidiotus perniciosus*, *Pseudaulacaspis pentagona*, *Coccus hesperidum* en *Trionymus bambusae* (JANSEN 1995, 1999, 2009).

Determinatie

HAMON & WILLIAMS 1984, KOSZTABAR & KOZÁR 1998, JANSEN 2000, FOLDI 2004, WILLIAMS 2004, GAVRILOV 2007.

Animalia ► Arthropoda (fyllum) ► Pancrustacea (subfyllum) ► Hexapoda (klasse) ► Insecta (subklasse) ► Hemiptera (orde) ► Auchenorrhyncha (suborde)

AUCHENORRHYNCHA - CICADEN

C.F.M. (KEES) DEN BIEMAN

NEDERLAND 374 gevestigd (waaronder 4 exoten), nog 75 verwacht
WERELD ca. 41.000 beschreven

Snavelinsecten waarbij de voorvleugels vaak verhard zijn maar soms vliezig. De vleugels worden in rust meestal dakvormig boven het lichaam gehouden. De meeste soorten hebben een goed springvermogen. De nimfen leven soms in een 'schuimbel' en worden dan wel schuim- of spuugbeestjes genoemd. Sommige nimfen leven ondergronds. In Zuid-Europa komen de grote zangcicaden voor, maar de Nederlandse soorten zijn meestal klein en onopvallend. Wel maken alle cicaden geluid, ook de hele kleine, al zijn die geluiden voor de mens onhoorbaar. Alle cicaden zijn terrestrisch.

Cyclus

Normaliter planten cicaden zich geslachtelijk voort. Er komen naast normale seksuele vormen ook parthenogenetische en pseudogame vormen voor. In beide gevallen worden de eitjes niet bevrucht, maar bij pseudogame vormen is er wel een zaadcel nodig om het eitje te stimuleren om zich te ontwikkelen. Mannetjes trekken de vrouwtjes aan door middel van een specifiek geluid, vaak verspreid via het sub-

straat, waar de vrouwtjes op reageren. De vrouwtjes zetten de eieren in een plant of onder de grond af. Na het uitkomen van het ei zijn er vijf nimfstadia voordat het dier volwassen is. Binnen een jaar zijn er een of twee generaties. Cicaden overwinteren als ei, nimf of imago.

Ecologie

Alle cicaden zijn fytofaag, ze zuigen aan plantensappen, zowel in het xyleem-, floëem en parenchym. Veel soorten zijn (zeer) specifiek in hun voedingsgedrag en plantkeuze. Enkele groepen (bijvoorbeeld soorten uit de familie Cixiidae) leven als nimf van het zuigen aan plantenwortels. De nimfen van soorten uit de families Cercopidae en Aphrophoridae leven in een klodder schuim ter bescherming tegen parasitering, uitdroging en mogelijk ook predatie. Een aantal soorten – bijvoorbeeld *Graphocephala fennahi* op rhododendron, *Eupteryx decemnotata* en *E. melissae* op diverse tuinkruiden, *Edwardsiana rosae* op rozen, *Haematoloma dorsatum* op naaldbomen – is schadelijk in de bloemen- en



◀◀
Eupteryx

◀
Issus



◀◀
Rhododendroncicade
Graphocephala fennahi

◀
Oorcicade
Ledra aurita

plantenteelt door hun zuiggedrag aan bladeren of bloemknoppen. Sommige soorten kunnen op deze wijze ook plantenziekten over brengen. Anderzijds zijn cicaden mooie en vaak fotogenieke insecten.

Diversiteit

Wereldwijd zijn circa 41.000 soorten beschreven (BIEDERMAN & NIEDRINGHAUS 2004, FOOTITT & ADLER 2009). In Nederland zijn 374 gevestigde soorten bekend, waaronder vier exoten, en kunnen er nog ongeveer 75 worden verwacht (C.F.M. den Bieman pers. obs.). *Ribautodelphax vinealis*, *Macropsis gravesteini* en *M. brabantia* zijn aan de hand van Nederlandse dieren beschreven.

Voorkomen

Het laagveengebied, hoogvenen, het Zuid-Limburgse heuvel-

landschap en het rivierengebied zijn het rijkst aan soorten. De dichtheden aan cicaden kunnen soms flink oplopen: in een Engels kalkgrasland werden 45 soorten en 1860 individuen per m² waargenomen (MORRIS 1971). Door het geringe aantal waarnemingen aan cicaden zijn gegevens te schaars om zinvolle uitspraken over een achteruitgang van soorten te doen. Wel is opvallend dat diverse moerasoorten, zoals *Nothodelphax distinta*, de laatste 40 jaar niet meer verzameld zijn. Na 1980 zijn er 20 soorten nieuw voor Nederland te melden (C.F.M. den Bieman pers. obs.). Enkele soorten zijn mogelijk nieuw door klimaatverandering, terwijl de meeste nieuwe waarnemingen het gevolg zijn van toegenomen verzamelactiviteiten.

Determinatie

OSSIANNILSSON 1978, 1981, 1983, BIEDERMAN & NIEDRINGHAUS 2004. Foto-overzicht: REMANE & WACHMANN 1993.

Animalia ► Arthropoda (fylum) ► Pancrustacea (subfylum) ► Hexapoda (klasse) ► Insecta (subklasse) ► Hemiptera (orde) ► **Heteroptera (suborde)**

HETEROPTERA - WANTSEN

BEREND AUKEMA

NEDERLAND 629 gevestigd (waarvan 16 exoten), nog 9 verwacht
WERELD 42.400 beschreven

Stevige, meestal afgeplatte snavelinsecten met een breed halsschild. De voorvleugels zijn gedeeltelijk verhard, gedeeltelijk vliezig. Een aantal soorten vertoont vleugel- of vliegspeerreductie, waardoor er zowel vliegende als niet-vliegende soorten zijn. De vleugelreductie kan seks- of seizoensgebonden zijn. Veel wantsen hebben stinkklieren, die stoffen produceren waarmee onder andere roofdieren op afstand worden gehouden. Wantsen leven terrestrisch, aquatisch of op het wateroppervlak. In ons land worden alleen zoete en brakke wateren bewoond, maar met name in de tropen komen ook schaatsenrijders op zee voor.

Cyclus

Na de paring worden de eieren afgezet in of op planten, in de bodem of in het water. Er zijn vier of vijf juveniele (nimfale) stadia, voordat de dieren volwassen zijn. De overwin-

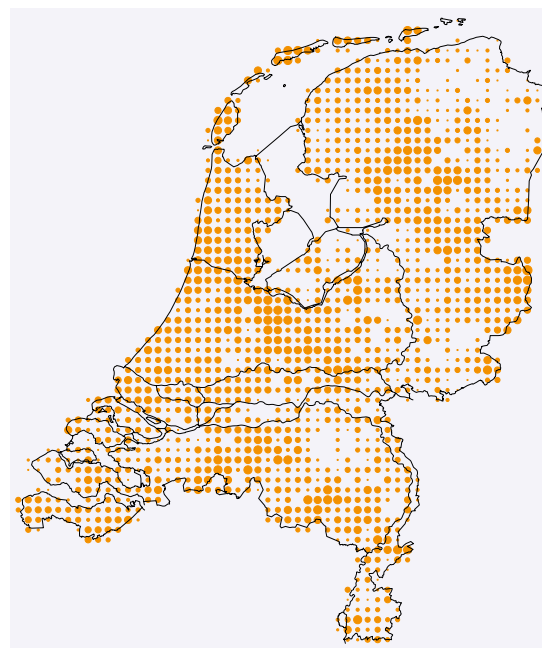
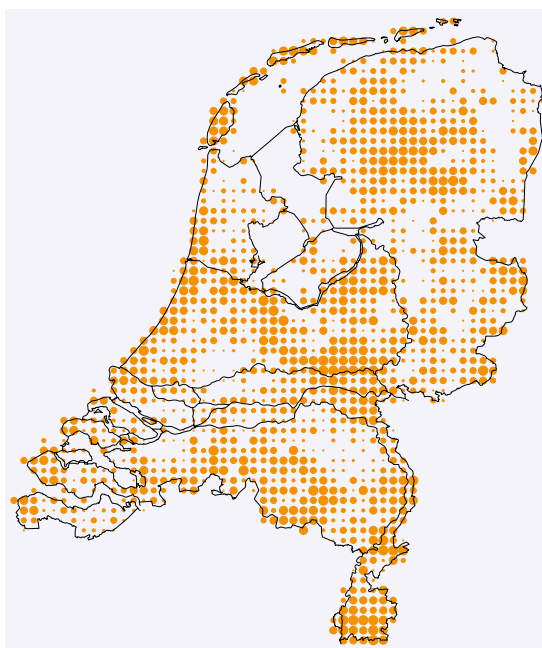
tering vind plaats als ei, nimf en/of imago. Enkele soorten die onder schors leven zijn acyclisch, waarbij alle stadia tegelijkertijd aanwezig kunnen zijn. *Campyloneura virgula* plant zich parthenogenetisch voort en er zijn dus alleen vrouwtjes. De levenscyclus wordt binnen een jaar voltooid en soms zijn er meerdere generaties per jaar. Volwassen dieren leven enkele weken, bij soorten die als imago overwinteren enkele maanden of langer. Meerjarige soorten zijn uit ons land niet bekend.

Ecologie

Wantsen hebben een relatief dunne steeksnuut waarmee ze sappen uit schimmels, planten en prooidieren zuigen. De meeste soorten zijn fytofaag, maar predatoren komen in diverse families voor. Enkele soorten zijn in de keuze van hun dieet zeer specifiek (monofaag), maar er zijn bijvoorbeeld

▶ Aantal waargenomen soorten landwantsen per 5×5 km tot en met 2009. Exponentieel geschaald; grootste stip: 161-320 soorten. Bron: EIS-werkgroep wantsen.

▶▶ Aantal waargenomen soorten waterwantsen per 5×5 km tot en met 2009. Kwadratisch geschaald; grootste stip: 42-51 soorten. Bron: EIS-werkgroep wantsen.





Sikkelwantsen - Nabidae



Bedwantsen - Cimicidae



Randwantsen - Coreidae



Bodemwantsen - Lygaeidae



Bodemwantsen - Lygaeidae



Beeklopers - Veliidae



Weekwantsen - Miridae



Glasvleugelwantsen - Rhopalidae



Glasvleugelwantsen - Rhopalidae



Duikerwantsen - Corixidae



Netwantsen - Tingidae



Oeverwantsen - Saldidae



Platte zwemwantsen - Naucoridae



Aardwantsen - Cydnidae



Schildwantsen - Scutelleridae



Schorswantsen - Aradidae



Vijverlopers - Hydrometridae



Stelwantsen - Berytidae



Moslopertjes - Hebridae



Waterschorpioenen en staafwantsen - Nepidae



Boomwantsen - Pentatomidae

ook veel soorten die zowel van plantaardige als dierlijke sappen leven. *Cimex lectularius* leeft van mensenbloed en veroorzaakt vervelende wondjes en verwante soorten zuigen bloed bij vleermuizen, zwaluwen of duiven. Een aantal soorten kan schade toebrengen in de land- en tuinbouw. Voorbeelden zijn *Liocoris tripustulatus* en *Palomena prasina* in de paprikateelt onder glas en *Campylomma verbasci* en *Lygocoris pabulinus* in appelboomgaarden. Verschillende soorten worden ingezet als biologische bestrijder in de teelt onder glas, met name *Orius*-soorten voor de bestrijding van tripsen en *Macrolophus melanotoma* voor de bestrijding van wittevlieg. *Anthocoris nemoralis* wordt in boomgaarden gebruikt voor de bestrijding van bladvllooien.

Diversiteit

In totaal zijn meer dan 42.400 soorten beschreven (HENRY 2009), terwijl er maar liefst 62.000 soorten verwacht worden (SCHAEFER 1992). In Nederland zijn 629 gevestigde soorten van 35 families, waaronder 16 exoten, bekend (AUKEMA ET AL. 2005A, AUKEMA & HERMES 2009) en negen soorten worden nog verwacht (B. Aukema pers. obs.). *Stephanitis rhododendri* en *Heterotoma planicornis* zijn aan de hand van Nederlandse dieren beschreven.

Voorkomen

Van de gevestigde soorten zijn er 45 aquatisch, leven er 19 op het wateroppervlak en zijn er 565 terrestrisch. De duinen, de hogere zandgronden, het Limburgse heuvelland en het rivierengebied zijn het soortenrijkst (bijvoorbeeld AUKEMA ET AL. 2002, AUKEMA & HERMES 2006). Meer dan 300 soorten zijn waargenomen in een kilometerhok bij Hilversum (NH)

(307 soorten) en twee kilometerhokken bij Wageningen (GE) (respectievelijk 334 en 349 soorten). De dichtheden aan wantsen kunnen lokaal hoog oplopen: een populatie van de bodembewonende en uit Nieuw-Zeeland geïntroduceerde *Nysius huttoni* werd op Tholen (ZE) bemonsterd en per m² werden 165 exemplaren aangetroffen (SMIT ET AL. 2007). AUKEMA (2003) meldt dat 39 soorten sinds 1960 niet meer in Nederland zijn waargenomen. Van die soorten werden er inmiddels echter weer vijf gevonden. Een aantal van de niet meer waargenomen soorten bevond zich aan de noordwest- of westrand van hun areaal en zijn waarschijnlijk door inkrimping van het areaal al dan niet tijdelijk uit ons land verdwenen. Voor andere soorten is er een specifieke oorzaak te geven: het afgraven van hoogveen (voor *Salda morio*) en van de Sint Pietersberg (voor *Copium clavicornis*), ontgrindingen langs de Maas (voor *Brachycoleus pilicornis* en *Cydnus aterrimus*) en het toepassen van bestrijdingsmiddelen in duivenhokken (voor *Cimex columbarius*). Sinds 1980 zijn 71 soorten nieuw gemeld voor Nederland, 22 daarvan waren echter al voor 1980 verzameld. Klimaatverandering en toevallige introducties zijn oorzaken voor de komst van enkele soorten, maar veel andere soorten werden door gerichte wantseninventarisaties aangetroffen en waren waarschijnlijk al aanwezig.

Determinatie

WAGNER 1952, 1966, 1967, MOULET 1995, STICHEL 1955-1962, SOUTHWOOD & LESTON 1959, PÉRICART 1972, 1983, 1984, 1987, 1990, 1999A-C, DERJANSKI & PÉRICART 2005, HEISS & PÉRICART 2007, TEMPELMAN & VAN HAAREN 2009. Foto-overzicht: WACHMANN ET AL. 2004-2008.

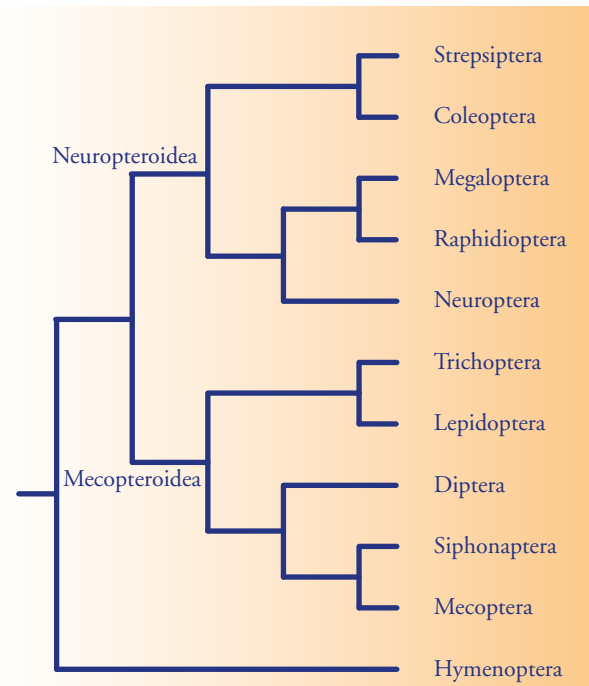
Animalia ► Arthropoda (fyllum) ► Pancrustacea (subfyllum) ► Hexapoda (klasse) ► Insecta (subklasse) ► Endopterygota

ENDOPTERYGOTA (HOLOMETABOLA) - HOLOMETABOLE INSECTEN

ERIK J. VAN NIEUKERKEN

NEDERLAND 17.407 gevestigd (waarvan ruim 190 exoten)
WERELD ruim 838.000 beschreven

Insecten met een volledige gedaanteverwisseling; de larve verschilt wezenlijk van het imago en er zijn geen vleugelaanleggen aanwezig. In het popstadium wordt het dier compleet omgevormd: uit enkele imaginaalschijven groeit het imago. Door het grote verschil tussen larve en imago kunnen beide verschillende biotopen bewonen. Het grote succes van deze meest biodiverse groep wordt wel verklaard vanuit deze evolutionaire vernieuwing. De larve kan zich geheel aan het voedsel aanpassen, terwijl het imago zich bijvoorbeeld kan specialiseren om de soort optimaal te verspreiden. In de laatste tien jaar is veel vooruitgang gemaakt in het onderzoek naar de fylogenie van de Endopterygota, en nadat er lang veel discussiepunten waren, lijkt de studie van Wiegman et al. (2009), gebaseerd op veel stukken DNA, een robuuste stamboom te hebben opgeleverd, die we hier afbeelden. Nadat de positie van met name de waaivleugeligen (Strepsiptera) erg lang onduidelijk was, en ze vaak bij de muggen en vliegen (Diptera) waren geplaatst (WHEELER ET AL. 2001, WHITING 2002), komt de studie van Wiegman et al. (2009) weer uit op de plaats waar ze vroeger stonden: als zuster-





Waaivleugeligen - Strepsiptera



Kevers - Coleoptera



Elzenvliegen - Megaloptera



Kameelhalsvliegen - Raphidioptera



Gaasvliegen - Neuroptera



Kokerjuffers - Trichoptera



Vlinders - Lepidoptera



Vlooien - Siphonaptera



Schorpioenvliegen - Mecoptera



Muggen en vliegen - Diptera



Vliesvleugeligen - Hymenoptera

groep van de kevers (Coleoptera). Tot de Endopterygota behoren de volgende orden die hierna apart behandeld worden: waaivleugeligen (Strepsiptera), kevers (Coleoptera), elzenvliegen (Megaloptera), kameelhalsvliegen (Raphidio-

ptera), gaasvliegen e.a. (Neuroptera), kokerjuffers (Trichoptera), vlinders (Lepidoptera), muggen en vliegen (Diptera), vlooien (Siphonaptera), schorpioenvliegen (Mecoptera) en vliesvleugeligen (Hymenoptera).

Animalia ► Arthropoda (fyllum) ► Pancrustacea (subfyllum) ► Hexapoda (klasse) ► Insecta (subklasse) ► Strepsiptera (orde)

STREPSIPTERA - WAAIERVLEUGELIGEN

JOHN T. SMIT & JAN SMIT

NEDERLAND 6 gevestigd, nog 3 verwacht
WERELD 603 beschreven soorten

Kleine (mannetjes tot 3 mm, vrouwtjes tot 10 mm), zeer sterk seksueel dimorfe insecten met een endoparasitaire levenswijze. Alleen het actieve eerste larvestadium (triunguline) en de volwassen mannetjes zijn vrijlevend. De vrouwtjes hebben het uiterlijk van een larve (neoteen) en blijven hun hele leven in het lichaam van de gastheer. De mannetjes zien er uit als een volwassen insect. Hun naam danken ze aan de waaier-vormige achtervleugels van de mannetjes, de voorvleugels zijn gereduceerd tot een soort lobben. Waaivleugeligen zijn terrestrisch.

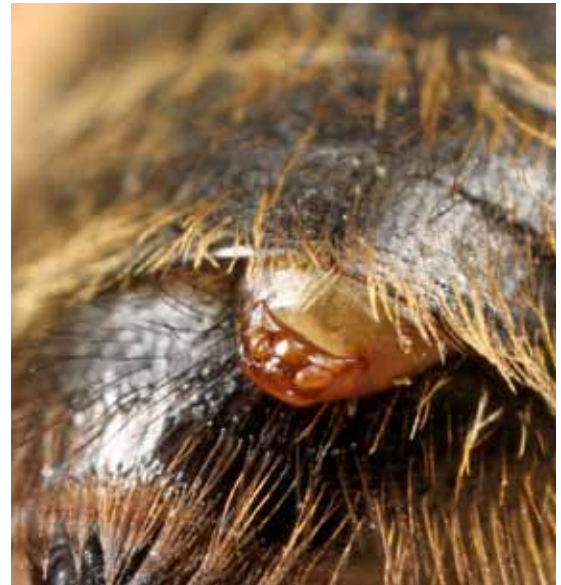
Cyclus

De vrouwtjes bevinden zich in het lichaam van hun gastheer en na de laatste vervelling steekt een deel van het verharde kopborststuk door een membraan tussen de tergieten of sternieten van de gastheer naar buiten. Op dit kopborststuk bevindt zich de opening van het broedkanaal, afgesloten met een membraan van de laatste larvenhuid. Bij de paring doorbreekt het mannetje het membraan van het vrouwtje. De zaadcellen dringen via een paar genitale kanalen het lichaam van het vrouwtje binnen, waarin de eicellen vrij ronddrijven. Na bevruchting zwemmen de triunguline larven eveneens vrij rond in het lichaam van het vrouwtje en verlaten het lichaam via hetzelfde broedkanaal. Triungulinen zien er min of meer uit als een volwassen insect, met

een kop, borststuk en achterlijf, poten en een springstaart. Deze gaan actief op zoek naar een geschikte gastheer. Bij de soorten die parasiteren op Hymenoptera liften ze met de gastheer mee naar de kolonie of het nest en dringen een larve van de gastheer binnen waarna ze vervellen in een normale madeachtige larve. Bij de soorten die parasiteren op

▼ Mannetjes van *Stylops melittae* op achterlijf van *Andrena vaga*





▲ Vrouwje van *Stylops melittae* in achterlijf van zandbij

▶▶ Vrouwje van *Stylops melittae* in achterlijf van zandbij

▶▶ Aantal waargenomen soorten waaivleugeligen per 5x5 km tot en met 2009. Stippen, van klein naar groot: een, twee of drie soorten.
Bron: EIS-werkgroep waaivleugeligen.

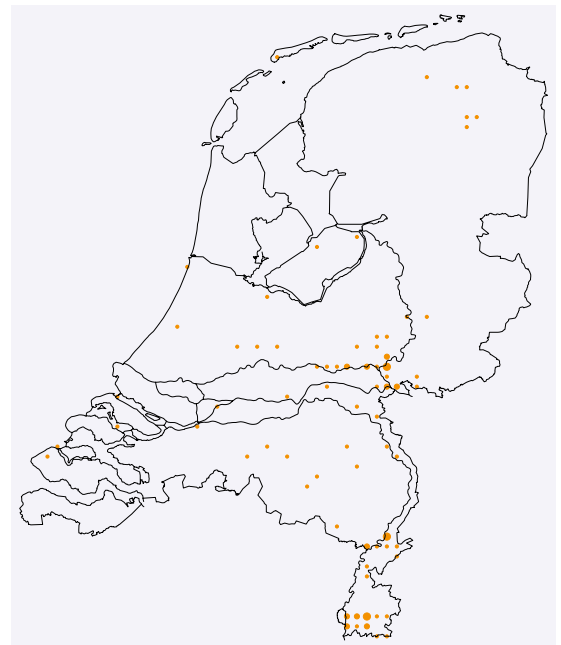
cicaden (Auchenorrhyncha) penetreren de triungulinen zowel nimfen als volwassen gastheren, waarna ze vervellen. Na voltooiing van de verschillende larvestadia breken de dieren door een membraan tussen de tergieten of sternieten waarna de verpopping plaatsvindt. Bij mannetjes vormt dit een echte pop die deels buiten de gastheer steekt. Na uitsluipen zijn de mannetjes vrijlevend en gebruiken waarschijnlijk hun sterk vergrote en vertakte antennen met chemoreceptoren om de vrouwtjes op te sporen. De cyclus van penetratie tot verpopping duurt bij de meeste soorten ongeveer een jaar. De vrijlevende mannetjes leven slechts enkele uren. De soorten die parasiteren op cicaden kunnen een facultatieve tweede generatie hebben, afhankelijk van het weer in de nazomer; hierdoor kan de cyclus aanzienlijk korter zijn voor een mannetje: april-oktober(november). De vrouwtjes blijven echter vermoedelijk overwinteren in de gastheer.

Ecologie

Waaivleugeligen leven endoparasitair in verschillende insecten. Gastheren zijn bekend uit meer dan 33 families verdeeld over zeven ordes (KATHIRITHAMBY 2009). De meeste soorten hebben een beperkt gastheerspectrum. In Nederland zijn het vooral bijen, wespen en cicaden (zie tabel) (SMIT 2007, SMIT & SMIT 2005). De larven en vrouwtjes nemen via diffusie rechtstreeks door de huid hun voedsel op uit de gastheer.

Diversiteit

Momenteel zijn er wereldwijd 603 soorten beschreven (FOOT-



TIT & ADLER 2009). In Nederland zijn zes soorten vastgesteld (zie tabel; SMIT 2007, SMIT & SMIT 2005). Er zijn nog minimaal drie soorten te verwachten: *Halictophagus agalliae*, *H. curtisi* en *Malayaxenos trapezonoti* (HAGHEBAERT 1993, POHL & MELBER 1996). Daarnaast is het mogelijk dat onder *Halictophagus tumulorum* verschillende soorten schuil gaan (SMIT 2007).

Tabel

Gastheerrelaties van de Nederlandse waaivleugeligen.

Waaivleugelige	Gastheer	
Elenchidae	<i>Elenchus tenuicornis</i>	spoorcicaden (Auchenorrhyncha: Delphacidae)
Halictophagidae	<i>Halictophagus silwoodensis</i>	heidecicade <i>Ulopa reticulata</i> (Auchenorrhyncha: Ulopidae)
Stylopidae	<i>Halictoxenos tumulorum</i>	groefbijen <i>Halictus</i> & <i>Lasioglossum</i> (Hymenoptera: Apidae)
	<i>Pseudoxenos heydeni</i>	wespen <i>Ancistrocerus</i> & <i>Stenodynerus</i> (Hymenoptera: Eumenidae)
	<i>Stylops melittae</i>	zandbijen <i>Andrena</i> (Hymenoptera: Apidae)
	<i>Xenos vesparum</i>	veldwespen <i>Polistes</i> (Hymenoptera: Vespidae: Polistinae)

Voorkomen

De meeste soorten waaivleugeligen komen voor in Zuid-Limburg en op de zandgronden. Dit wordt veroorzaakt door het verspreidingspatroon van de gastheren of door hun gebondenheid aan zandige bodem (heidecicade *Ulopa reticulata* en zandbijen *Andrena*). Sinds 1980 zijn er twee soorten bijgekomen in Nederland: *Halictophagus silwoodensis* en *Xenos vesparum*. De eerste soort is aangetroffen na gericht zoeken (SMIT 2007). *Xenos vesparum* heeft zich

vermoedelijk vrij recent pas in Nederland gevestigd. Zijn gastheren breiden zich de laatste jaren uit in Nederland (SMIT 2003), waarmee vermoedelijk ook *X. vesparum* zich heeft kunnen uitbreiden (SMIT & SMIT 2005, 2008); dit is ook vastgesteld in het buitenland (DREES 2002, HENDERICKX 2006, SCHNEIDER 2002).

Determinatie

KINZELBACH 1978, KATHIRITHAMBY 1989.

Animalia ► Arthropoda (fyllum) ► Pancrustacea (subfyllum) ► Hexapoda (klasse) ► Insecta (subklasse) ► Coleoptera (orde)

COLEOPTERA - KEVERS

OSCAR VORST

NEDERLAND 4163 gevestigd (waarvan minstens 60 exoten)
WERELD ca. 360.000 beschreven

Kevers of torren vormen de soortenrijkste diergroep ter wereld. Ook in Nederland is het aantal soorten groot. Kenmerkend voor deze groep van insecten is het bezit van dekschilden en bijtende monddelen. De dekschilden zijn de verharde voorvleugels die de vliezige achtervleugels doorgaans geheel bedekken. In de regel sluiten de dekschilden nauw aan en bedekken het gehele achterlijf, zodat van boven slechts kop, halsschild en dekschilden zichtbaar zijn. In sommige groepen echter laten de dekschilden het laatste achterlijfssegment, enkele segmenten of zelfs het grootste deel van het achterlijf onbedekt. Hoewel de sprietten zeer divers van vorm zijn, bestaan deze doorgaans uit 11 sprietleedjes. De lichaamsgrootte varieert van 0,55 tot 50 mm. De meeste soorten zijn zwart of donkerbruin tot strogeel. Verscheidene soorten bezitten daarnaast een opvallend rode, oranje, gele en/of witte tekening, die soms als waarschuwingskleur dient. Een aantal vaak dagactieve soorten is metallisch gekleurd. Sommige fytofage soorten zijn groen als gevolg van het opgenomen bladgroen. Het lichaam is doorgaans min of meer kaal, maar kan ook (sterk) behaard of geschubd zijn.

Vrijwel alle kevers kunnen vliegen, maar veel soorten doen dit zelden. Op warme zwoele avonden kunnen zwermdende kevers echter massaal optreden. Bombardeerkevers *Brachinus* kunnen ter afwerping uit het achterlijfsuiteinde met een explosief puffje een kwalijke damp verspreiden als gevolg van een chemische reactie. Glimwormen (Lampyridae) geven 's avonds licht met behulp van speciale organen op het achterlijf. Verschillende groepen maken geluid (door stridulatie), hetgeen vooral bij grotere soorten duidelijk hoorbaar is (onder andere *Hygrobia*, Geotrupidae, Cerambycidae).

Door hun relatief stevige lichaamsbouw en doordat de kwetsbare achtervleugels beschermd worden door de dekschilden zijn volwassen kevers uitstekend aangepast aan het leven in allerlei substraten als ook in het water. Veel soorten leiden hierdoor een min of meer verborgen bestaan. De meeste kevers zijn terrestrisch, enkele families aquatisch (waarbij de verpopping in de regel wel op het land plaatsvindt); volwassen moerasweeschilden (Scirtidae) zijn terrestrisch maar de larven leven aquatisch. Enkele soorten kevers bewonen de mariene getijdzone en worden dagelijks overstroomd.

Hieronder worden de loopkevers (Carabidae), waterroofkevers (Dytiscidae), haantjes of bladkevers (Chrysomelidae), kortschildkevers (Staphylinidae) en snuitkevers (superfamilie Curculionoidea) nog afzonderlijk besproken.

Cyclus

Kevers hebben een volkomen gedaanteverwisseling, waarbij uit het ei een larve komt (voor details zie ook CROWSON 1981). De eieren worden elk apart, maar soms ook in groepjes, afgezet. Hoewel de bemoeienis van de meeste keverouders niet verder reikt dan de keuze van een geschikte plek om de eieren af te zetten, kennen sommige een vorm van broedvoorzorg waarbij de ouder(s) de omgeving voor de overleving van de larven voorbereiden. Zo graven sommige mestbewoners (Geotrupidae, *Onthophagus*) een broedgang die ze met een mestbal bevoorraden en spinnen spinnende waterkevers (Hydrophilidae) een cocon voor de eieren. Van enkele soorten is bekend dat ze de eieren bewaken (*Abax*, *Platystethus*) of met zich meedragen (*Helochares*, *Spercheus*). Bij sommige houtbewoners (o.a. *Hylecoetus*, *Xyleborus*, *Platypus*) knagen de vrouwtjes gangen in vers hout om daarin speciale ambrosiaschimmels te enten en vervolgens de eieren te leggen. Doodgravers *Nicrophorus* vertonen echte broedzorg waarbij de ouders de larven verzorgen en voeden. De groei vindt plaats in het larvale stadium, waarbij de zich ontwikkelende larve van tijd tot tijd vervelt. Het aantal larvale stadia ligt doorgaans tussen de drie en vijf, maar varieert van één tot meer dan 14. Keverlarven zijn in de regel weinig gesclerotiseerd, vrijlevend en voorzien van poten, maar bij een aantal in hun voedselsubstraat levende groepen zijn de larven pootloos. Ook zijn er larven die zich camoufleren met uitwerpselen en andere die in een zelfgebouwd draagbaar huisje leven. De larve vervelt ten slotte in een ruststadium: de pop. Uit de pop sluipt uiteindelijk de volwassen kever.

Een eenjarige cyclus (univoltien) is de regel. Een aantal, doorgaans grotere, soorten kent een langere cyclus waarbij de larvale ontwikkeling meerdere jaren beslaat. Sommige soorten hebben meerdere generaties per jaar (multivoltien). Bij veel soorten leven de volwassen kevers relatief lang en kunnen dan ook gedurende een groot deel van het jaar worden waargenomen. Overwintering vindt doorgaans plaats als imago, minder vaak als larve en zelden in het ei- of popstadium. De grootste aantallen volwassen kevers zijn te vinden in het voorjaar; in het najaar is er een tweede piek. In de zomermaanden vindt voor een relatief groot aantal soorten de ontwikkeling van de larven plaats, maar er zijn ook soorten waarbij dit juist in het koude jaargetijde plaatsvindt. Sommige 'wintersoorten' zijn zelfs alleen gedurende het winterhalfjaar actief. De parasitaire oliekevers (Meloidae) en



Kniptorren - Elateridae



Haantjes (bladkevers) - Chrysomelidae



Bladsprietkevers - Scarabaeidae



Lieveheersbeestjes - Coccinellidae



Aaskevers - Silphidae



Dwerghoutkevers - Cerylonidae



Glanskevers - Nitidulidae



Glimwormen - Lampyridae



Kortschildkevers - Staphylinidae



Loopkevers - Carabidae



Diksprietwaterkevers - Noteridae



Boomzwamkevers - Mycetophagidae



Kerkhofkevers - Monotomidae



Harige schimmelkevers - Cryptophagidae



Mierkevers - Cleridae

waaikevers (Ripiphoridae) kennen een complexe levenscyclus (hypermetamorfose) met een aantal zeer verschillende larvale stadia.

Ecologie

De voedselbronnen die door larven en imago's worden benut zijn zeer divers. Wellicht de meeste soorten zijn predatoren van insecten en andere ongewervelden; grote aantallen soorten voeden zich ook met levende planten, zwammen en schimmels (zowel met bovengrondse als ondergrondse delen) of met dood organisch materiaal zoals aas, mest, hout en ander dood plantaardig materiaal. Enkele soorten leven als parasitoiden op vliesvleugeligen (*Metacoelus*), kakkerlakken (*Ripidius*), vliegenpoppen (*Aleochara*) en haantjes (*Lebia*). De beverluis *Platypyllus castoris* leeft als ectoparasiet op de bever *Castor fiber*. Van veel soorten is de precieze levenswijze echter nog onbekend. Nogal wat kevers zijn aangepast aan het benutten van een specifieke voedselbron of speciale milieuomstandigheden en daardoor in hun voorkomen be-

perkt tot een bepaald (micro)habitat. Zo zijn er specifieke bewoners van allerlei soorten min of meer dynamische oevers (wadplaten, zeestranden, rivierstranden, vlakke kale klei-, zand- en kiezeloevers, steile oevers, oevers van stromende wateren), kaal zand (kustduinen, rivierduinen, zandverstuivingen), veenmosvegetaties, nesten van dieren (diverse soorten mieren, bijen, wespen, hoornaars, vogels, muizen, mollen, hamsters, dassen), stallen, kelders, menselijke voorraden, dood hout (in allerlei stadia van ontbinding, van halfdood tot volkomen vermolmd, al dan niet geïnfecteerd met schimmels, ook aangespoeld wrakhout en hout van zeeeringen), zwammen (polyfaag tot monofaag, onder andere op bodembewonende plaatjeszwammen, bovisen, truffels, houtzwammen, slijmzwammen, schimmelig organisch materiaal, op hout gekweekte ambrosiaschimmels), aas (gewervelden in diverse stadia van ontbinding, van vrij vers tot restanten van verdroogde haren en botten, ook aangespoelde vissen, maar ook dode insecten in spinnenwebben), levende zaadplanten (polyfaag tot monofaag, op alle delen



Veervleugelkevers - Ptiliidae



Spektorren - Dermestidae



Truffelkevers - Leiodidae



Schimmelkevers - Latridiidae



Werfkevers - Lymexylidae



Spartelkevers - Mordellidae



Zwartlijven - Tenebrionidae



Oliekevers - Meloidae



Spiegelkevers - Histeridae



Valse knotskevers - Scydmaenidae



Spitshalskevers - Silvanidae



Vliegende herten - Lucanidae



Vuurkevers - Pyrochroidae



Soldaatjes - Cantharidae



Prachtzwamkevers - Erotylidae

van de plant: bladeren, stengels, bloemknoppen, wortels, vruchten, zaden, gallen, ook onder water) en sporenplanten (kranswier, kroosvaren, bladmossen, korstmossen), allerlei ophopingen van plantaardig organisch materiaal (van vers tot zeer rot, zoals aanspoelselgordels, rottend hooi, composthopen, aangespoeld zeewier) en meer. Volwassen kevers benutten deels geheel andere voedselbronnen dan als larve. Diverse fytofage soorten kunnen schade aanrichten aan gewassen. Behalve bladkevers en snuitkevers (zie onder) betreft dit ook sommige aaskevers, bladsprietkevers (engerlingen), kniptorren (ritnaalden) en de koolzaadglanskever *Meligethes aeneus*. Prachtkevers en schorskevers kunnen schade aanrichten aan houtige gewassen (BLUNCK 1954). Zelfs geveld en verwerkt in constructies of meubelen wordt hout nog beïnvloed door andere huisboktor *Hylotrupes bajulus*, *Xestobium rufovillosum* en doodskloppertje *Anobium punctatum*. De typische 'wormgaatjes' in boeken zijn meestal het werk van de broodkever *Stegobium paniceum* (WEISS & CARRUTHERS 1937), vraat in insectenverzamelingen van de spektorren

Anthrenus of *Trogoderma angustum*. Nogal wat soorten zijn ook schadelijk aan handelswaar van plantaardige of dierlijke oorsprong (DELOBEL & TRAN 1993). Dergelijke 'warenkevers' kennen vaak een kosmopolitische verspreiding. Enkele soorten (exotische) lieveheersbeestjes en kortschildkevers worden ingezet als predatoren in de biologische bestrijding, voornamelijk in kassen. De imago's van de Spaanse vlieg *Lytta vesicatoria* worden als sinds de klassieke oudheid toegepast als medicijn tegen diverse kwalen. Vier gevestigde soorten zijn wettelijk beschermd waardoor er speciale beschermingszones voor ingericht dienen te worden (op grond van vermelding in de Europese Habitatrictlijn): vliegend hert *Lucanus cervus*, juchtleerkever *Osmoderma eremita*, gestreepte waterroofkever *Graphoderus bilineatus* en brede geelgerande waterroofkever *Dytiscus latissimus* (HUIJBREGTS 2003).

Diversiteit

Er zijn circa 360.000 soorten beschreven, maar het werkelijk aantal keversoorten bedraagt vermoedelijk meer dan één

miljoen (BOUCHARD ET AL. 2009). Voor de Nederlandse fauna zijn 4163 soorten gemeld (VORST 2010A), waaronder minstens 60 exoten. De verdeling over de 96 families is te vinden in de tabel. Vermoedelijk telt de Nederlandse fauna momenteel nog enkele tientallen onopgemerkte soorten. Daarnaast zijn 174 soorten in ons land aangetroffen die geen deel uitmaken van de Nederlandse fauna maar te beschouwen zijn als niet-ingeburgerde introducties en incidentele dwaalgasten (VORST 2010A). Omdat over dergelijke vondsten vaak niet gepubliceerd wordt zal het aantal soorten in deze categorie in werkelijkheid veel groter zijn. Aan de hand van Nederlands materiaal werden 19 soorten beschreven, waarvan er momenteel negen als geaccepteerd worden beschouwd: de spinnende waterkevers *Cercyon castaneipennis*, *Chaetarthria simillima* en *Hydrochus megaphallus*, de kortschildkever *Tomoglossa brakmani*, de spartelkevers *Mordellistena ferruginipes*, *M. hollandica* en *M. nanuloides*, en de snuitkevers *Oriorhynchus veterator* en *Parascythopus exsulans* (VORST 2010A). Hoewel van *Mordellistena ferruginipes*, *M. hollandica* en *Parascythopus exsulans* geen vondsten buiten Nederland bekend zijn is geen van de soorten effectief als endem te beschouwen. Vier soorten werden aan de hand van in Nederland geïmporteerd materiaal beschreven (VORST 2010A).

Voorkomen

Kevers zijn aangepast aan het leven in zeer veel verschillende habitats en zijn in ons land vrijwel overal te vinden, van bij eb droogvallende wadplaten tot zure hoogveenplassen, van kale zandverstuivingen tot dichtbegroeide hellingbossen op krijt. Alleen grotere dynamische wateren bieden buiten de oeverzone geen geschikt keverbiotoop. Als regel kan gesteld worden dat de keverdiversiteit toeneemt van natte naar droge milieus, van zure naar basische bodems en van open naar meer beboste situaties. De Zuid-Limburgse hellingbossen behoren dan ook tot de keverrijkste biotopen in ons land, hoogvenen tot de armste. Op landelijke schaal neemt de soortenrijkdom grofweg van west naar oost en van noord naar zuid toe. Dit hangt deels samen met het grotere aandeel van bossen en andere natuurterreinen in deze delen van het land. In de relatief soortenarme kuststrook vormen de duinen een gunstige uitzondering. Hier leven ook veel soorten die nergens anders (meer) voorkomen. Uit Limburg zijn 3569 soorten bekend, waarvan er 340 slechts uit deze provincie bekend zijn. Het geringste aantal soorten is bekend uit de provincies Groningen (1891 soorten) en Flevoland (1005). Typische keverrijke microhabitats worden gevormd door dynamische oevers, dood hout en ophopingen van rottend organisch materiaal van dierlijke of plantaardige oorsprong. Zo werden langs de Ruenbergerbeek nabij Overdinkel (OV) over enkele honderden meters oever op één moment 164 soorten kevers verzameld, in een hoop hooi in de Brabantse Biesbosch 118 soorten, van de kruidlaag van enkele hectaren rivierduingrasland in de Biesbosch 117 soorten, op en onder het kadaver van een Schotse hooglander in de Imbosch (GE) 86 soorten, in een hoop stalmeest te Urmond (LI) 65, op paardevijgen in een weide in de Meinweg (LI) 53 soorten, en in een enkele zwavelzwam te Hezingen (OV) 48 soorten. De grootste tijdelijke concentraties kevers zijn echter te vinden in overstromingsaanspoelsel (bv. 173 soorten uit enkele vierkante meters

aanspoelsel van de Maas nabij Illikhoven (LI); O. Vorst pers. obs.). Langlopend intensief onderzoek aan een enkel terrein levert de volgende soortenaantallen: de Kaaistoep nabij Tilburg (NB) (ca. 1400 soorten, 380 ha; P.S. van Wierlink pers. med.), het Amsterdamse Bos (NH) (960 soorten, 900 ha; NONNEKENS 1961, 1965), de Duursche Waarden (OV) (711 soorten, 120 ha; O. Vorst pers. obs.) en De Doort bij Echt (LI) (580 soorten, ca. 70 ha, VAN MAANEN 2008). Van de Nederlandse soorten zijn er 475 (11%) als 'verdwenen' te beschouwen; zij werden sinds 1966 niet meer waargenomen. Sindsdien zijn er 464 soorten nieuw gemeld en bleken 131 soorten ten onrechte als inlands beschouwd (VORST 2010A). Het merendeel van de nieuwe meldingen had betrekking op soorten die tot dan toe over het hoofd gezien werden of zelfs onbeschreven waren. Soms betreft het daadwerkelijk nieuwkomers, meestal afkomstig uit het aangrenzende gebied; een klein deel komt van verder en is als exoot te beschouwen.

Determinatie

Alle groepen: FREUDE ET AL. 1964-1983, LOHSE & LUCHT 1989-1994, LUCHT & KLAUSNITZER 1998, HANSEN ET AL. 1908-1969. **Plaatwerken:** REITTER 1908-1916, HÚRKA 2005, HARDE & SEVERA 1982. **Larven:** HANSEN ET AL. 1908-1969, KLAUSNITZER 1978, 1991-2001. **Sphaeriidae:** FREUDE 1971C, HÁJEK 2007. **Gyrinidae:** HOLMEN 1987, HÁJEK 2007. **Halipilidae:** VAN VONDEL 1997, HÁJEK 2007. **Noteridae:** DETTNER 1997A, HÁJEK 2007. **Paelobiidae:** DETTNER 1997B, HÁJEK 2007. **Hydrophilidae:** STEFFAN 1979B, HUIJBREGTS 1982, HANSEN 1987, DROST 1992A, VAN BERGE HENEGOUWEN 1989, 1992, VAN BERGE HENEGOUWEN ET AL. 1992, CUPPEN & VAN MAANEN 1998, HEBAUER & SCHÖDL 1998, VORST & CUPPEN 2003, VORST 2009A. **Sphaeritidae:** WITZGALL 1971B. **Histeridae:** WITZGALL 1971A, VIENNA 1980, LOHSE 1989A. **Hydraenidae:** HANSEN 1987, DROST ET AL. 1992, JÁCH 1998. **Ptiliidae:** BESUCHET & SUNDT 1971, BESUCHET 1976, SÖRENSON 1988, LOHSE 1989C, VORST & SÖRENSON 2005, VORST 2007, SÖRENSON 2007. **Agyrtidae:** FREUDE 1971A, RŮŽIČKA 2005. **Leiodidae:** KEVAN 1947, FREUDE 1971B, SZYMCAKOWSKI 1971, VON PEEZ 1971A, 1971B, DAFNER 1983, ZWICK 1989, LOHSE 1989B, SCHILTHUIZEN 1989, COOTER 1996. **Scydmaenidae:** BESUCHET & FRANZ 1971, KÖHLER 1998. **Silphidae:** FREUDE 1971A, RŮŽIČKA 2005. **Scarabaeoidea:** JANSSENS 1960, MACHATSCHKE 1969, KRELL & FERY 1992, BUNALSKI 1999, DELLACASA & DELLACASA 2006, PITTINO 2006. **Eucinetidae:** LOHSE 1979I. **Clambidae:** ENDRÖDY-YOUNGA 1971, CUPPEN & VORST 2001. **Scirtidae:** WIEBES & WIEBES-RIJKS 1964, NYHOLM 1972, KLAUSNITZER 1992, 2009. **Dascillidae:** LOHSE 1979H. **Buprestidae:** HARDE & LOMPE 1979, VORST 2009B. **Byrrhidae:** PAULUS 1979B, VORST 2008. **Elmidae:** STEFFAN 1979A, DROST 1992B. **Dryopidae:** OLMI 1978, STEFFAN 1979A, DROST 1992C. **Limnichidae:** PAULUS 1979B. **Heteroceridae:** CLARKE 1973, DRECHSEL 1979, VAN STRIEN 1980. **Psephenidae:** LOHSE 1979H. **Cerophytidae:** LOHSE 1979F. **Eucnemidae:** LESEIGNEUR 1978, LOHSE 1979G. **Throscidae:** LESEIGNEUR 1998, MUONA 2002. **Elateridae:** LESEIGNEUR 1972, LOHSE 1979E, LAIBNER 2000. **Drilidae:** GEISTHARDT 1979C, BOCÁK & BOCÁKOVÁ 2006. **Omalisidae:** GEISTHARDT 1979A, BOCÁK & BOCÁKOVÁ 2006. **Lycidae:** GEISTHARDT 1979A, BOCÁK & BOCÁKOVÁ 2006. **Lampyridae:** GEISTHARDT 1979B, BOCÁK & BOCÁKOVÁ 2006. **Cantharidae:** DAHLGREN & WITTMER 1979, RUŠKA 1995. **Derodontidae:** LOHSE 1979C, PEACOCK 1993. **Nosodendridae:** PAULUS 1979A. **Dermestidae:** LOHSE 1979J, KALIK 1992, PEACOCK 1993. **Bostrichidae:** CYMOREK 1969A, 1969B. **Anobiidae:** LOHSE 1969, FREUDE 1969, BARANOWSKI 1985, ZAHRADNÍK 1993. **Lymexylidae:** LOHSE 1979D. **Phloiophilidae:** LOHSE 1979A, KOLIBÁČ ET AL. 2005. **Trogossitidae:** VOGT 1967A, KOLIBÁČ ET AL. 2005. **Cleridae:** LOHSE 1979B, GERSTMEIER 1998, KOLIBÁČ ET AL. 2005. **Melyridae:** LOHSE 1979A, EVERS

1979, KOLIBÁČ ET AL. 2005. **Sphindidae**: VOGT 1967J-K. **Kateretidae** & **Nitidulidae**: SPORNAFT 1967, 1992A-B, ENDRÓDY-YOUNGA 1967, AUDISIO 1993, KIRK-SPRIGGS 1996, RENNER 2000. **Monotomidae**: VOGT 1967C, 1967D, PEACOCK 1977, VORST 1999. **Silvanidae**: VOGT 1967D, PRŮDEK 2009. **Cucujidae**: VOGT 1967D, PRŮDEK 2009. **Laemophloeidae**: LEFKOVITCH 1959, VOGT 1967D, LOHSE 1992A, PRŮDEK 2009. **Phalacridae**: THOMPSON 1958, VOGT 1967E, LOHSE & LUCHT 1992A. **Cryptophagidae**: LOHSE 1967A, JOHNSON 1992, REŠKA 1994. **Erotylidae**: VOGT 1967E, FRANZEN 1998. **Byturidae**: VOGT 1967B. **Biphyllidae**: VOGT 1967E. **Bothrideridae**: VOGT 1967H, DAJOZ 1977. **Cerylonidae**: VOGT 1967H. **Alexiidae**: VOGT 1967I. **Endomychidae**: VOGT 1967I, VON PEEZ 1967. **Coccinellidae**: FÜRSCH 1967, 1992, DE GUNST 1978, IABLOKOFF-KHNZORIAN 1982. **Corylophidae**: BOWESTEAD 1999. **Latridiidae**: VON PEEZ 1967, RÜCKER 1992, 2003. **Mycetophagidae**: VOGT 1967G, LOHSE & LUCHT 1992B, PRŮDEK 2005. **Ciidae**: LOHSE 1967B. **Tetratomidae**: KASZAB 1969I. **Melandryidae**: KASZAB 1969I. **Mordellidae**: ERMISCH 1969, BATTEN 1976, BOROWIEC 1996. **Ripiphoridae**: KASZAB 1969H, BATELKA 2007. **Zopheridae**: VOGT 1967H, DAJOZ 1977. **Tenebrionidae**: KASZAB 1969J-L, NOVÁK 2007. **Oedemeridae**: KASZAB 1969A, VÁZQUEZ 2002. **Meloidae**: KASZAB 1969G, BOLOGNA 1991, DVORÁK & VRABEC 2007. **Pythidae**: KASZAB 1969B. **Pyrochroidae**: KASZAB 1969C. **Salpingidae**: VOGT 1967H, KASZAB 1969B. **Anthicidae**: KASZAB 1969F, BUCCIARELLI 1980. **Aderidae**: KASZAB 1969E, LOHSE 1992B. **Scraptiidae**: ERMISCH 1969, KASZAB 1969D, BATTEN 1976, LEVEY 2009. **Cerambycidae**: FRIESER 1976, BENSE 1995, SLÁMA 2006, ZEEGERS & HEIJERMAN 2008. Zie ook de familieteksten hieronder.

Tabel

Samenstelling van de Nederlandse keverfauna.

De volgorde van en de indeling in families is gebaseerd op het overzicht in Beutel & Leschen (2005), een bijgewerkte versie van de classificatie van Lawrence & Newton (1995). Aantallen soorten binnen Nederland en de Nederlandse namen zijn gebaseerd op Vorst (2010a).

SUBORDE superfamilie familie	Aantal soorten	Byrrhoidea		Cryptophagidae - harige schimmelkevers	87
MYXOPHAGA		Byrrhidae - pilkevers	13	Erotylidae - prachtzwamkevers	8
Sphaeriusidae - oeverkogeltjes	1	Elmidae - beekkevers	20	Byturidae - frambozenkevers	2
ADEPHAGA		Dryopidae - ruighaarkevers	10	Biphyllidae - houtskoolzwamkevers	1
Gyrinidae - schrijvertjes	12	Limnichidae - dwergpilkevers	4	Bothrideridae - knotshoutkevers	3
Haliplidae - watertreders	20	Heteroceridae - oevergraafkevers	10	Cerylonidae - dwerghoutkevers	5
Noteridae - diksprietwaterkevers	2	Psephenidae - keikevers	1	Alexiidae - haarkogeltjes	1
Paelobiidae - pieptorren	1	Elateroidea		Endomychidae - zwamkevers	9
Dytiscidae - waterroofkevers	109	Cerophytidae - spinthoutkevers	1	Coccinellidae - lieveheersbeestjes	62
Carabidae - loopkevers	372	Eucnemidae - schijnkniporren	7	Corylophidae - molmkogeltjes	11
POLYPHAGA		Throscidae - dwergkniporren	6	Latridiidae - schimmelkevers	47
Hydrophiloidea		Elateridae - kniporren	76	Tenebrionoidea	
Hydrophilidae - spinnende waterkevers	106	Drilidae - slakkenkevers	2	Mycetophagidae - boomzwamkevers	11
Sphaeritidae - schijnspiegelkevers	1	Omalisidae - kasteelkevers	1	Ciidae - houtzwamkevers	23
Histeridae - spiegelkevers	64	Lycidae - netschildkevers	2	Tetratomidae - winterkevers	3
Staphylinoidea		Lampyridae - glimwormen	3	Melandryidae - zwamspartelkevers	14
Hydraenidae - waterkruipers	32	Cantharidae - soldaatjes	50	Mordellidae - spartelkevers	26
Ptiliidae - veervleugelkevers	59	Derodontoidea		Ripiphoridae - waaierkevers	2
Agyrtidae - dwergaaskevers	2	Derodontidae - tandhalskevers	1	Zopheridae - somberkevers	8
Leiodidae - truffelkevers	104	Bostrichoidea		Tenebrionidae - zwartlijven	47
Scydmaenidae - valse knotskevers	33	Nosodendridae - boomsapkevers	1	Oedemeridae - schijnboktorren	11
Silphidae - aaskevers	21	Dermestidae - spektorren	22	Meloidae - oliekevers	9
Staphylinidae - kortschildkevers	1057	Bostrichidae - boorkevers	5	Pythidae - blauwe schorskevers	1
Scarabaeoidea		Anobiidae - klopkevers	54	Pyrochroidae - vuurkevers	3
Lucanidae - vliegende herten	4	Lymexyloidea		Salpingidae - platsnuitkevers	10
Trogidae - beenderknagers	4	Lymexylidae - werfkevers	2	Anthicidae - snoerhalskevers	11
Geotrupidae - mesttorren	7	Cleroidea		Aderidae - schijnsnoerhalskevers	4
Bolboceratidae - cognackevers	1	Phloiophilidae - winterweekschilden	1	Scraptiidae - bloemspartelkevers	15
Scarabaeidae - bladsprietkevers	93	Trogossitidae - schorsknaagkevers	3	Chrysomeloidea	
Scirtoidea		Cleridae - mierkevers	12	Cerambycidae - boktorren	88
Eucinetidae - buitkevers	2	Melyridae - bloemweekschilden	28	Megalopodidae - halstandhaantjes	3
Clambidae - oprolkogeltjes	9	Cucujoidea		Orsodacnidae - schijnhaantjes	1
Scirtidae - moerasweekschilden	19	Sphindidae - slijmzwamkevers	2	Chrysomelidae - haantjes	315
Dascilloidea		Kateretidae - bastaardglanskevers	11	Curculionoidea	
Dascillidae - withaarkevers	1	Nitidulidae - glanskevers	87	Nemonychidae - bastaardsnuitkevers	2
Buprestoidea		Monotomidae - kerkhofkevers	21	Anthribidae - boksnuitskevers	14
Buprestidae - prachtkevers	28	Silvanidae - spitshalskevers	7	Attelabidae - bladrolkevers	22
		Cucujidae - platte schorskevers	2	Brentidae - spitsmuisjes	87
		Laemophloeidae - dwergschorskevers	11	Curculionidae - snuitkevers	539
		Phalacridae - glanzende bloemkevers	18	Totaal Coleoptera	4163

DYTISCIDAE - WATERROOFKEVERS

JAN G.M. CUPPEN & BRAM KOESE

NEDERLAND 109 gevestigd
WERELD 3959 beschreven

▲ Brede geelgerande waterroofkever
Dytiscus latissimus

▶▶ Larve van geelgerande waterroofkever *Dytiscus*

▼ *Ilybius fenestratus*

▶▶ Gevlekte beekroofkever
Platambus maculatus

De waterroofkevers vormen een groep van kleine tot zeer grote kevers (1,65-45 mm). De lichaamsbouw verradert de aquatische levenswijze van de dieren: bij de meeste soorten zijn de imago's opvallend breed en afgeplat, maar bolle soorten komen ook voor. Met de relatief forse en lange achterpoten, bedekt met zwemharen, maken ze zwembewegingen. Bij veel kleine soorten zijn de karakteristieke 'zwemkenmerken' minder uitgesproken dan bij de grotere soorten. Onder de verharde voorvleugels (dekschilden) bevinden zich de grote vliezige, opgevouwen achtervleugels. Veel waterroofkevers kunnen behalve zwemmen ook vliegen waardoor ze in staat zijn soms zeer kleine en afgelegen waterpartijen (bijvoorbeeld drinkbakken) te koloniseren. Alle soorten leven in zoet (of brak) water, maar het popstadium is terrestrisch.

Cyclus

Alle waterroofkevers planten zich geslachtelijk voort. Binnen een aantal genera hebben de mannetjes opvallende zuignappen aan de voorpoten waarmee ze zich tijdens de paring aan de (tegenstribbelende) vrouwtjes kunnen hechten. De cyclus van een waterkever kent de volgende stadia:

ei, drie larvale stadia, pop, imago. Alleen het popstadium is terrestrisch. Bij de meeste soorten is de levenscyclus eenjarig (vooral bij de kleinere soorten), bij een aantal soorten is de cyclus tweejarig (onder andere *Ilybius* en een aantal *Agabus*-soorten) en bij de grotere soorten kunnen individuen soms langer leven, zeker in gevangenschap.

Ecologie

Waterroofkevers zijn generalistische predatoren met een dieet uiteenlopend van insectenlarven tot kikkervisjes. Volwassen kevers van grotere soorten komen daarnaast ook op aas af. De larven bezitten holle kaken waarmee ze spijsverteringsenzymen in de prooi injecteren. Met dezelfde holle kaken wordt de prooi vervolgens 'leeggezogen'. Een aantal soorten predeert op steekmuglarven en houdt daardoor de populatiegrootte van deze voor de mens lastige dieren in toom. Op grond van Europese regelgeving (de Habitatrichtlijn) dienen voor twee waterroofkeversoorten, brede geelgerande waterroofkever *Dytiscus latissimus* en gestreepte waterroofkever *Graphoderus bilineatus*, speciale beschermingszones ingesteld te worden.



Diversiteit

Wereldwijd zijn ten minste 3959 soorten waterroofkevers beschreven (NILSSON 2001, 2003, 2004; NILSSON & FERY 2006). Een voorzichtige schatting van het werkelijke aantal gaat uit van 4500 soorten. Uit Nederland zijn 109 soorten bekend (BRAKMAN 1966, LAEIJENDECKER & NIESER 1971, VAN NIEUKERKEN 1979, BURMEISTER 1982, CUPPEN 1982, 1985, 1988, 2010).

Voorkomen

Verreweg de meeste waterroofkevers zijn te vinden tussen dichte (oever)begroeiing in stilstaand (ondiep) water in de duinen, het rivierengebied, de laagveen- en hoogveengebieden en de hogere zandgronden. Slechts enkele soorten gedijen ook in open water of snelstromende beken. Vaak kunnen vele soorten bij elkaar gevonden worden. Circa 25 soorten en 100 individuen op enkele m² is ongeveer het maximum wat in Nederland is aangetroffen. Vijf soorten kunnen thans als verdwenen worden beschouwd, dit betreft soorten die of slechts van één vindplaats bekend waren

(*Deronectes platynotus*, *Hydroporus marginatus*) of van een beperkt aantal vindplaatsen met relatief veel waarnemingen (*Graptodytes flavipes*, *Yola bicarinata*, *Rhantus latitans*). Van de eerste twee hierboven genoemde soorten is het niet zeker of dit echte gevestigde soorten waren, de laatste drie hebben zeker tijdelijk populaties in Nederland gekend. *Hydroporus marginatus* en *Deronectes platynotus* werden weliswaar pas na 1980 uit Nederland gemeld, maar beide soorten werden voor het eerst (en laatst) in de jaren 1970 in ons land aangetroffen. Sinds 1980 zijn er twee soorten nieuw gemeld *Hydroporus morio* en *Agabus melanarius* (CUPPEN 1982, 1985); het betreft hier zeer zeldzame soorten in voor ons land zeldzame biotopen; beide soorten zijn bekend van twee vindplaatsen. De zeer zeldzame brede geelgerande waterroofkever *Dytiscus latissimus*, de grootste waterroofkever van Europa, werd in 2005 na 40 jaar herontdekt in Drenthe (VAN DIJK 2006).

Determinatie

DROST ET AL. 1992.

Animalia ► Arthropoda (fylum) ► Pancrustacea (subfylum) ► Hexapoda (klasse) ► Insecta (subklasse) ► Coleoptera (orde) ► Carabidae (familie)

CARABIDAE - LOOPKEVERS

JINZE NOORDIJK

NEDERLAND 372 gevestigd
WERELD 34.275 beschreven

Een groep van kleine tot vrij grote kevers (2-40 mm). Ze behoren, naast onder andere dagvlinders, sprinkhanen en libellen tot de best onderzochte insectengroepen (zie TURIN ET AL. 1991, TURIN 2000). Loopkevers vallen – net als enkele waterkeverfamilies – onder de orde Adepthaga. De Adepthaga verschillen van de Polyphaga doordat bij eerstgenoemde de achterheupen onbeweeglijk aan het metasternum zijn bevestigd, bij de Polyphaga is de bevestiging scharnierend. Het eerste zichtbare abdominale segment wordt bij de Adepthaga in tweeën gedeeld. De tarsen van alle poten bestaan uit vijf leden en de antennen hebben altijd 11 leden. Daarnaast zijn de verharde voorvleugels (dekschilden) meestal gegroefd. Alle soorten zijn terrestrisch, een enkele soort zoekt onder water naar prooi.

Cyclus

Mannetjes en vrouwtjes zoeken elkaar op om te paren. Na de paring blijven de zaadcellen in het lichaam van het vrouwtje en pas bij het afzetten worden de eieren bevrucht.

De eieren worden op de bodem, onder een stuk hout of een steen, of in een zelf gemaakt holletje afgezet. Na het uitkomen van het ei doorlopen de larven in het algemeen drie stadia. Na een popstadium in de bodem of in dood hout verschijnt het imago. Veel soorten voltooien hun gehele levenscyclus in één jaar, maar verscheidene soorten kunnen ook twee of meer jaar leven.

Ecologie

Loopkevers zijn vaak generalistische predatoren op allerlei ongewervelden en eten daarnaast ook plantaardig voedsel, zoals rottend fruit. Enkele soorten hebben zich gespecialiseerd op bepaalde prooidieren, zoals slakken (bv. *Cychrus caraboides*, *Carabus coriaceus*), springstaarten (bv. *Loricera pilicornis* en *Notiophilus*-soorten) of kortschildkeverlarven (*Dyschirius*-soorten). Soorten uit het genus *Ophonus* zijn strikt vegetarisch en eten met name zaden van schermbloemigen en ook bij soorten uit de genera *Amara* en *Harpalus* bestaat een aanzienlijk deel van het voedsel uit zaden. De



Larve van *Anisodactylus*-soort



Carabus nitens





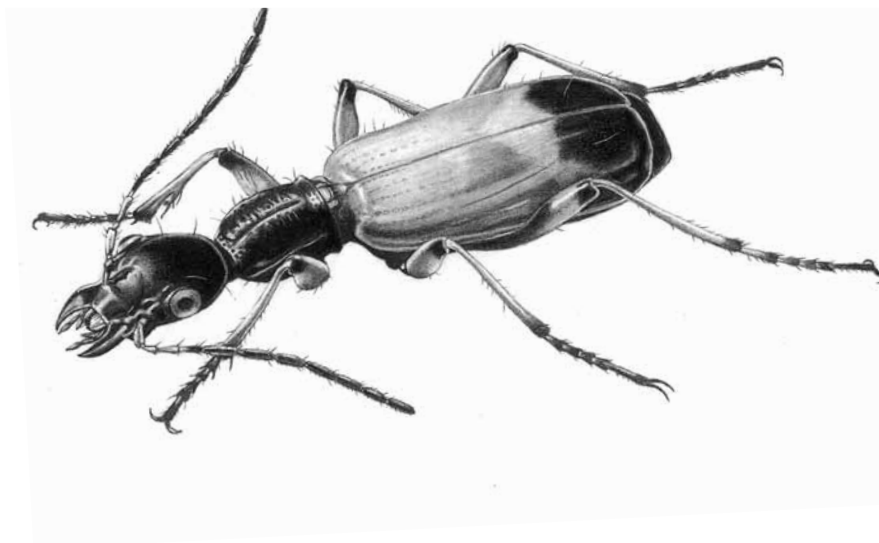
▲
Harpalus tardus

▶▶
Lebia cruxminor



▶▶
Aantal waargenomen soorten loopkevers per 5x5 km tot en met 2009. Kwadratisch geschaald; grootste stip: 108-214 soorten. Bron: Loopkeverstichting.

▼
Odacantha melanura



larven vertonen soms kannibalisme. Enkele loopkevers kunnen schade aan de oogst toebrengen door het eten van vruchten of zaden, maar dit zijn uitzonderingen. Daarentegen kunnen carnivore loopkevers juist het aantal schadelijke dieren op akkers dermate in toom houden dat ze zeer nuttig zijn in de biologische bestrijding (KROMP 1999).

Diversiteit

In totaal zijn 34.275 loopkeversoorten beschreven (LORENZ 2005), maar schattingen gaan uit van zo'n 40.000 bestaande soorten. In Nederland zijn 372 gevestigde soorten vastgesteld (TURIN 2000, MUILWIJK & FELIX 2004, 2010). Hiernaast zijn nog twee niet-gevestigde soorten gemeld; het gaat om incidenteel geïmporteerde dieren. Omdat loopkevers intensief bestudeerd worden zijn er op het moment nauwelijks extra soorten te verwachten voor Nederland.

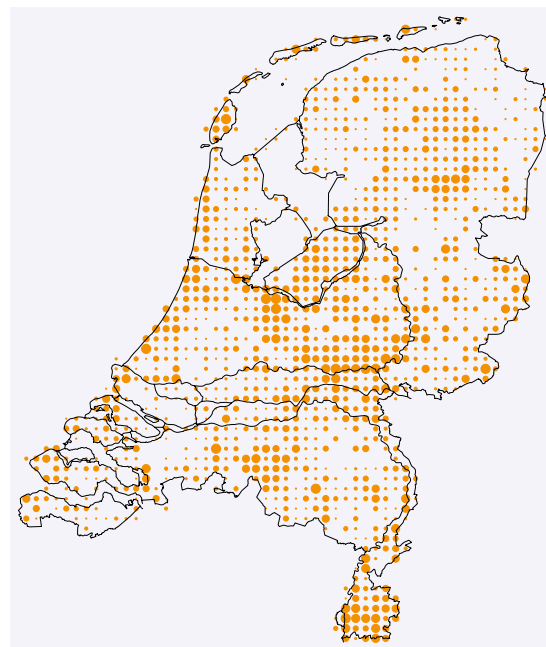
Voorkomen

Met name open lage vegetaties – bijvoorbeeld duingraslanden, open heides en kalkgraslanden – kunnen zeer rijk zijn aan soorten. Ook kunnen allerlei ruderaal warme plekken, bijvoorbeeld akkerhabitats, erg soortenrijk zijn. In een 'standaard jaarserie' bodemvallen (vijf vallen die 10 m uit elkaar staan en een heel jaar gebruikt worden) kunnen wel

60 soorten en meer dan 5000 individuen worden aangetroffen (gegevens LOOPKEVERSTICHTING). Er vinden veranderingen plaats in de Nederlandse loopkeverfauna. Er zijn soorten (waarschijnlijk) verdwenen, en voor de hand liggende oorzaken zijn vermeting, biotoopvernietiging en -versnippering en klimatologische schommelingen. Met name de soorten van oude uitgestrekte bossen, droge en arme graslanden en heides staan sterk onder druk (DESENDER & TURIN 1989, TURIN 2000). Er zijn ook enkele soorten sinds 1980 nieuw voor Nederland ontdekt; het gaat hierbij om kleine of onopvallende soorten (dus waarschijnlijk geen echte nieuwe soorten, maar het resultaat van gericht onderzoek) en de komst van enkele zuidelijke soorten.

Determinatie

BOEKEN ET AL. 2002, FREUDE ET AL. 2004.



Animalia ► Arthropoda (fyllum) ► Pancrustacea (subfyllum) ► Hexapoda (klasse) ► Insecta (subklasse) ► Coleoptera (orde) ► Staphylinidae (familie)

STAPHYLINIDAE - KORTSCHILDKEVERS

OSCAR VORST

NEDERLAND 1057 gevestigd, nog ruim 10 verwacht
WERELD ca. 48.000 beschreven

Zeer omvangrijke familie van zeer kleine tot grote kevers (0,7-30 mm). Kortschildkevers zijn in de regel opvallend langwerpig, in het bezit van sterk verkorte dekschilden, die ten minste 4-5 segmenten van het achterlijf onbedekt laten, en draad- of snoervormige antennen. Sommige subfamilies zijn nogal afwijkend en werden vroeger tot andere families gerekend, bijvoorbeeld Micropeplinae, Dasycerinae, Pselaphinae en Scaphidiinae. Ze zijn doorgaans weinig kleurrijk, geel-bruin tot zwart gekleurd. Kortschildkevers zijn terrestrisch.

Cyclis

De levenscyclus van kortschildkevers verloopt in grote lijnen zoals beschreven voor de orde Coleoptera (zie ook THAYER 2005). Omaliinae en Proteininae zijn vooral in het winterhalfjaar actief, dit in tegenstelling tot de vertegenwoordigers van de andere subfamilies.

Ecologie

Veel kortschildkevers zijn bodembewoners, maar een groot aantal is aan specifieke microhabitats gebonden waar ze hun voedsel vinden, met name aan allerlei vormen van rottende organisch materiaal (compost, dood hout, aas, aanspoelselgordels, mest), maar ook aan paddenstoelen, lekkend boom-sap en nesten (zowel van vliesvleugeligen als van zoogdieren en vogels). Het aantal nestbewonende kortschildkevers is aanzienlijk, sommige soorten zijn zeer gastheerspecifiek, zo leeft *Velleius dilatatus* slechts in de nesten van de hoornaar *Vespa crabro*. Soorten van het genus *Bledius* leven in zelfgegraven gangen in de bodem. Veruit de meeste soorten zijn predatoren van insecten en andere ongewervelden. Ook de meeste bewoners van rottende materialen zijn predatoren. Echte saprofagen zijn de meeste Oxytelinae, maar ook sommige Omaliinae en Proteininae; daarnaast leven sommige soorten van schimmels en paddenstoelen (o.a. Scaphidiinae, *Gyrophana*, *Oxyporus*), mest (*Platystethus*), of ze grazen algen (*Bledius*) of eten bloemdelen (*Eusphalerum*). Soorten van het genus *Aleochara* zijn parasitoiden van vliegpoppen. Doordat het merendeel van de soorten

predator is, zijn er geen voor de mens schadelijke soorten. In (sub)tropische streken kan het zwermen van *Paederus*-soorten aanleiding geven tot het ontstaan van blaren wanneer deze kevers in contact met de huid komen. Ook de Nederlandse *Paederus*-soorten bevatten het blaartrekkende gif pederine en kunnen irritatie van huid en ogen veroorzaken. *Aleochara bilineata* wordt gebruikt als biologische bestrijder van de uienvlieg *Hylemya antiqua* en de koolvlieg *Delia radicum*. *Atheta coriaria* en *Cypha*-soorten worden eveneens als predator ingezet (voor meer informatie over de ecologie zie THAYER 2005).

Diversiteit

Er zijn circa 48.000 soorten beschreven (THAYER 2005). Het werkelijke aantal is vermoedelijk vele malen groter. Uit Nederland zijn 1057 soorten kortschildkevers gemeld (VORST 2010B). De verdeling over de 19 inheemse subfamilies is te vinden in de tabel. Vermoedelijk telt de Nederlandse fauna momenteel nog diverse onopgemerkte soorten. Er is één soort beschreven van geïmporteerde waren: *Stichoglossa wytttenboogaarti*. *Tomoglossa brakmani* is de enige gevestigde soort die aan de hand van Nederlands materiaal werd beschreven (VORST 2010B).

Voorkomen

In grote lijnen is het patroon in soortenrijkdom over Nederland zoals beschreven voor de orde Coleoptera, maar kortschildkevers hebben een voorkeur voor natte en vochtige milieumomstandigheden. Uit de soortenrijkste provincie Limburg zijn 890 soorten bekend. Het geringste aantal soorten is bekend uit Groningen (445 soorten) en Flevoland (241); het laatste getal is zeker een onderschatting van het werkelijke aantal. Kortschildkevers zijn aangepast aan zeer veel verschillende (micro)habitats. Relatief veel soorten zijn gebonden aan vochtige terreinen als oevers, moerassen en broekbossen en een aantal soorten is ook aangepast aan kwelders. In droge habitats daarentegen is het aantal soorten gering. Dit hangt vermoedelijk samen met de grote gevoeligheid voor uitdroging van de meeste soorten. Typische

◀◀
Philonthus cognatus▼
Proteinus ovalis



▲ *Scaphidium quadrimaculatum*

▶ Pop van *Velleius*-soort



(micro)habitats rijk aan kortschildkevers worden gevormd door moerassige terreinen en ophopingen van rottend organisch materiaal van dierlijke of plantaardige oorsprong. Zo werden op één moment langs de oevers van de Rünenbergerbeek nabij Overdinkel (ov) 77 soorten kortschildkevers, op en onder het kadaver van een Schotse hooglander in de Imbosch (GE) 56 soorten, in een hoop hooi/riet in de Brabantse Biesbosch 55 soorten, in een hoop maaisel in Overschild (GR) 51 soorten, aan de oever van een bosven te Leuvenheim (GE) 51 soorten en in een elzenbroek bij Renkum (GE) 48 soorten verzameld (O. Vorst pers. obs.). Van de voor Nederland gemelde soorten worden er 110 als 'verdwenen' beschouwd; zij werden sinds 1966 niet meer waargenomen.

Determinatie

Alle groepen: LOHSE 1964, 1989D, ASSING ET AL. 1998, ASSING & SCHÜLKE 1999, 2001, 2007. **Plaatwerken:** TRONQUET 2006, LÖBL 2009. **Omalinae:** PALM 1948, LOHSE 1964, ZANETTI 1987. **Proteininae:** PALM 1948, LOHSE 1964. **Micropeplinae:** PALM 1948, LOHSE 1964. **Dasycerinae:** VON PEEZ 1967. **Pselaphinae:** BESUCHET 1974, 1989. **Phloeocharinae:** PALM 1948, LOHSE 1964. **Tachyporinae:** LOHSE 1964, PALM 1966, SCHÜLKE 2007. **Trichophyinae:** LOHSE 1964, PALM 1966. **Habrocerinae:** LOHSE 1964, PALM 1966. **Aleocharinae:** BRUNDIN 1944, PALM 1968, 1970, 1972, BENICK & LOHSE 1974, LIKOVSKÝ 1974, LOHSE 1974A, 1974B, 1974C, VOGEL 2003, GUSAROV 2004. **Scaphidiinae:** FREUDE 1971D. **Piestinae:** LOHSE 1964. **Oxytelinae:** PALM 1961, LOHSE 1964. **Oxyporinae:** PALM 1961, LOHSE 1964. **Steninae:** PALM 1961, LOHSE 1964. **Euaesthetinae:** PALM 1961, LOHSE 1964. **Pseudopsinae:** LOHSE 1964. **Paederinae:** PALM 1963, LOHSE 1964. **Staphylininae:** PALM 1963, LOHSE 1964, BORDONI 1982.

Tabel

Samenstelling van de Nederlandse kortschildkeverfauna. De volgorde van en de indeling in subfamilies is gebaseerd op het overzicht in Beutel & Leschen (2005), een bijgewerkte versie van de classificatie van Lawrence & Newton (1995). Aantallen soorten binnen Nederland zijn gebaseerd op Vorst (2010b).

Subfamilie	Aantal soorten
Omalinae	71
Proteininae	12
Micropeplinae	6
Dasycerinae	1
Pselaphinae	51
Phloeocharinae	1
Tachyporinae	73
Trichophyinae	1
Habrocerinae	1
Aleocharinae	417
Scaphidiinae	6
Piestinae	1
Oxytelinae	85
Oxyporinae	1
Steninae	78
Euaesthetinae	3
Pseudopsinae	1
Paederinae	63
Staphylininae	185

Animalia ► Arthropoda (fylum) ► Pancrustacea (subfylum) ► Hexapoda (klasse) ► Insecta (subklasse) ► Coleoptera (orde) ► **Chrysomelidae (familie)**

CHRYSOMELIDAE - BLADKEVERS

RON BEENEN & JAAP K. WINKELMAN

NEDERLAND 315 gevestigd (waarvan 5 exoten)
WERELD ruim 38.000 beschreven

Bladkevers (of haantjes) maken samen met de Cerambycidae, Megalopodidae en Orsodacnidae onderdeel uit van de superfamilie Chrysomeloidea. Op basis van fylogenetisch onderzoek worden de zaadkevers beschouwd als een subfamilie (Bruchinae) van de bladkevers (REID 1995). De tarsen van bladkevers hebben vijf leden waarvan het vierde klein is en verborgen ligt tussen de lobben van het derde lid. De bladkevers hebben korte antennen en meestal ronde of ovale ogen. Bladkevers zijn relatief kleine kevers (1-20 mm).

De meeste soorten zijn terrestrisch, maar enkele leven in zoet en zelfs brak water.

Cyclus

Bladkevers planten zich geslachtelijk voort. Twee soorten, *Adoxus obscurus* en *Gastrophysa viridula*, kunnen zich parthenogenetisch voortplanten, maar het is niet bekend of dat bij de laatste ook in Nederland gebeurt. In de meeste gevallen worden eieren gelegd, enkele soorten baren larven, maar er

zijn ook soorten waarbij sommige populaties eieren leggen en andere larven baren. De eieren worden op de waardplant gekleefd of in de bodem gelegd. *Timarcha tenebricosa* kent een embryonale diapauze waarbij de eieren die in het voorjaar gelegd zijn pas na 12 maanden uitkomen. Nadat de larven volgroeid zijn vindt in de vegetatie of in de bodem de verpopping plaats, vrij of verborgen in een cocon. De meeste soorten hebben één generatie per jaar, maar er zijn ook soorten waarbij meer generaties voorkomen. Overwintering vindt, afhankelijk van de soort, plaats als imago, pop, larve of ei.

Ecologie

Bladkevers zijn fytofage kevers die zich voeden met de groene delen van de waardplanten of van de wortels. In Nederland worden vertegenwoordigers van alle families van de zaadplanten, met uitzondering van de orchideeën, door bladkevers gegeten. Varens en wolfsklauwen worden ook



▲ *Cassida murraea*

◀◀ Larve van *Chrysomela*-soort

▲ *Hispa atra*

niet benut en op paardenstaarten ontwikkelt zich slechts één soort: *Hippuriphila modeeri*. Daarnaast leeft er in ons land één soort van mossen: *Mniophila muscorum*. Larven van enkele soorten mineren de bladeren van de waardplant, maar de meeste soorten bevinden zich op of onder het blad waarvan ze vreten. Larven van steilkopjes *Cryptocephalus* leven van gevallen bladeren en de larven van mierenzakkevers *Clytra* voeden zich met plantaardig en dierlijk afval in mierennesten. De zaadkevers (Bruchinae) ontwikkelen zich in de peulen van vlinderbloemigen. Sommige soorten ontwikkelen zich in zaden die niet meer in de peulen zitten en kunnen daardoor ook in opgeslagen bonen en erwten voorkomen en dus economische schade veroorzaken. Bladkevers kunnen zeer schadelijk zijn als ze leven van gewassen. In ons land is de gevestigde exoot Coloradokever *Leptinotarsa decemlineata* daarvan het meest beruchte voorbeeld. Andere soorten kunnen door de onderdrukking van lastige kruiden voor de akkerbouw juist gunstig zijn. Zo zijn op diverse plaatsen in de wereld bladkevers ingezet om invasieve plantensoorten te onderdrukken.

Diversiteit

In totaal zijn ruim 38.000 bladkeversoorten beschreven, waarvan 1346 soorten zaadkevers; daarnaast is er waarschijnlijk eenzelfde aantal nog niet beschreven soorten (JOLIVET & VERMA 2002). In Nederland zijn 315 gevestigde soorten blad- en zaadkevers aangetroffen, waarvan vijf exoten, waaronder de welbekende Coloradokever *Leptinotarsa decemlineata* en enkele soorten die met plantenproducten zijn meegekomen

(WINKELMAN & BEENEN 2010). Daarnaast zijn er 22 niet-gevestigde exoten gemeld, het betreft hier vrijwel steeds incidenteel geïmporteerde dieren.

Voorkomen

Vanwege de fytofage levenswijze komen bladkevers vrijwel overal voor waar vaatplanten te vinden zijn. De meeste bladkevers zijn landdieren, maar ook in zoet en brak water leven soorten die al of niet hun gehele leven in het water doorbrengen. Een veertigtal bladkeversoorten is al ruim 50

▼ *Timarcha goettingensis*



jaar niet meer in Nederland waargenomen. Voor een deel is dat veroorzaakt door de achteruitgang van de waardplanten. Een niet te onderschatten oorzaak is gelegen in het vegetatiebeheer waarbij soorten die als ei op en tussen de planten overwinteren door het beheer van maaien en afvoeren vrijwel verdwenen zijn, zelfs uit natuurgebieden. Sinds er bij het beheer meer naar ongewervelde dieren gekeken wordt, is er wel enig herstel, maar populaties van soorten met een gering verspreidingsvermogen of strikte milieueisen staan nog steeds onder druk. Sinds 1980 zijn, met uitzondering van exoten, 15 soorten voor het eerst uit Nederland gemeld. De oorzaak hiervan is niet eenduidig.

Eenzijdig komt dit door de toegenomen kennis waardoor soorten die reeds lang in ons land voorkomen nu pas herkend worden, anderzijds vindt bij sommige soorten uitbreiding van het areaal plaats. Het is de verwachting dat er ook in de komende jaren nog nieuwe soorten voor de Nederlandse fauna gevonden zullen worden. Enkele gevestigde soorten nemen spectaculair toe, maar de totale biodiversiteit neemt af.

Determinatie

WARCHALOWSKI 2003, MOHR 1966 in combinatie met KIPPENBERG & DÖBERL 1994, BRANDL 1981 in combinatie met ANTON 1994.

Animalia ► Arthropoda (fylum) ► Pancrustacea (subfylum) ► Hexapoda (klasse) ► Insecta (subklasse) ► Coleoptera (orde) ► Curculionoidea (superfamilie)

CURCULIONOIDEA - SNUITKEVERS s.l.

THEODOOR HEIJERMAN

NEDERLAND 664 gevestigd (waarvan minstens 10 exoten),
nog ca. 20 verwacht
WERELD 59.340 beschreven

Een grote groep van kleine tot vrij grote (1,2-7,0 mm) kevers. De meeste soorten vallen op door hun verlengde kop, oftewel snuit. De meeste vertegenwoordigers zijn verder gekenmerkt door het bezit van geknikte antennen met een knotsvormig uiteinde en de aanwezigheid van schubben.

De superfamilie Curculionoidea is onder te verdelen in vijf families: Nemonychidae, Anthribidae, Attelabidae, Brentidae en Curculionidae. Vrijwel alle soorten zijn terrestrisch, enkele soorten aquatisch.

Cyclus

De ontwikkelingscyclus van de vertegenwoordigers van de verschillende families van de Curculionoidea volgt een vergelijkbaar algemeen patroon. Bij de meeste soorten is er één generatie per jaar en overwintert het imago. De overwinterde kever zoekt de voedselplant waarop ook de paring plaatsvindt. Enkele soorten paren in de herfst voor de overwintering, waarbij het sperma in een spermatheca wordt opgeslagen, en sommige soorten paren zowel in de herfst als in het voorjaar. In de vroege zomer worden de eieren afgezet in de voedselplant. De verpoping vindt plaats ofwel in het weefsel van de voedselplant zelf of, na het verlaten daarvan, in de grond. De jonge imago's verschijnen in de late zomer of de herfst. In het algemeen duurt de gehele ontwikkeling vanaf het afzetten van de eieren tot aan het uitkomen van het jonge imago 4-12 weken, waarvan het eistadium 6-14 dagen voor zijn rekening neemt, het larvestadium 3-7 weken en het popstadium 1-3 weken. Er zijn vele uitzonderingen op dit schema, waardoor de levenscyclus anders verloopt. Zo kan bijvoorbeeld de overwintering ook als larve of als pop dicht bij de voedselplant plaatsvinden en is de ontwikkelingsduur bij Scolytinae en Platypodinae zeer afhankelijk van de temperatuur, zodat in sommige jaren drie generaties gehaald worden. Daarnaast zijn er soorten die zich parthenogenetisch voortplanten, bijvoorbeeld binnen de genera *Otiorrhynchus* en *Trachyploeus*.

Ecologie

Snuitkevers eten voornamelijk plantaardig materiaal. Het merendeel van de soorten eet van levende plantendelen, waarbij zowel monofagie (Attelabidae, Curculionidae), oligofagie (Brentidae, Curculionidae) en polyfagie (Curculionidae) voorkomt. Soms is aan het vraatpatroon in bladeren te zien door welke groep snuitkevers deze is aangetast. *Sitona*-soorten maken bijvoorbeeld een zeer karakteristiek vraatpatroon aan de randen van bladeren en worden daar-

Bladmijn van *Anoplus plantaris*



Cryptorrhynchus lapathi



om ook wel bladrandkevers genoemd. Soorten van twee subfamilies van de Curculionidae, Scolytinae en Platypodinae, vertonen een zeer interessante en afwijkende levenswijze en biologie. De larven leven in houtige delen van afstervende twijgen, takken en stammen van bomen en struiken. Er is een groep van soorten waarvan de larven niet zo zeer van het hout zelf leven, maar van de schimmels die in de larvengangen groeien. Daarnaast zijn er binnen de Curculionoidea polleneters (Nemonychidae), doodhouteters (genera *Magdalis* en *Cossonus* uit de familie Curculionidae), soorten die schimmels en hout dat met schimmels is geïnfecteerd eten (Anthribidae) en soorten die dopluizen eten (het genus *Anthribus* uit de familie Anthribidae). De meeste imago's leven op dezelfde voedselplanten als hun larven. De larven van veel zogenaamde kortsnuitsnuitkevers (Curculionidae Adelognatha, ofwel de Entiminae) leven aan de wortels van planten en zijn over het algemeen minder selectief wat de plantensoort betreft. Een aantal soorten leeft als larve in de stengels van houtachtige en kruidachtige gewassen, in knoppen, bloemen, katjes van wilgen en populieren of zaden. Er zijn soorten (*Rhynchaenus*, *Rhamphus* en *Comasius*) die zich hebben gespecialiseerd als bladmineerder waarbij de larve zich in het blad van de plant ontwikkelt. Een aantal soorten (*Gymnetron*) produceert gallen op de wortels, stengels of vruchten van hun voedselplanten. Daarnaast zijn er soorten die leven in de gallen die geproduceerd zijn door andere insecten, bijvoorbeeld *Curculio salicivorus* in de gallen van bladwespen van het genus *Pontania*. Enkele (semi)aquatische snuitkeversoorten leven mono- of oligofaag op planten als blaasjeskruid *Utricularia*, liesgras *Glyceria maxima*, krabbenscheer *Stratiotes aloides*.

Diversiteit

Er zijn wereldwijd 59.340 soorten beschreven (HUNT ET AL. 2007), maar er kunnen tussen de 160.000 en 180.000 soorten in deze superfamilie worden verwacht. In Nederland zijn 664 gevestigde soorten aangetroffen, als volgt verdeeld over de families: Nemonychidae (twee soorten, HEIJERMAN 2010A), Anthribidae (14 soorten, TEUNISSEN & HEIJERMAN 2010), Attelabidae (22 soorten, HEIJERMAN 2010B), Brentidae (87 soorten, HEIJERMAN & ALDERS 2010) en Curculionidae (539 soorten, HEIJERMAN & VORST 2010). Hieronder bevinden zich minstens tien door de mens ingevoerde soorten. Waarschijnlijk zijn er nog verscheidene onontdekte soorten in Nederland. Twee soorten zijn aan de hand van Nederlands materiaal beschreven: *Parascythopus exsulans* en *Otiorhynchus veterator*. De eerste soort is ook alleen maar bekend uit Nederland.

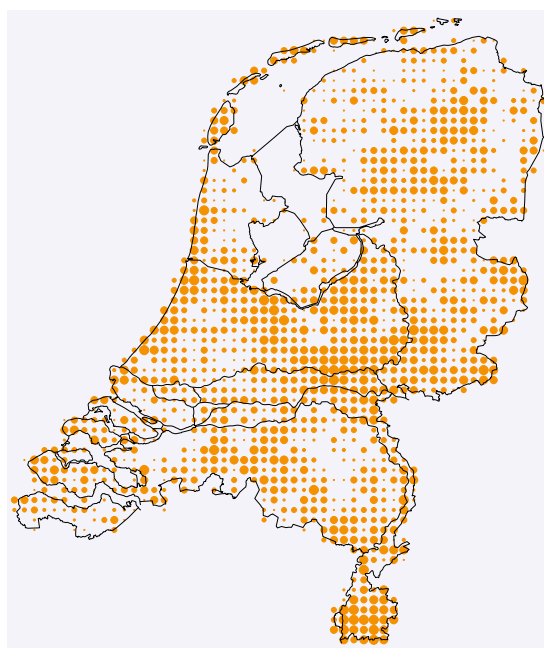


▲ *Otiorhynchus armadillo*

▲ *Platystomus albinus*

Voorkomen

De duinen, het riviereengebied en het Zuid-Limburgse heuvelland zijn het rijkst aan soorten. Zo zijn er in natuurgebied de Blauwe Kamer (GE) 171 soorten vastgesteld, op Vlieland (FR) 121 soorten, in het arboretum De Dreijen te Wageningen (GE) 118 soorten en op de Wrakelberg (LI) 106 soorten (Th. Heijerman pers. obs.). Een mooie illustratie



▲ Aantal waargenomen soorten snuitkevers per 5x5 km tot en met 2009. Exponentieel geschaald; grootste stip: 164-325 soorten. Onder de snuitkevers vallen de families Nemonychidae, Anthribidae, Attelabidae, Brentidae en Curculionidae. Bron: EIS-werkgroep snuittorren.

▲▲ Larve van *Otiorhynchus sulcatus*

van de talrijkheid die snuitkevers kunnen behalen is het feit dat één vrouwtje van *Otiorhynchus sulcatus* soms wel 500 eieren legt onder één of enkele planten. In totaal zijn sinds 1980 55 soorten als nieuw voor onze fauna gepubliceerd. Voor veel soorten is dit waarschijnlijk het gevolg van een

toegenomen verzamelintensiteit. Enkele soorten, met name van het genus *Otiorhynchus*, zijn vanuit Zuid-Europa hier-naartoe gekomen, daarbij een handje geholpen door de mens via transport van plantmateriaal. *Stenoplemus rufinatus* is waarschijnlijk onze oudste bekende importsort. Deze soort, die vanaf 1921 in Nederland verblijft, is afkomstig uit Amerika. De soort was al eerder met grote kroosvaren *Azolla filiculoides* in Frankrijk aanbeland en is via Frankrijk of rechtstreeks uit Amerika, in Nederland terechtgekomen. Overigens is de voedselplant hier sinds 1880 gevestigd en zelf ook afkomstig uit Amerika. Mogelijk is de toename van het aantal bastkevers het gevolg van de toename van de hoeveelheid dood hout in bossen.

►
Xyloborus domesticus



Determinatie

DIECKMANN 1972, 1974, 1977, 1989, 1983, 1986, 1988, FREUDE ET AL. 1981, 1983, LOHSE & LUCHT 1994, GØNGET 1997, HEIJERMAN 2004.

Animalia ► Arthropoda (fylum) ► Pancrustacea (subfylum) ► Hexapoda (klasse) ► Insecta (subklasse) ► Megaloptera (orde)

MEGALOPTERA - ELZENVLIEGEN

WILLEM HOGENES

NEDERLAND 3 gevestigd
WERELD 337 beschreven

Insecten met vliezige vleugels met dikke vleugeladeren, een donker uiterlijk en een lengte van 2-3 cm. Elzenvliegen (of slijkvliegen) zijn verwant aan de kameelhalsvliegen, maar verschillen hiervan in algemene bouw en in de vleugeladering. De larven leven in zoet water, de volwassen dieren vliegen.

Cyclus

Alle elzenvliegen planten zich geslachtelijk voort. Na de paring leggen de vrouwtjes grote aantallen eieren op vegetatie die over water hangt of in ieder geval dicht langs de oever staat. De uitkomende larven laten zich in het water vallen. De larven hebben zeven paar uitwendige kieuwdraden aan het achterlijf om in het water te kunnen ademen. In totaal zijn er tien larvestadia en de larven overwinteren tweemaal

voor zij zich verpoppen. Als de larve volgroeid is, kruipt hij op de oever om in losse, vochtige bodem een geschikte verpopplingsplaats te zoeken, die dikwijls meters van de waterkant pas wordt gevonden. Volwassen dieren leven slechts enkele dagen.

Ecologie

De larven hebben sterke kaken en leven van allerlei kleine diertjes in het water, maar vooral van muggenlarven. Volwassen dieren eten waarschijnlijk in het geheel niet meer.

Diversiteit

Wereldwijd zijn 337 soorten beschreven (FOOTTIT & ADLER 2009). In Nederland zijn drie gevestigde soorten vastgesteld: *Sialis fuliginosa*, *S. lutaria* en *S. nigriceps* (ALBARDA 1889, MOL 1982).

Voorkomen

Sialis lutaria is wijd verbreid en algemeen voorkomend in geheel Nederland. De beide andere soorten zijn zeldzaam in het oosten en zuiden van het land. *Sialis fuliginosa* heeft een voorkeur voor langzaam stromende wateren, de andere twee soorten komen ook voor in stilstaande wateren. Omdat de volwassen dieren geen sterke vliegers zijn, blijven ze meestal dicht in buurt van het water waarin ze opgegroeid zijn.

Determinatie

ELLIOTT 1977, 1996, ASPÖCK ET AL. 1980.

►
Elzenvlieg
Sialis lutaria



Animalia ► Arthropoda (fylum) ► Pancrustacea (subfylum) ► Hexapoda (klasse) ► Insecta (subklasse) ► Rhaphidioptera (orde)

RAPHIDIOPTERA - KAMEELHALSVLIEGEN

WILLEM HOGENES

NEDERLAND 6 gevestigd
WERELD 225 beschreven

Elegante, glanzend zwarte insecten met een sterk verlengd pronotum, waardoor ze een giraffen- of kamelennek lijken te hebben. Volwassen dieren zijn over het algemeen zelden

langer dan 2 cm. De vrouwtjes hebben een lange, soepele, legbuis aan het eind van het achterlijf. De larven leven als rovers op en onder schors van bomen en struiken.

Cyclus

Mannetjes en vrouwtjes vertoeven langere tijd in elkaars nabijheid voordat ze elkaar accepteren als soortgenoten en tot paring overgaan. Na de paring leggen de vrouwtjes de eieren apart in groeven van boomschors. Uit het ei komen larven, die langzaam groeien en tien of meer vervellingen en twee overwinteringen nodig hebben voor ze volgroeid zijn. Na de tweede overwintering verpoppen ze zich in het voorjaar tot een zeer beweeglijke pop die, afgezien van de nog niet ontwikkelde vleugels en legboor, erg veel op het volwassen insect lijkt. Na één tot vier weken, afhankelijk van de weersomstandigheden, komen de volwassen insecten uit. Die leven nog maar enkele weken.

Ecologie

Zowel de larven als de volwassen dieren eten veel kleine ongewervelde dieren. De larven speuren actief op de stammen van bomen naar vooral larven van allerlei insecten, maar ook volwassen bladluizen, schildluizen, stofluizen en mijten. Ook de volwassen dieren jagen actief op allerlei kleine ongewervelden. Als de populatiedichtheid groot genoeg is, kunnen kameelhalsvliegen belangrijk zijn als bestrijder van plaaginsecten.

Diversiteit

Er zijn 225 soorten beschreven (ASPÖCK ET AL. 2001, FOOTITT & ADLER 2009), waarvan er in Nederland zes zijn vastgesteld: *Phaenostigma notata*, *Subilla confinis*, *Xanthostigma xanthostigma*, *Raphidia ophiopsis*, *Atlantoraphidia maculicollis* en *Inocellia crassicornis*.

Voorkomen

Inocellia crassicornis is slechts bekend van enkele exemplaren uit Zuid-Limburg. Deze soort houdt zich echter vooral buiten het zicht op in boomkruinen en het is goed mogelijk dat zij minder zeldzaam is dan ze lijkt. De vijf andere soorten zijn het meest algemeen in het oosten en zuiden van het land. Slechts *Xanthostigma xanthostigma* en *Atlan-*



◀ Larve van kameelhalsvlieg

▼ *Raphidia ophiopsis*



toraphidia maculicollis zijn ook bekend uit het westen en dan vooral uit de duinen. Hoewel ze bij warm weer erg actief kunnen zijn, worden kameelhalsvliegen maar weinig waargenomen, mogelijk ook door hun korte levensduur als volwassen insect.

Determinatie

METZGER 1960, ASPÖCK ET AL. 1980, ASPÖCK ET AL. 1991.

Animalia ► Arthropoda (fylum) ► Pancrustacea (subfylum) ► Hexapoda (klasse) ► Insecta (subklasse) ► Neuroptera (orde)

NEUROPTERA - NETVLEUGELIGEN

WILLEM HOGENES

NEDERLAND 64 gevestigd
WERELD ca. 6000 beschreven

Fragiele insecten met relatief grote vleugels. Deze orde kent in Nederland zes families. De meeste soorten hebben een ingewikkeld aderpatroon. De grootte en het uiterlijk van de soorten verschilt sterk per familie: de mierenleeuwen (Myrmeleontidae) kunnen als volwassen dier een spanwijdte van 7,5 cm halen, en de kleinste Neuroptera, de dwerggaasvliegen (Coniopterygidae), hebben een spanwijdte die altijd minder is dan 1 cm. De larven van de meeste soorten leven vrij in de vegetatie of op de bodem. De larven van sponsvliegen (Sisyridae) leven in het water en de larve van de watergaasvlieg leeft op de grens van water en land. Volwassen dieren vliegen.

Cyclus

Volwassen Neuroptera zijn vooral actief in de schemering en de nacht. Van enkele gaasvliegsoorten (Chrysopidae)

kunnen ook overdag volwassen dieren worden waargenomen (*Hypochrysa elegans*, *Chrysopa perla*, *C. dorsalis*). Eiafzetting is per familie verschillend. Coniopterygidae en Hemerobiidae leggen hun eieren op bladeren of in schorsgroeven van bomen en struiken. Chrysopidae leggen de eieren in kleine groepen op bladeren of takken; deze eieren worden altijd op een 'steeltje' van eiwit geplaatst, waardoor ze moeilijker bereikbaar zijn voor predatoren. Het vrouwtje van de watergaasvlieg *Osmylus fulvicephalus* (Osmylidae) legt haar eieren op planten en stenen langs stromend water. Sponsvliegen leggen de eieren in groepen op boven het water hangende vegetatie, zodat de uitkomende larven zich direct in het water kunnen laten vallen. Mierenleeuwen leggen hun eieren apart van elkaar op zandige bodem waar de larven makkelijk trechters kunnen bouwen. De larven doorlopen drie stadia voor ze zich verpoppen. Alle soorten voltooiën hun

▶ *Conwentzia psociformis*

▶▶ *Chrysopa abbreviata*



cyclus in normale omstandigheden binnen een jaar, alleen de twee Nederlandse mierenleeuwsoorten, die als larven niet actief op prooi jagen, kunnen wel eens zo weinig te eten krijgen dat het twee jaar duurt voor ze volgroeid zijn. Overwintering kan, afhankelijk van de soort, in alle stadia plaatsvinden, maar gebeurt meestal als ei, jonge larve, prepop of pop. Sommige Hemerobiidae en Chrysopidae overwinteren in het volwassen stadium. Omdat ook de volwassen dieren nog eten en drinken, kunnen de meeste soorten in dat stadium nog weken of zelfs maanden oud worden.

Ecologie

Van alle families zijn zowel de larven als de volwassen dieren carnivoor. Bij enkele soorten in het genus *Dichochrysa* 'vermommen' de larven zich voor hun prooi door zich te bedekken met prooiresten en stukjes blad, waardoor ze niet meer als vijand herkend worden. Omdat bij een aantal soorten een duidelijke voorkeur heerst voor bepaalde plantensoorten, zijn ze secundair gebonden aan bepaalde prooidieren, zijn ze secundair gebonden aan bepaalde plantensoorten. Zo leeft één van de Nederlandse *Conwentzia*-soorten op loofbomen (*C. psociformis*) en de andere (*C. pineticola*) uitsluitend op naaldbomen. De jonge larven van sponsvliegen zwemmen door allerlei lichaamsbewegingen naar zoetwatersponzen en hechten zich daar

▼ Pop van de watergaasvlieg
Osmylus fulvicephalus



aan vast en zuigen zich vol met de sappen van de spons. De larven van de watergaasvlieg *Osmylus fulvicephalus* leven op de oevers van bosbeekjes en jagen daar op hun prooi, zowel water- als landarthropoden. De larven van de twee mierenleeuwsoorten jagen niet actief op prooi, maar bouwen een trechter in het zand door die al achteruitlopend uit te graven. In de bodem van de trechter graven ze zich zo in, dat nog slechts hun grote vangkaken naar buiten steken. Ongewervelden die zo ongelukkig zijn om in de trechter te vallen, glijden rechtstreeks in de kaken van de larve en worden uitgezogen. Coniopterygidae, Hemerobiidae en Chrysopidae leven als larve vrij op en tussen planten en verorberen grote hoeveelheden 'zachte' arthropoden; allerlei larven, bladluizen, schildluizen, mijten, etc. worden actief nagejaagd en gevangen. Sommige soorten kunnen hierdoor economisch van groot belang zijn vanwege de bestrijding van voor de tuin-, land- of bosbouw schadelijke soorten. Sommige soorten worden daarvoor al gekweekt om als bestrijders te kunnen worden uitgezet in kassen (*Chrysoperla*-soorten).

Diversiteit

Er zijn momenteel circa 6000 soorten Neuroptera beschreven, maar het verwachte aantal is 10.000 (ASPÖCK ET AL. 2001). In Nederland zijn 64 gevestigde soorten vastgesteld (ALBARDA 1889, W. Hogenes pers. obs.). Daarnaast zijn zes dwaalgasten (adventief) bekend. Er zijn nog enkele soorten te verwachten voor Nederland, met name onder de slecht onderzochte Coniopterygidae.

Voorkomen

De meeste Nederlandse soorten kunnen bijna overal worden aangetroffen. *Osmylus fulvicephalus* is gebonden aan schoon, stromend water en komt dus voornamelijk in het oosten en zuiden van het land voor. Van de sponsvliegen is alleen *Sisyra nigra* algemeen, en die kan bij alle wateren worden aangetroffen waar zoetwatersponzen voorkomen. De andere *Sisyra*-soorten kunnen daar ook voorkomen, maar zijn veel zeldzamer. Andere soorten die als zeldzaam bekend staan (*Psectra diptera*, *Symphorobius*-soorten), vallen door hun geringe grootte niet erg op en zijn eigenlijk alleen bekend van plaatsen waar veel verzameld werd. Veel soorten Coniopterygidae en bruine en groene gaasvliegen (Hemerobiidae en Chrysopidae) zijn gespecialiseerde predatoren van bepaalde bladluizen en kunnen dus meestal slechts gevonden worden op de plaatsen waar hun



nen, maar zelfs daar is de soort overal zeldzaam. De mierenleeuwen zijn gebonden aan plaatsen waar de larven hun trechters kunnen bouwen, dus die vinden we voornamelijk in de duinen en op andere zandgronden. Er is in de twintigste eeuw geregeld gespeculeerd op het zeldzamer worden van onze mierenleeuwen, maar tot nu toe is daar eigenlijk nooit bewijs voor gevonden. Enkele nieuwkomers hebben zich pas de laatste decennia in Nederland gevestigd (*Symphorobius pellucidus*, *S. klapaleki* en *Wesmaelius mortoni*). Enkele soorten die nu nog als adventief worden beschouwd, kunnen zich in de nabije toekomst nog vestigen (*Hemerobius contumax* en *Drepanepteryx alvida*).



Larve van de mierenleeuw
Myrmeleon formicarius

voedsel zit. Zo is *Wesmaelius balticus* gebonden aan bladluizen van helm en komt dus uitsluitend voor in de dui-

Determinatie

MEINANDER 1972, ELLIOT 1977, 1996, ASPÖCK ET AL. 1980, SAN MARTIN 2005.

Animalia ▶ Arthropoda (fyllum) ▶ Pancrustacea (subfyllum) ▶ Hexapoda (klasse) ▶ Insecta (subklasse) ▶ Trichoptera (orde)

TRICHOPTERA - KOKERJUFFERS, SCHIETMOTTEN

L.W.G. (BERT) HIGLER †

NEDERLAND 180 gevestigd, nog ca. 5 verwacht
WERELD 13,574 beschreven

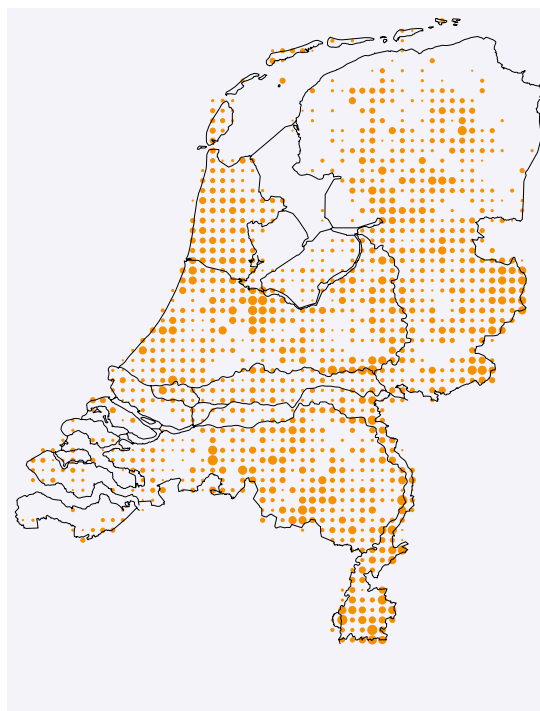
Insecten met behaarde vleugels die enigszins op motten lijken. De monddelen zijn bij het volwassen dier weinig ontwikkeld, behalve een paar opvallende (maxillaire) palpen. De meeste larven zijn aquatisch en maken vaak een huisje (kokertje) van plantaardig materiaal, slakkenhuisjes of bodemmateriaal, zoals zand en/of kleine steentjes. Sommige soorten spinnen onder water netjes om prooien te vangen. De larven leven (semi)aquatisch en de imago's terrestrisch.

Cyclus

Na de paring worden de eieren in of vlak boven water afgezet. Vrijwel alle kokerjuffers hebben vijf aquatische of semi-aquatische larvestadia, maar enkele hebben er zeven. De pop is aquatisch en bij een enkele soort (semi)terrestrisch. De imago sluipt in één of twee generaties per jaar uit het water. Opvallend is dat de soort *Apatania muliebris* alleen vrouwtjes heeft en zich dus ongeslachtelijk voortplant. De meeste soorten voltooien hun hele levenscyclus in één jaar, enkele soorten doen hier langer over.

Ecologie

De larven zijn herbivoor, omnivoor of carnivoor, en een enkele soort kauwt hout. De soorten met een netje filteren



Aantal waargenomen soorten kokerjuffers per 5x5 km tot en met 2009. Kwadratisch geschaald; grootste stip: 61-75 soorten. Bron: EIS-werkgroep kokerjuffers.



Larve van landkokerjuffer
Enoicyla pusilla



Copula van *Agrypna varia*



hun voedsel uit het langsstromende water. De volwassen dieren drinken af en toe, maar eten niet.

Diversiteit

In de wereld zijn 13.574 soorten beschreven (MORSE 2009). In Nederland zijn 180 gevestigde soorten bekend en worden

nog ongeveer vijf soorten verwacht (HIGLER 2008). De soort *Ceraclea riparia* is van Nederlandse exemplaren beschreven.

Voorkomen

Het laagveengebied en het Zuid-Limburgse heuvellandschap zijn het rijkst aan kokerjuffersoorten (HIGLER 2008). Maar liefst 19 soorten zijn sinds 1758 uit Nederland verdwenen (zie tabel), waarschijnlijk door biotoopvernietiging en vermessing. Enkele soorten die uit Nederland waren verdwenen, bijvoorbeeld uit de grote rivieren, zijn recentelijk weer in Nederland verschenen door verbetering van de waterkwaliteit. *Tinodes rostocki* is in 2007 gevangen bij Elsloo (LI) (B. van Maanen pers. med.); het moet nog blijken of deze soort de status 'gevestigd' zal krijgen.

Determinatie

Larven: EDINGTON & HILDREW 1995, WARINGER & GRAF 1996, WALLACE ET AL. 2003, HIGLER 2005, LECHTHALER & STOCKINGER 2005. Imago's: MOSELY 1939, MACAN 1973, TOBIAS & TOBIAS 1981, MALICKY 2004.

Tabel

Uit Nederland verdwenen kokerjuffers sinds 1758.

Soort	Laatste waarneming		
<i>Ceraclea riparia</i>	1889	<i>Setodes argentipunctellus</i>	1937
<i>Chimarra marginata</i>	1889	<i>Agapetus ochripes</i>	1943
<i>Cheumatopsyche lepida</i>	19 ^e eeuw	<i>Holocentropus insignis</i>	1944 [1971?]
<i>Oecetis tripunctata</i>	19 ^e eeuw	<i>Setodes punctatus</i>	1948
<i>Setodes viridis</i>	1900	<i>Brachycentrus maculatus</i>	1948
<i>Molannodes tinctus</i>	1926	<i>Oligostomis reticulata</i>	1952
<i>Grammotaulius submaculatus</i>	1929	<i>Parachiona picicornis</i>	1964
<i>Ithytrichia lamellaris</i>	1934	<i>Halesus tessellatus</i>	1967
<i>Leptocerus interruptus</i>	1937	<i>Ylodes reuteri</i>	1969
		<i>Ylodes simulans</i>	1969

Animalia ► Arthropoda (fylum) ► Pancrustacea (subfylum) ► Hexapoda (klasse) ► Insecta (subklasse) ► Lepidoptera (orde)

LEPIDOPTERA - VLINDERS

ERIK J. VAN NIEUKERKEN, WILLEM N. ELLIS, ROB DE VOS & DICK GROENENDIJK

NEDERLAND 2206 gevestigd (waarvan 16 exoten), 23 trekvlinders
WERELD ca. 156.000 beschreven

Insecten, variërend in grootte van enkele millimeters tot circa 10 cm spanwijdte (de grote nachtpauwoog *Saturnia pyri*, in Nederland een zeer zeldzame zwerver, kan 15 cm bereiken). Vlinders hebben twee paar relatief grote vleugels, die bedekt zijn met schubben (lepis = schub, Lepidoptera = vleugels met schubben). De schubben spelen een belangrijke rol in de vorming van de kleuren van de vlinder. Veel overdag vliegende vlinders zijn kleurig, soms met een metaalachtige glans in vlekken of op de hele vleugels. Vlinders die

's nachts vliegen zijn vaker onopvallend gekleurd, hoewel ook daarbij vaak fel gekleurde achtervleugels voorkomen. Kleinere vlinders hebben vaak een franje van haarvormige schubben langs de rand van de vleugels. Er zijn ook verscheidene ongevleugelde vlinders, meestal betreft dat alleen de vrouwtjes, zoals bij de meeste zakjesdragers (Psychidae) en in voor- of najaar actieve spanners (Geometridae). De monddelen zijn bij de volwassen vlinder meestal omgevormd tot een oprolbare zuigtong, die tussen één of twee



Bladrollers - Tortricidae



Bladrollers - Tortricidae



Donsvlinders - Noctuidae Lymantriinae



Blauwtjes - Lycaenidae



Bloeddrupjes - Zygaenidae



Echte motten - Tineidae



Donsvlinders - Noctuidae Lymantriinae



Beervlinders - Noctuidae Arctiinae



Dwergmineermotten - Nepticulidae



Spinselmotten - Yponomeutidae



Visstaartjes - Noctuidae Nolinae



Tandvlinders - Notodontidae



Mineermotten - Gracillariidae



Nachtpauwogen - Saturniidae



Pijlstaarten - Sphingidae



Purpermotten - Eriocraniidae



Spanners - Geometridae



Pijlstaarten - Sphingidae



Sikkelmotten - Oecophoridae



Spanners - Geometridae



Tandvlinders - Notodontidae



Slakrupsen - Limacodidae



Eenstaartjes - Drepanidae



Spinselmotten - Yponomeutidae



Spitskopmotten - Ypsolophidae



Lichtmotten - Pyralidae



Palpmotten - Gelechiidae



Zakjesdragers - Psychidae



Purpermotten - Eriocraniidae



Uilen - Noctuidae

Tabel Lep1

Samenstelling van de Nederlandse vlinderfauna. Gegeven worden de superfamilies en families, met de grote hoofdgroepen. De hoofdgroepen omvatten telkens alle daaraan volgende groepen. Dus Glossata omvat alle groepen daarna (Neolepidoptera, Heteroneura etc.), de Neolepidoptera alles daaronder (Heteroneura, Ditryisia etc.) enzovoorts. Het totaal betreft de hele Nederlandse fauna: opgeteld de gevestigde soorten, trekvlinders en niet-gevestigde soorten. [wv verdw. = waarvan verdwenen]

Superfamilie	Familie	Nederlandse familienaam	Gevestigd	Uitge- storven	Trek- vlinders	Niet- gevest.	Wv verdw.	Totaal	Wereld
Micropterigoidea	Micropterigidae	oermotten	7	2				7	139
GLOSSATA									
Eriocranioidea	Eriocraniidae	purpermotten	7					7	25
NEOLEPIDOPTERA									
Hepialoidea	Hepialidae	wortelboorders	5					5	602
HETERONEURA									
Nepticuloidea	Nepticulidae	dwergmineermotten	84	2				84	803
Nepticuloidea	Opostegidae	oogklepmotten	3					3	192
Incurvarioidea	Heliozelidae	zilvervlekmotten	5					5	130
Incurvarioidea	Adelidae	langsprietmotten	19	1				19	278
Incurvarioidea	Prodoxidae	witvlekmotten	6					6	89
Incurvarioidea	Incurvariidae	yuccamotten	7					7	139
Tischerioidea	Tischeriidae	vlekmijnmotten	6					6	80
DITRYZIA									
Tineoidea	Tineidae	echte motten	33			5	3	38	3025
Tineoidea	Psychidae	zakjesdragers	24					24	1011
Gracillarioidea	Douglasiidae	lepelmotten	3	1				3	28
Gracillarioidea	Bucculatricidae	ooglapmotten	13					13	261
Gracillarioidea	Gracillariidae	mineermotten	92	2		2	1	94	2014
Yponomeutoidea	Yponomeutidae	spinselmotten	50			1		51	597
Yponomeutoidea	Ypsolophidae	spitskopmotten	14	1		1	1	15	131
Yponomeutoidea	Plutellidae	springmotten	3					3	53
Yponomeutoidea	Acrolepiidae	kruidmineermotten	5					5	95
Yponomeutoidea	Glyphipterigidae	parelmotten	6					6	424
Yponomeutoidea	Heliodinidae	roestmotten	1	1				1	94
Yponomeutoidea	Bedelliidae	venstermineermotten	1					1	18
Yponomeutoidea	Lyonetiidae	sneeuwmotten	8					8	215
Gelechioidea	Ethmiidae	zwartwitmotten	4					4	250
Gelechioidea	Depressariidae	platlijfmotten	43	5		1	1	44	600
Gelechioidea	Elachistidae	grasmineermotten	42	1				42	250
Gelechioidea	Agonoxenidae	kwastmotten	6			1	1	7	95
Gelechioidea	Scythrididae	dikkopmotten	12	2		1	1	13	700
Gelechioidea	Chimabachidae	kortvleugelmotten	3					3	6
Gelechioidea	Oecophoridae	sikkelmotten	27	1		1	1	28	3000
Gelechioidea	Stathmopodidae	pootmotten	1					1	150
Gelechioidea	Batrachedridae	smalvleugelmotten	2					2	100
Gelechioidea	Coleophoridae	kokermotten	100	4		2	1	102	1050
Gelechioidea	Momphidae	wilgenroosjesmotten	14			1	1	15	60
Gelechioidea	Blastobasidae	spaandermotten	3			2		5	300
Gelechioidea	Autostichidae	dominomotten	2					2	308
Gelechioidea	Amphisbatidae	zaksikkelmotten	6					6	65
Gelechioidea	Cosmopterigidae	prachtmotten	9	1				9	1642
Gelechioidea	Gelechiidae	palpmotten	148	5		1		149	4570
APODITRYZIA									
Zygaenoidea	Limacodidae	slakrupsen	2					2	1063
Zygaenoidea	Zygaenidae	bloeddrupjes	5					5	1057
Sesioidea	Sesiidae	wesplinders	13					13	1152
Sesioidea	Cossidae	houtboorders	3					3	712
Choreutoidea	Choreutidae	glittermotten	4					4	416
Tortricidea	Tortricidae	bladrollers	353	20		12	5	365	9416
Schreckensteinoidea	Schreckensteiniidae	gevoerde motten	1					1	8

Superfamilie	Familie	Nederlandse familienaam	Gevestigd	Uitge- storven	Trek- vlinders	Niet- gevest.	Wv verdw.	Totaal	Wereld
Epermenioidea	Epermeniidae	borstelwormen	5					5	111
Alucitoidea	Alucitidae	waaierwormen	2					2	189
Pterophoroidea	Pterophoridae	vedermotten	33	1		3	3	36	1200
OBTECTOMERA									
Pyraloidea	Pyralidae	lichtmotten	67	1		6	1	72	6233
Pyraloidea	Crambidae	grasmotten	92	5	4	12	1	108	11.817
Thyridoidea	Thyrididae	venstervlekjes	1					1	1223
MACROLEPIDOPTERA									
Hesperioidea	Hesperiidae	dikkopjes	11	3		3	3	14	3500
Papilionoidea	Papilionidae	grote pages	1			2		3	612
Papilionoidea	Pieridae	witjes	9	3	2	3	3	14	1049
Papilionoidea	Lycaenidae	blauwtjes	22	6		5	1	27	6528
Papilionoidea	Nymphalidae	aurelia's	35	12	2	11	4	48	5772
Lasiocampoidea	Lasiocampidae	spinners	15	1		1	1	16	1512
Bombycoidea	Endromidae	berkenspinners	1					1	2
Bombycoidea	Saturniidae	nachtpauwogen	2					2	1535
Bombycoidea	Lemoniidae	herfstspinners	1					1	22
Bombycoidea	Sphingidae	pijlstaarten	12	1	4	2		18	1348
Drepanoidea	Drepanidae	eenstaartjes	16					16	652
Geometroidea	Geometridae	spanners	279	9	2	17	7	298	21.093
Noctuoidea	Notodontidae	tandvlinders	31			1	1	32	3546
Noctuoidea	Noctuidae	uilen, beer- en donsvlinders	366	15	9	50	18	425	42.030
Eindtotaal			2206	105	23	147	59	2376	156.000

paar palpen zit. Alleen de oermotten (Micropterigidae) hebben nog functionele kaken en geen roltong. De roltong is bij een aantal nachtvinders (o.a. nachtpauwogen Saturniidae) secundair weer verdwenen: deze imago's drinken niet. Veel nachtvinders hebben gehoororganen in de thorax of het achterlijf om vleermuizen te kunnen horen.

De larven zijn de bekende rupsen, meestal met drie paar goed ontwikkelde borstpoten, en 4-6 paar buikpoten voorzien van kleine haakjes. De kop heeft een stevig skelet (kopkapsel), bijtende monddelen, een spinklier, en korte antennen. De zijdedraad of spinseldraad komt uit de spinklier. De pop is meestal onbeweeglijk, hoewel het achterlijf vaak nog wel bewegingen kan maken.

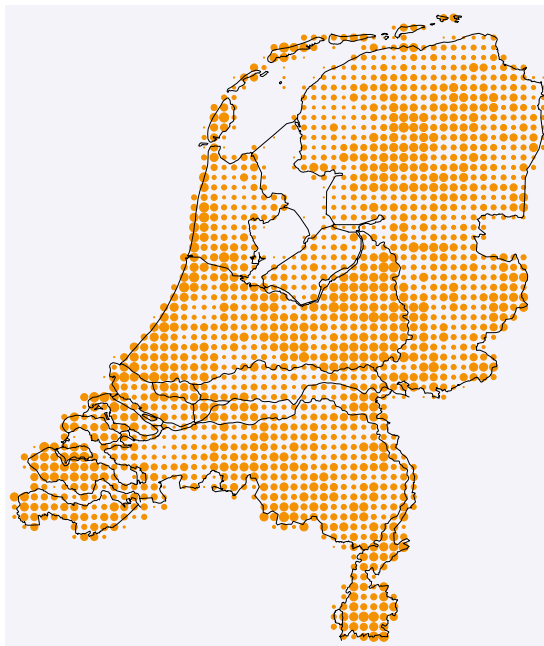
De vaak onderscheiden 'gemaksgroepen' micro's en macro's (kleine en grote vlinders) hebben geen wetenschappelijke basis. Er bestaat wel een taxon Macrolepidoptera (zie tabel Lep1), maar dat omvat niet alle groepen die in de praktijk onder de macro's worden gerekend. Ook de 'nachtvlinders' vormen geen natuurlijke groep. De meeste vlinders (meer dan 95%) behoren tot het taxon 'Ditrysia', gekenmerkt door de dubbele geslachtsopening bij de vrouwtjes: één voor de paring en één voor eileg. Van de Nederlandse vlinders horen alleen de eerste 10 families van tabel Lep1 niet tot de Ditrysia. De verwantschappen binnen de Ditrysia zijn nog onvoldoende duidelijk, maar modern DNA-onderzoek heeft al geleid tot betere inzichten en ook aanzienlijke veranderingen in de classificatie (MUTANEN ET AL. 2010, REGIER ET AL. 2009). Hieronder worden de dwergmineermotten (Nepticulidae), vedermotten (Pterophoridae), dagvlinders (Papilionoidea & Hesperioidea) en uilen (Noctuidae) nog uitgebreid behandeld. Met uitzondering van enkele aquatische soorten (rupsen van watermotten, Crambidae: Acentropiinae) zijn vlinders terrestrisch.

Cyclus

De meeste vlinders planten zich geslachtelijk voort, waarbij het vrouwtje vaak de mannetjes lokt door middel van sekslokkstoffen (feromonen), die op grote afstand kunnen worden waargenomen. De mannetjes hebben voor de waarneming daarvan vaak een sterk vergroot oppervlak van de antennen, waar de vele zintuigharen (sensillen) op staan. Bij de balts reageren mannetjes vaak weer met andere stoffen, waarvoor complexe structuren, bedekt met gemodificeerde schubben, gebruikt worden (bijvoorbeeld op het achterlijf, de vleugels, de poten). Bij de dagvlinders spelen vooral visuele prikkels een rol bij de aantrekkings tussen de seksen en werkt de chemische aantrekkings vaak secundair. Vlinders hebben geslachtsbepaling door vrouwelijke heterogamie. Enkele vlinders planten zich parthenogenetisch voort; dit is vooral bekend van enkele zakjesdragers (Psychidae), maar ook bij sommige bladmineerders (Nepticulidae, Gracillariidae) en bijvoorbeeld de koperkleurige langsprietmot *Nemophora cupriacella*.

Eieren worden vaak individueel, soms in klompjes of groepen afgezet op of in de voedselplant. De rups doorloopt een aantal stadia, waarna deze zich in veel gevallen inspint in een dichte cocon van zijde. Sommige soorten hangen echter de pop aan slechts één of enkele zijdedraden aan een plant of liggen in een los spinsel tussen of op het substraat of begraven in de grond. De levensduur van de meeste vlinders is maximaal een jaar, in veel gevallen veel korter. Het larvestadium duurt meestal het langst, tot zelfs vijf jaar (bij de wilgenhoutrups *Cossus cossus*). Er zijn soorten met één generatie per jaar, maar in Nederland hebben veel soorten twee generaties, sommige meer. Overwintering kan plaatsvinden als ei, rups, pop of vlinder. Enkele soorten zijn zelfs als vlinder actief in de eerste wintermaanden, maar sterven als

▶ Aantal waargenomen soorten vlinders per 5×5 km tot en met 2009. Exponentieel geschaald; grootste stip: 742-1481 soorten. Bron: De Vlinderstichting & EIS-werkgroep vlinderfaunistiek.



het gaat vriezen, zoals de kleine wintervlinder *Operophtera brumata*. Veel vlinders zwerven en sommige migreren in het voorjaar gericht noordwaarts en de nakomelingen trekken in sommige gevallen in de herfst weer terug. In Nederland worden deze trekbewegingen al 70 jaar door vrijwilligers geregistreerd (DE VOS 1991, DE VOS ET AL. 2008).

Ecologie

De overgrote meerderheid van de rupsen leeft van levende zaadplanten, een kleiner aantal van naaldbomen, varens, mossen of korstmossen. Enkele groepen zijn gespecialiseerd op dood organisch materiaal zoals strooisel. De echte motten,

Tineidae, leven van hoornstof (keratine: veren, haren), en komen in vogelnesten, hollen van zoogdieren of binnenshuis voor, of bijvoorbeeld in de huid van dode dieren. Enkele rupsen leven ook, al of niet parasitair, in mierennesten. Tot deze familie hoort ook een aantal paddenstoeleneters, zoals de kroeskopjes *Nemapogon* en verwanten. De grote en kleine wasmot, *Galleria mellonella* en *Achroia grisella*, leven van was in bijennesten en de hommelnestmot *Aphomia sociella* eet het materiaal van hommelnesten. Carnivore rupsen komen in de Nederlandse fauna nauwelijks voor, met uitzondering van de mierenblauwtjes (zie hierna bij de dagvlinders) en sommige uilrupsen (*Hadena*). In de tropen zijn echter diverse vormen van carnivorie en bloedzuigen bij vlinders bekend. De rupsen van de watermotten (Crambidae: Acentropiinae) leven op waterplanten in het zoete water. De Lepidoptera laten vanaf dat ze zaadplanten gaan eten een evolutionaire ontwikkeling zien van aanvankelijk sterk gespecialiseerde (monofage) soorten, die beschermd in het plantenweefsel of een rupsenzakje leven, doorgaans op houtige gewassen, naar onbeschermd levende polyfage soorten, met een toenemend aantal soorten op kruiden (MENKEN ET AL. 2009). De rupsen leven individueel of in kolonies op of in het plantenweefsel of hun andere voedsel en produceren daarbij vaak veel spindraden (zijde), zoals de stippelmotten *Yponomeuta*, waar de kolonies soms hele bomen onder het spinsel kunnen laten verdwijnen. Andere soorten leven in het plantenweefsel en maken mijnen in bladeren (zie de groepstekst bij Nepticulidae), of dieper liggende gangen in het hout (onder andere wespvlinders Sesiidae en houtboorders Cossidae), en enkele soorten maken gallen (een bekende soort is de harsbuilmot *Retinia resinella*, die dikke harsgallen maakt bij vertakkingen van grove den). Volwassen vlinders nemen doorgaans alleen vocht en nectar tot zich, een aantal soorten eet echter niet meer. Vlinders zijn zelden erg specifiek in hun bloembezoek, maar pijlstaarten hebben een

Tabel Lep2

De uit Nederland beschreven vlindersoorten, inclusief later gesynonymiseerde soorten.

Familie	Geldige naam	Nederlandse naam	Opmerking
Nepticulidae	<i>Stigmella zelleriella</i> (Snellen, 1875)	Snellen's mineermot	in duinen op kruipwilg
Gracillariidae	<i>Caloptilia azaleella</i> (Brants, 1913)	azaleasteltmot	exoot, op Japanse azalea's
Elachistidae	<i>Elachista arnoldi</i> (Koster, 1993)	donkere zeggemeermot	in Meinweg op zegge
Coleophoridae	<i>Coleophora prunifoliae</i> Doets, 1944	prunuskokermot	
Scythrididae	<i>Scythris ericetella</i> (von Heinemann, 1872)	vale heidedikkopmot	inmiddels uitgestorven in Nederland
Gelechiidae	<i>Apatetris kinkerella</i> (Snellen, 1876)	hempalpmot	in duinen op helm
Tortricidae	<i>Phlebozemia sandrinae</i> Diakonoff, 1985		exoot, op Zuid-Afrikaanse <i>Nerine</i>
Pyalidae	<i>Merulempista wolschrijni</i> Asselbergs, 1997		waarschijnlijk ingevoerd uit Zuid-Europa
Lycaenidae	<i>Lycaena dispar batava</i> (Oberthür, 1923)	grote vuurvlinder	endemische ondersoort
Synoniemen	Oorspronkelijke naam		Geldige naam
Nepticulidae	<i>Zimmermannia beringella</i> Doets, 1947	gewone eikenbastmineermot	<i>Ectoedemia atrifrontella</i>
Tineidae	<i>Niditinea piercella</i> Bentinck, 1935	smalle vogelnestmot	<i>Niditinea striolella</i>
Plutellidae	<i>Plutella megapterella</i> Bentinck, 1934	koolmotje	<i>Plutella xylostella</i>
Oecophoridae	<i>Eratophyes aleatrix</i> Diakonoff, 1975	oosterse schone	<i>Eratophyes amasiella</i>
Gelechiidae	<i>Anacampsis fuscata</i> Bentinck, 1934	populierenspijkelpalpmot	<i>Anacampsis populella</i>
Gelechiidae	<i>Anacampsis betulinella</i> Vári, 1941	spijkelpalpmot	<i>Anacampsis blattariella</i>
Tortricidae	<i>Pammene snellenana</i> Bentinck, 1947	meidoorndwergbladroller	<i>Pammene agnotana</i>
Pyalidae	<i>Phycitodes pseudonimbella</i> Bentinck, 1936	grootvlekweidemot	<i>Phycitodes albatella</i>
Pyalidae	<i>Homoeosoma snellenella</i> Bentinck, 1930	zandblauwmot	<i>Homoeosoma nimbella</i>

voorkeur voor bloemen die 's avonds geuren en diepliggende nectar hebben, waar ze met hun lange tong bij kunnen.

De rupsen van veel soorten (met name bladrollers Tortricidae en uilen Noctuidae) kunnen uiterst schadelijk zijn in de landbouw, op voorraden en in de bijenteelt (wasmotten, zie boven). Klerenmotten *Tineola biselliella* zijn soms een probleem in huizen (wollen kleding) of gebouwen met vloerbedekking of isolatiemateriaal van dierenhaar. Brandharen van met name de eikenprocessierups *Thaumetopoea processionea* leiden lokaal tot veel overlast. Vlinders hebben belang als meestal niet erg specifieke bestuivers. De bekendste nuttige soort is de zijderups *Bombyx mori*, die in Nederland op kleine schaal wordt gekweekt in Wouwe Plantage (NB). Daarnaast worden vlinders graag gebruikt als vlaggendragers van natuurbeheer en natuureducatie en levende tropische vlinders zijn een bekende attractie in diverse vlindertuinen.

Dagvlinders zijn één van de weinige insectengroepen die als geheel ook bij het natuurbeleid en -beheer zijn betrokken. Pimpernelblauwtje *Phengaris teleius*, donker pimpernelblauwtje *P. nausithous* en grote vuurvlinder *Lycaena dispar batava* zijn Habitatrichtlijnsoorten waarvoor speciale beschermingszones ingericht moeten worden.

Diversiteit

Wereldwijd zijn ongeveer 156.000 soorten beschreven (POGUE 2009). Dit aanzienlijke lagere aantal dan in andere recente publicaties (bv. KRISTENSEN 1998) komt doordat deze publicaties het aantal Noctuidae sterk overschat hebben. Naar verwachting kunnen nog ongeveer 100.000 soorten ontdekt worden. In Nederland zijn 2206 gevestigde soorten bekend, waarvan 16 exoten. Daarnaast zijn er 23 regelmatige trekvlinders en 147 soorten die hier af en toe komen, maar zich (nog) niet blijvend voortplanten (zie tabel Lep1 voor de verdeling over de 64 Nederlandse families, MUUS & CORVER 2008, DE VLINDERSTICHTING & WERKGROEP VLINDERFAUNISTIEK 2008, database 'NOCTUA', E.J. van Nieukerken pers. obs.). Een groot aantal uit Nederland gemelde soorten is buiten beschouwing gelaten: dit betreft incidentele importen, die voorheen lang niet altijd geregistreerd werden. Het is moeilijk een getal van het aantal verwachte soorten te geven, maar gezien het feit dat er vanaf 1980 gemiddeld 3,7 soort jaarlijks nieuw wordt gemeld, en vanaf 2000 ook nog minstens twee per jaar, zal het soortenaantal de komende jaren nog wel blijven groeien. Uit Nederland zijn 18 soorten beschreven (tabel Lep2).

Voorkomen

Het Zuid-Limburgse heuvelland, het rivierengebied en de hogere zandgronden hebben de hoogste soortenaantallen. Een 5x5km-hok bij Twello (GE) heeft het hoogst aantal waargenomen soorten: 1413 sinds 1990. Sedert 1980 zijn er 195 soorten nieuw voor Nederland gemeld, 46 hiervan louter door hernieuwd onderzoek aan de collecties, 96 door de sterk toegenomen inventarisatie-intensiteit en 53 door areaaluitbreiding (tabel Lep3). Van de uitbreidende soorten leven er acht op in bossen aangeplante naaldbomen, zeven op esdoornsoorten *Acer*, vijf op tuinconiferen, enkele op ruigten. Diverse andere soorten leven op tuinplanten. Terwijl bij de meeste microlepidoptera de nieuw gemelde soorten vooral ontdekt zijn door beter onderzoek, zowel in het veld als in collecties, zijn er met name bij de bladrollers en mineervlinders veel zich uitbreidende soorten. Tot de laatste behoren een paar spectaculaire uitbreiders als de paardenkastanje-mineermot *Cameraria ohridella*, die zich in 30 jaar vanuit zijn oorspronkelijke verspreidingsgebied in de Balkan over heel Europa heeft verbreid. Naast de 195 nieuwe meldingen zijn er nog 30 soorten sinds 1980 waargenomen die niet tot de categorie 'gevestigd' horen. De meeste daarvan zijn ongetwijfeld zwervers, maar een exotische mineerder die voor het eerst in 2009 werd waargenomen, zal zich zeker definitief gaan vestigen: de lindemineermot *Phyllonorycter issikii*, afkomstig uit Oost-Azië. Van de gevestigde soorten zijn 105 soorten waarschijnlijk bij ons verdwenen: ze zijn na 1990 niet meer gevonden of komen alleen nog als incidentele dwaalgast voor. Van de meer incidentele soorten zijn er 59 niet meer gezien sinds 1990 (tabel Lep3). De verdwenen soorten leefden vooral in de kleinschalige oude cultuurlandschappen, op heischrale graslanden, blauwgraslanden, kalkgraslanden, maar ook bosranden en zoomvegetaties. Voedselplanten waren vaak dwergstruiken of kruiden: heidebrem *Genista* spant de kroon met tien uitgestorven soorten, andere kruiden zijn onder andere blauwe knoop *Succisa pratensis* (vijf soorten), grassen (vier), alsem *Artemisia* (drie), aardbei *Fragaria* en ganzerik *Potentilla* (drie), tijm *Thymus* (twee). Andere soorten leefden op eik *Quercus* (zes), populier *Populus* of wilg *Salix* (vier) of diverse loofbomen (zes). De algemene achteruitgang van dit soort biotopen door verkaveling, vermesting en verdroging is bekend. Daar komt bij dat een soms sterk op de flora gericht beheer voor een aantal soorten fataal is geworden of nog kan worden.

Tabel Lep3

Verdeling van sinds 1980 nieuw gemelde soorten gevestigde vlinders over enkele taxonomische groepen.

Familie		Aantal soorten	Uitbreidend	Intensivering onderzoek	Taxonomie
Tortricidae	bladrollers	43	15	14	11
Gelechiidae	palpmotten	28	5	16	6
Nepticulidae	dwergmineermotten	19	3	13	3
Gracillariidae	mineermotten	15	9	4	1
Coleophoridae	kokermotten	14		14	
Elachistidae	grasmineermotten	11		11	1
overige microlepidoptera		53	21	24	24
macrolepidoptera		11			
Totaal		142	53	96	46

Een voorbeeld daarvan is de blauwe knoop, die laat bloeit, en waarvan bij 100% maaien soms alle bloeistengels in één keer verdwijnen met de daarin levende rupsen. Twee zeldzame nu nog op blauwe knoop voorkomende soorten, de koperkleurige langsprietmot *Nemophora cupriacella* en de blauwe knooplangsprietmot *N. minimella* lopen daarmee het gevaar te verdwijnen. Bijna een kwart van de verdwenen soorten zijn dagvlinders (tabel Lep1).

Determinatie

Websites: RENNWALD ET AL. 2006, MUUS & CORVER 2008, DE VLINDERSTICHTING & WERKGROEP VLINDERFAUNISTIEK 2008. Algemeen inleidend: SCOBLE 1992, KRISTENSEN 1998. Alle vlinders: EMMET ET AL. 1976-

2010, FAL'KOVICH & MEDVEDEV 1987, 1990, MANLEY 2008. Macrolepidoptera: HYDÉN ET AL. 2006, WARING & TOWNSEND 2006, SKINNER 2009. Rupsen: CARTER & HARGREAVES 1992, PORTER 1997. Microlepidoptera: HANNEMANN 1977, DIAKONOFF 1986, BENGTSOON ET AL. 2008, KÜPPERS 2008, KÜCHLEIN & BOT 2010. Depressariidae, Amphisbatidae, Chimabacchidae, Oecophoridae: PALM 1989, TOKÁR ET AL. 2005. Elachistidae: TRAUGOTT-OLSEN & NIELSEN 1977. Scythrididae: BENGTSOON 1984, BENGTSOON 1997. Momphidae, Cosmopterigidae e.a.: KOSTER & SINEV 2003. Gelechiidae: ELSNER ET AL. 1999, HUEMER & KARSHOLT 1999. Sesiidae: LAŠTŮVKA & LAŠTŮVKA 2001. Pyralidae: GOATER 1986, PALM 1986, SLAMKA 1997, GOATER ET AL. 2005, SLAMKA 2006, 2008. Tortricidae: RAZOWSKI 2001. Geometridae: SKOU 1986, HAUSMANN 2001-2010. Zie ook vlindergroepen hieronder.

Animalia ► Arthropoda (fyllum) ► Pancrustacea (subfyllum) ► Hexapoda (klasse) ► Insecta (subklasse) ► Lepidoptera (orde) ► Nepticulidae (familie)

NEPTICULIDAE - DWERGMINEERMOTTEN

ERIK J. VAN NIEUKERKEN

NEDERLAND 84 gevestigd
WERELD 804 beschreven

De dwergmineermotten omvatten de kleinste vlinders van Nederland: ze hebben een spanwijdte van 3-10 mm. Het eerste antennelid is verbreed en bedekt een oog in rust (oogdeksel). De vleugels zijn vaak donker met een licht bandje, soms hebben ze fraaie metalige kleuren. De rupsen zijn eenvoudig, enigszins afgeplat, met een zeer platte kop, ze hebben geen poten of buikpoten, maar wel op de plaats van de poten uitstulpbare uitsteeksels (calli). Dwergmineermotten zijn terrestrisch.

Cyclus

De vrouwtjes zetten de eieren individueel af op de voedselplant. De rups vreet zich vandaar direct in het plantenweefsel en maakt een gang (mijn) in het plantenweefsel. De rups blijft gedurende alle stadia binnen de plant. Bij de meeste

soorten verlaat de volgroeide rups de mijn, waarna die een cocon spint op de bodem, in strooisel of soms op de plant. Twee soorten in Nederland verpoppen in de mijn. Ongeveer de helft van de soorten heeft twee generaties, met rupsen in de vroege zomer en herfst, de andere helft heeft één generatie. De meeste daarvan leven als rups in de herfst, een enkele in de zomer. De vossenbesmineermot *Ectoedemia weaveri* leeft als rups van herfst tot voorjaar, de gewone drievorkmot *Trifurcula immundella* mineert in de winter de stengel van brem *Cytisus* en de rupsen van de gewone eikenbastmineermot *Ectoedemia atrifrontella* leven bijna een jaar of soms twee jaar.

Ecologie

De meeste soorten leven op bomen of struiken, en zijn meestal sterk gespecialiseerd op één of enkele soorten. De meeste voedselplanten in Nederland behoren tot de rozenfamilie Rosaceae, napjesdragers Fagaceae, berkenfamilie Betulaceae en wilgenfamilie Salicaceae. Maar weinig soor-

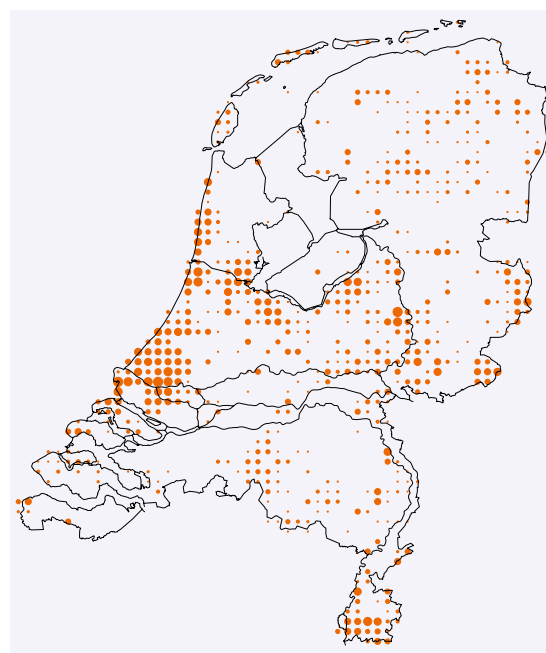
► *Ectoedemia quinquella*



►► Aantal waargenomen soorten dwergmineermotten per 5x5 km tot en met 2009. Kwadratisch geschaald; grootste stip: 46-57 soorten.

Van grote delen van Nederland zijn weinig gegevens beschikbaar waardoor het verspreidingsbeeld vertekend is. Bron: EIS-werkgroep vlinderfaunistiek.

► Bladmijn van *Ectoedemia quinquella* in groen eiland op zomereik



ten leven op kruiden zoals aardbei *Fragaria*, hertshooi *Hypericum* of brunel *Prunella*. Hoewel de meeste soorten bladeren mineren, zijn er ook twee soorten *Ectoedemia* (*Zimmermannia*) in eikenbast, drie soorten *Ectoedemia* (*Etainia*) in vruchtjes van esdoorn *Acer* (zomergeneratie) of knoppen en scheuten (wintergeneratie), enkele *Trifurcula*-soorten die stengels van vlinderbloemigen Fabaceae mineren en twee soorten *Bohemannia* die waarschijnlijk ook scheuten of knoppen mineren van berk *Betula* of els *Alnus*; de rups van deze twee is echter nog niet beschreven. De rupsen kunnen in plaagsituaties, maar soms ook in de natuur, in grote dichtheden voorkomen. Voorbeelden zijn tientallen mijnen per blad van bijvoorbeeld de appelbladmineermot *Stigmella malella* in appelboomgaarden of van de exoot *Ectoedemia heringella* op steeneik *Quercus ilex* in Londense parken.

Diversiteit

In totaal zijn er 804 soorten beschreven (database E.J. van Nieukerken, www.nepticuloidea.info), naar verwachting komen er minstens 2500 soorten voor. In Nederland zijn 84 soorten gevestigd (E.J. van Nieukerken pers. obs.).

Voorkomen

Het Zuid-Limburgse heuvelland, de duinstreek (vooral Voorne) en de randen van de Veluwe zijn het rijkst aan soorten. Vanaf 1980 zijn maar liefst 19 soorten nieuw gemeld, de meeste als gevolg van kennistoename, maar er zijn ook enkele uitbreidende soorten (zie tabel). De enorme kennistoename wordt mede verklaard doordat in 1978 een onderzoeksgroep aan de Vrije Universiteit deze familie ging bestuderen (later voortgezet bij Naturalis) en de enorme toegenomen belangstelling voor bladmineerders (zie bv. ELLIS 2010). De volgende twee soorten lijken verdwenen uit Nederland: de spireamineermot *Stigmella filipendulae* (in 1946 gevonden in het Vechtplassengebied) op moerasspirea *Filipendula ulmaria*, en de aardbeimineermot *Ectoedemia arcuatella* (Wylrener akkers, Zuid-Limburg) die niet meer is gevonden na 1981. De laatste soort zit hier aan de rand van zijn verspreidingsgebied en is gewoner in kalkgebieden in België en Duitsland. Hij zou dus terug kunnen keren.

Determinatie

Imago's: JOHANSSON ET AL. 1990, LAŠTŮVKA & LAŠTŮVKA 1997. Bladmijnen: ELLIS 2010.

Tabel

Soorten dwergmineermotten Nepticulidae die vanaf 1980 (jaar van publicatie) nieuw uit Nederland zijn gemeld.

Soort	Nederlandse naam	Oorzaak nieuwmelding	Jaar van eerste vondst
<i>Stigmella aceris</i>	spaanse-aakmineermot	uitbreidend met <i>Acer</i>	2004
<i>Stigmella crataegella</i>	zuidelijke meidoornmineermot	toename verzamelintensiteit	1979
<i>Stigmella magdalenae</i>	grijze lijsterbesmineermot	toename verzamelintensiteit	1982
<i>Stigmella aeneofasciella</i>	messingbandmineermot	toename verzamelintensiteit	1979
<i>Stigmella svenssoni</i>	grote eikenmineermot	herdeterminatie	1944
<i>Trifurcula headleyella</i>	brunelmineermot	toename verzamelintensiteit	2000
<i>Trifurcula cryptella</i>	eenvlekrolklavermineermot	toename verzamelintensiteit	1979
<i>Trifurcula eurema</i>	gebandeerde rolklavermineermot	toename verzamelintensiteit	1985
<i>Trifurcula squamatella</i>	grote drievorkmot	herdeterminatie en toename verzamelintensiteit	1929
<i>Trifurcula subnitidella</i>	geelvlekdrievorkmot	toename verzamelintensiteit en herdeterminatie	1950
<i>Bohemannia auriciliella</i>	goudfranjedwergmot	herdeterminatie	1931
<i>Ectoedemia louisella</i>	akenvruchtmineermot	uitbreidend met <i>Acer</i>	2003
<i>Ectoedemia longicaudella</i>	bruine eikenbastmineermot	herdeterminatie	1926
<i>Ectoedemia hannoverella</i>	populierenbladsteelmotte	toename verzamelintensiteit	1978
<i>Ectoedemia quinquella</i>	late eikenmineermot	naar noorden uitbreidend	1988
<i>Ectoedemia heringi</i>	oostelijke eikenmineermot	toename verzamelintensiteit	1986
<i>Ectoedemia arcuatella</i>	aardbeimineermot	toename verzamelintensiteit	1981
<i>Ectoedemia spinosella</i>	zuidelijke sleedoornmineermot	toename verzamelintensiteit	1979
<i>Ectoedemia minimella</i>	gerekte berkenmijnmot	toename verzamelintensiteit	1979

Animalia ► Arthropoda (fyllum) ► Pancrustacea (subfyllum) ► Hexapoda (klasse) ► Insecta (subklasse) ► Lepidoptera (orde) ► Pterophoridae (familie)

PTEROPHORIDAE - VEDERMOTTEN

CEES GIELIS

NEDERLAND 33 gevestigd
WERELD ca. 1200 beschreven

Vedermotten zijn middelgrote tot kleine vlinders die vrij bescheiden wit of bruin gekleurd zijn, soms met een strepen- of vlekkenpatroon op de vleugels. Toch zijn het zeer 'elegante' vlinders doordat ze meestal (behalve het genus *Agdistis*) zeer kenmerkende diep ingesneden vleugels hebben waaraan aan de achterzijde vaak 'franjarahen' aanwezig zijn. In rust worden de vleugels enigszins opgerold en staan

ze loodrecht op het lichaam, waardoor de vlinders een T-vorm krijgen. Op deze wijze zijn de dieren goed gecamoufleerd. Vedermotten zijn terrestrisch.

Cyclus

Vedermotten hebben een levenscyclus zoals gebruikelijk voor vlinders: na de paring vindt de eileg plaats op de voedsel-



▲
Amblyptilia acanthadactyla

▶▶
Rups van *Capperia britannio-*
dactyla

▶▶
Aantal waargenomen soorten
vedermotten per 5x5 km
tot en met 2009. Kwadratisch
geschaald; grootste stip: 15-17
soorten. Bron: EIS-werkgroep
vlinderfaunistiek.

plant, het ei komt uit en de rups vreet de plant aan. De volwassen rups verpopt na vier tot zeven stadia; de pop wordt aan de plant bevestigd. Bij enkele soorten is viviparie vastgesteld, dat wil zeggen dat de eieren in het lichaam van het vrouwtje uitkomen en de rupsen direct op de plant worden afgezet, maar deze levenswijze is ook bij deze soorten een uitzondering. De totale cyclus wordt bij de meeste soorten in een jaar voltooid, terwijl enkele soorten meer generaties per jaar hebben en de levenscyclus dus korter duurt. De overwintering vindt meestal plaats in het eerste rupsstadium, maar soms overwinteren de volwassen vlinders.

Ecologie

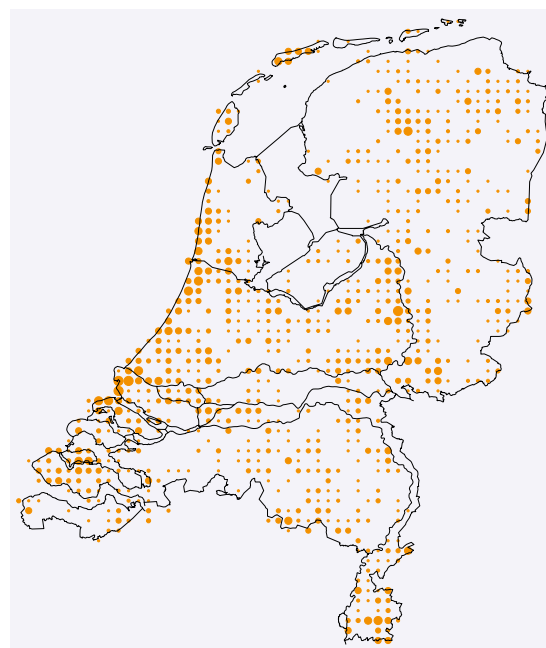
Van de meeste vedermotten eten de rupsen één of enkele verwante plantensoorten (monofaag), vooral kruidachtige planten zoals composieten (Asteraceae), gentianen (Gentianaceae) en lipbloemigen (Lamiaceae). Veel soorten geven een voorkeur aan de bloemen en vruchtbeginselen en daarnaast is er een groep stengel- en wortelboorders. De rozenvedermot *Cnaemidophorus rhododactylus* kan schadelijk zijn in de rozenteelt. Enkele andere soorten worden juist ingezet om invasieve onkruiden te bestrijden, zoals de windevedermot *Emmelina monodactyla* tegen windesoorten *Convolvulus*, de malrovevedermot *Wheeleria spilodactyla* tegen malrove *Malrubium vulgare*, een Europese plant die een plaag is geworden in Australië, en de kruiskruidvedermot *Platyptilia isodactyla* tegen jacobskruiskruid *Jacobaea vulgaris* in Noord-Amerika.

Diversiteit

In totaal zijn 1200 soorten beschreven (GIELIS 2003), terwijl er zo'n 2200 soorten verwacht worden. Voor Nederland zijn 33 gevestigde soorten bekend (C. Gielis pers. obs.). Daarnaast zijn er drie niet-gevestigde soorten gemeld.

Voorkomen

Het Zuid-Limburgse heuvellandschap en de duinen zijn het rijkst aan soorten (KUCHLEIN & GIELIS 1982). Sinds 1980 zijn



drie soorten nieuw gemeld voor Nederland: het 'chocolatje' *Buszkoiana capnodactyla* (gevestigde soort), de alsemvedermot *Hellinsia distinctus* (zwerfer?) en *Agdistis adactyla*. Deze laatste – uit Zuid-Europa – is zeer waarschijnlijk geïmporteerd met een kweek van rupsen van Gelechiidae en hun voedselplant wilde averuit *Artemisia campestris*. De gevlekte vedermot *Hellinsia tephrodactyla* is uitgestorven; de laatste waarneming was in 1977. De drie niet-gevestigde soorten zijn ook verdwenen: de alsemvedermot *Hellinsia distinctus* is na de incidentele waarnemingen in 1975 niet meer gevonden, de malrovevedermot *Wheeleria spilodactyla* is niet meer gevonden na 1880 en de bruine vedermot *Pselnophorus heterodactylus* is niet meer gevonden na 1874.

Determinatie

GIELIS 1996.

Animalia ► Arthropoda (fyllum) ► Pancrustacea (subfyllum) ► Hexapoda (klasse) ► Insecta (subklasse) ► Lepidoptera (orde) ► Papilionoidea & Hesperioidea (superfamilies)

PAPILIONOIDEA & HESPERIOIDEA - DAGVLINDERS

KARS VELING & CHRIS A.M. VAN SWAAY

NEDERLAND 78 gevestigd, 4 trekvlinders

WERELD ca. 17.500 beschreven

Dagvlinders zijn de bekendste en bij het algemene publiek meest populaire insecten. In Nederland zijn vertegenwoordigers van vijf families aanwezig: dikkopjes (Hesperiidae), grote pages (Papilionidae), witjes (Pieridae), blauwtjes (Lycaenidae) en aurelia's (Nymphalidae). Alle volwassen dieren vliegen overdag en bezoeken bloemen om nectar te zuigen. Deze vlinders hebben vaak zeer mooi getekende vleugels, die in rust boven het lichaam tegen elkaar worden gehouden, vaak met de achtervleugels tussen de voorvleugels, of in twee richtingen uitgespreid worden. Dagvlinders zijn terrestrisch.

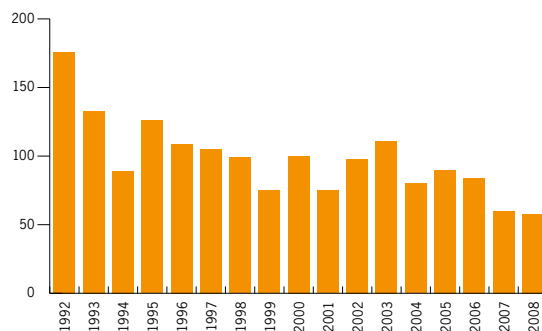
Cyclus

Na de paring worden bevruchte eieren één voor één of in groepen afgezet op of in de directe omgeving van de voedselplant. De rups (larve) eet van deze plant tot aan de verpoping, die meestal ook in de directe omgeving plaatsvindt. Uit de pop komt de volwassen vlinder. *Phengaris*-soorten zoals het gentiaanblauwtje *Phengaris alcon*, pimperlblauwtje *P. teleus* en donker pimperlblauwtje *P. nausithous*, laten zich als rups door steekmieren *Myrmica* meenemen naar het mierenest. Ze scheiden een stof uit die door de mieren wordt opgelikt en ze nemen de geur aan van de mierenlarven. De gehele levenscyclus van dagvlinders wordt in het algemeen

binnen 12 maanden voltooid. Er zijn echter ook soorten met één, twee of drie generaties per seizoen (februari-oktober), en in dit geval kan een complete cyclus binnen 8-10 weken volbracht worden.

Ecologie

De meeste soorten leven als larve van plantaardig materiaal. Vaak zijn soorten gespecialiseerd op één plantensoort of op meerdere soorten uit een plantenfamilie. De rupsen van *Phengaris*-soorten leven eerst van de vruchtbeginsels van hun waardplant, maar worden vervolgens door mieren geadopteerd en gaan dan deels over op het eten van mierenlar-



◀ Trenddiagram dagvlinders. Jaarlijkse gemiddelde trend van alle gemeten soorten in het meetnet. Bron: De Vlinderstichting & CBS.

◀◀ Bont dikkopje
Carterocephalus palaemon

▼ Rups van eikenpage
Neozephyrus quercus

◀◀ Groot koolwitje
Pieris brassicae

▼▼ Rups van kleine vos
Aglais urticae



Tabel

De 24 dagvlindersoorten (standvlinders en onregelmatige standvlinders) die uit Nederland zijn verdwenen, inclusief het jaar van laatste waarneming; het jaartal tussen haakjes betreft de laatste waarnemingen van vermoedelijk zwervende individuen.

dwergdikkopje	<i>Thymelicus acteon</i>	1981
kaasjeskruiddikkopje	<i>Carcharodus alceae</i>	1953 (2009)
kalkgraslanddikkopje	<i>Spialia sertorius</i>	1976 (1981)
verborgen boswitje	<i>Leptidea reali</i>	1958
groot geaderd witje	<i>Aporia crataegi</i>	1975 (2006)
resedawitje	<i>Pontia daplidice</i>	1953 (2008)
rode vuurvliinder	<i>Lycaena hippothoe</i>	1946
pruimenpage	<i>Satyrrium pruni</i>	1971
dwergblauwtje	<i>Cupido minimus</i>	1984 (2009)
tijmblauwtje	<i>Phengaris arion</i>	1950 (1964)
vals heideblauwtje	<i>Plebejus idas</i>	1983
klaverblauwtje	<i>Cyaniris semiargus</i>	1974 (2009)
tweekleurig hooibeestje	<i>Coenonympha arcania</i>	1988
zilverstreephooibeestje	<i>Coenonympha hero</i>	1959
dambordje	<i>Melanargia galathea</i>	1982 (2009)
kleine weerschijnvlinder	<i>Apatura ilia</i>	1987 (1994)
grote ijsvogelvlinder	<i>Limenitis populi</i>	1995
rouwmantel	<i>Nymphalis antiopa</i>	1965 (2007)
moerasparelmoervlinder	<i>Euphydryas aurinia</i>	1982
woudparelmoervlinder	<i>Melitaea diamina</i>	1960
keizersmantel	<i>Argynnis paphia</i>	1980 (2009)
bosrandparelmoervlinder	<i>Argynnis adippe</i>	1976 (1994)
purperstreepparelmoervlinder	<i>Brenthis ino</i>	1962 (2004)
zilvervlek	<i>Boloria euphrosyne</i>	1959 (1992)

ven, naast het voedsel dat ze door de mierenwerksters krijgen aangereikt. Volwassen vlinders zuigen nectar uit bloemen en dit wordt soms aangevuld door het opzuigen van mineralenrijk water. Alleen het groot koolwitje *Pieris brassicae* is als 'plaaasoort' te bestempelen. De larven leven bij voorkeur op de door de mens gekweekte koolsoorten en leven in groepen bijeen, waardoor er nogal wat vraatschade op kan treden. De meeste dagvlinders zijn juist nuttig, omdat ze een rol hebben in de bestuiving van plantensoorten, maar deze is beperkt vergeleken met andere groepen als bijen en zweefvliegen. Dagvlinders worden algemeen gezien als zeer welkome dieren in onze omgeving omdat ze zo mooi zijn.

Diversiteit

In de wereld zijn ongeveer 17.500 soorten beschreven (POGUE 2009), terwijl er nog zeker vele onbeschreven soorten zijn. Voor Nederland zijn er 78 gevestigde soorten (standvlinders en onregelmatige standvlinders), vier trekvlinders en 24 niet-gevestigde soorten gemeld (BOS ET AL. 2006). De Nederlandse populatie van de grote vuurvliinder betreft een endemische ondersoort, *Lycaena dispar batava*, die buiten De Wieden, De Weerribben en de Rottige Meente nergens anders ter wereld voorkomt.

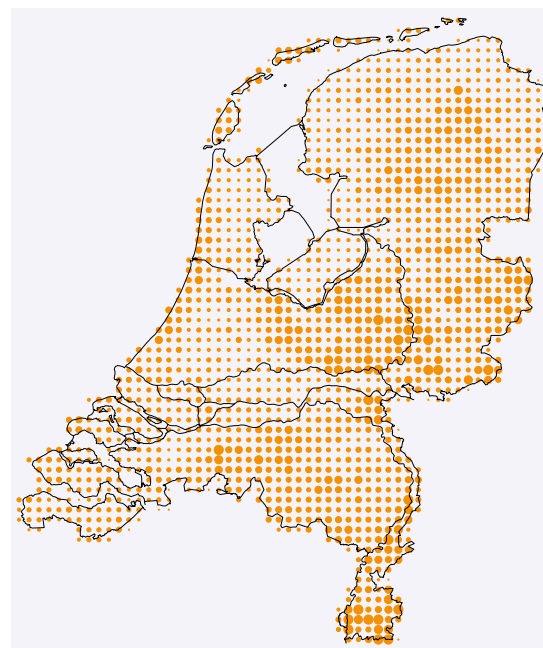
Voorkomen

De duinen, hogere zandgronden en het Zuid-Limburgse

heuvelland zijn soortenrijke gebieden. Binnen het 'meetnet dagvlinders' van De Vlinderstichting worden routes binnen een oppervlak van 0,5 ha geteld; het maximumaantal soorten per jaar op een dergelijke route was 32 in Zuid-Limburg. Per hectare kunnen soms enkele honderden individuen worden waargenomen (gegevens DE VLINDERSTICHTING). Dagvlinders vormen een sterk bedreigde diergroep: maar liefst 24 soorten zijn uit Nederland verdwenen (zie tabel, BOS ET AL. 2006), enkele andere soorten lopen dit risico. Biotoopvernietiging, vermessing, verdroging en versnippering zijn oorzaken van deze achteruitgang. Vier voormalig verdwenen soorten hebben zich weer gevestigd in Nederland (BOS ET AL. 2006). Na het uitsterven in Nederland, zijn in 1990 het pimperlblauwtje *Phengaris teleius* en het donker pimperlblauwtje *P. nausithous* uitgezet in de Moerputten bij Den Bosch (NB) en hebben zich daar meer dan tien jaar voortgeplant. In 2002 is waarschijnlijk vanuit Duitsland het donker pimperlblauwtje teruggekeerd in het Roerdal. Daarnaast heeft het boswitje *Leptidea sinapis* zich vanaf 1993 weer vast gevestigd op de Sint Pietersberg en de soort lijkt zich langzaam te verspreiden naar andere gebieden. In 2009 is het kaasjeskruiddikkopje *Carcharodus alceae* teruggekeerd en in Zuid-Limburg is voortplanting aangetoond. Er is ook een echte nieuwe soort te melden die door klimaatverandering tegenwoordig tijdelijk in ons land kan overleven: het geraniumblauwtje *Cacyreus marshalli* is in 1999 voor het eerst waargenomen in Zeeuws-Vlaanderen en in 2003 was er sprake van geslaagde voortplanting op twee plekken in Nederland. Aangezien de soort geen winterrust kent is blijvende vestiging in Nederland niet waarschijnlijk.

Determinatie

TOLMAN & LEWINGTON 1999, LAFRANCHIS 2009, WYNHOFF ET AL. 2009.



Aantal waargenomen soorten dagvlinders per 5x5 km tot en met 2009. Lineair geschaald; grootste stip: 54-67 soorten. Bron: De Vlinderstichting.

Animalia ► Arthropoda (fylum) ► Pancrustacea (subfylum) ► Hexapoda (klasse) ► Insecta (subklasse) ► Lepidoptera (orde) ► Noctuidae (familie)

NOCTUIDAE - UILEN, BEER- & DONSVLINDERS

ROB DE VOS, DICK GROENENDIJK & ERIK J. VAN NIEUKERKEN

NEDERLAND 366 gevestigd, 9 trekvlinders

WERELD ca. 42.030 beschreven

De groep vlinders die tot voor kort bekend stond als de familie Noctuidae, bleek bij modern DNA-onderzoek geen natuurlijke groep te zijn, omdat de voorouder van de echte uilen ook de voorouder was van de beervlinders (voorheen de Arctiidae), donsvlinders (voorheen Lymantriidae) en visstaartjes (voorheen Nolidae). Taxonomen stonden voor de keuze om de oude familie in 22 kleine families op te splitsen, of radicaal te kiezen voor één grote familie. Het laatste vond de meeste internationale steun en wordt nu steeds meer nagevolgd (LAFONTAINE & FIBIGER 2006). De 'nieuwe' familie is zeer divers, maar alle soorten worden gekenmerkt door de aanwezigheid van een gehoororgaan in de thorax (dit kenmerk hebben ze gemeen met de tandspinners Notodontidae) en een 'quadrifine' voorvleugeladering (de aders M2 en M3 naderen elkaar bij de basis). 'Traditionele' uilen hebben vaak cryptisch getekende voorvleugels met bruine of grijze camouflagekleuren. Bovendien hebben de vleugels vaak de karakteristieke uilvlekken, meestal de niervlek en de ringvlek. Soms is ook een tapvlek aanwezig. De achtervleugels zijn soms fel gekleurd. Sommige andere subfamilies, met name de beervlinders (Arctiinae) zijn echter zeer opvallend gekleurd; deze kleuren dienen als waarschuwing voor de vies smakende stof die beervlinders uit klieren op het borststuk kunnen uitscheiden. In rust

worden de vleugels van veel soorten over elkaar gevouwen en op het achterlijf gelegd, sommige houden ze echter meer gespreid. Vrijwel alle soorten vliegen 's nachts en bezoeken dan bloemen, maar de donsvlinders (Lymantriinae) hebben meestal geen tong en eten niet meer als vlinder. De beervlinders (Arctiinae) bezitten een tymbaalorgaan op het laatste segment van de thorax: hiermee kunnen ze geluid maken dat de echolocatie van vleermuizen verstoort. Bij de meeste Noctuidae zijn de rupsen niet of zwak behaard, maar enkele soorten, met name beervlinders en donsvlinders, hebben juist een zeer lange beharing. Noctuidae zijn terrestrisch.

Cyclus

Uilen hebben de gebruikelijke cyclus van ei, rups, pop tot volwassen dier. De eieren worden op de voedselplant afgezet, de rups leeft uitwendig op de voedselplant, sommige soorten maken gezamenlijke nesten van spinsel (bv. de bastaardsatijnvlinder *Euproctis chryorrhoea*) en verpoping vindt vaak plaats in de grond en soms op de plant. De overwintering kan in alle vier de stadia plaatsvinden. Een aantal soorten migreert jaarlijks vanuit Noord-Afrika en Zuid-Europa naar noordelijke streken. De migrerende exemplaren kunnen zich vaak nog wel voortplanten, maar



Rups van breedbandhuismoeder
Noctua fimbriata



Donkergroene korstmosuil
Cryphia algae



Getekende gamma-uil
Macdunnoughia confusa



Rups van veenheide-uil
Acronicta menyanthidis





Aantal waargenomen soorten uilen en beer- en donsvlinders per 5x5 km tot en met 2009. Exponentieel geschaald; grootste stip: 150-297 soorten.

Bron: De Vlinderstichting en eis-werkgroep vlinderfaunistiek.

de volgende generatie gewoonlijk niet door onontwikkelde ovaria, waarschijnlijk als gevolg van het te koude klimaat. In het algemeen hebben uilen één of twee, en zelden drie, generaties per jaar. Sommige soorten 'liggen over' als pop en kunnen dan ouder dan een jaar worden. Slechts enkele soorten worden ouder dan twee jaar.

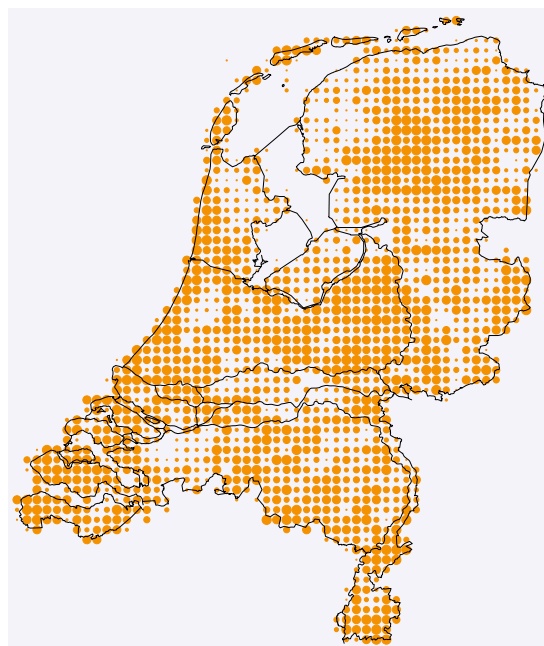
Ecologie

Nederlandse Noctuidae larven zijn meestal fytofaag, meestal op bovengrondse delen van de plant, soms wortels (van bijvoorbeeld grassen), veel soorten beervlinders eten korstmossen of algen die op bomen of stenen groeien. Veel soorten hebben nachtactieve rupsen. De meeste soorten zijn nauw polyfaag; ze eten bijvoorbeeld alleen houtige gewassen, coniferen, lage kruiden of grassen. De vlinders zijn meestal 's nachts actief en komen massaal af op licht, sommige soorten vliegen echter ook overdag. Enkele soorten die min of meer incidenteel als migrant in Nederland verschijnen zijn in zuidelijke landen landbouwplagen. Het aantal waarnemingen van deze soorten in Nederland neemt toe (bv. katoendaguil *Helicoverpa armigera* en vlek-daguil *Heliothis peltigera*). Sommige donsvlinders kunnen in bepaalde jaren grote schade in bossen aanbrengen, zoals de plakker *Lymantria dispar* op eik *Quercus*. De haren van de rupsen van de bastaardsatijnvlinder zijn irriterend. Veel soorten spelen als vlinder een belangrijke rol bij de bestuiving van bloemen en de rupsen vormen een belangrijk deel van het voedsel van vogels. Naast de rupsen zijn de vlinders zelf een belangrijke voedselbron voor vleermuizen en sommige vogels, zoals de nachtzwaluw *Caprimulgus europaeus* waarvan het dieet voor circa 80% uit nachtvlinders blijkt te bestaan, voornamelijk Noctuidae. Voor de Spaanse vlag *Euplagia quadripunctaria*, die in Zuid-Limburg algemeen is, dienen op grond van Europese regelgeving (de Habitatrichtlijn) speciale beschermingszones ingesteld te worden.

Tabel

De 15 verdwenen Noctuidae, met het laatste jaar van waarneming.

Subfamilie	Soort	Nederlandse naam	Jaar
Phytometrinae	<i>Colobochyla salicalis</i>	booglijnuil	1994
Catocalinae	<i>Catocala promissa</i>	eikenweeskind	1965
Arctiinae	<i>Setina irrorella</i>	tijgerbeertje	1981
Arctiinae	<i>Parasemia plantaginis</i>	weegbreebeer	1978
Nolinae	<i>Meganola togatalis</i>	zwartlijvisstaartje	1979
Nolinae	<i>Nola holsatica</i>	bremvisstaartje	1992
Acontiinae	<i>Acontia trabealis</i>	panteruiltje	1974
Acronictinae	<i>Acronicta cuspis</i>	grote drietand	1960
Acronictinae	<i>Acronicta euphorbiae</i>	wolfsmelkuil	1993
Xyleninae	<i>Eremobia ochroleuca</i>	gevlamde grasuil	1970
Xyleninae	<i>Mesogona oxalina</i>	hoeklijnuil	1910
Hadeninae	<i>Papestra biren</i>	heideschaaruil	1983
Noctuinae	<i>Rhyacia lucipeta</i>	grote bruine grasuil	1975
Noctuinae	<i>Spaelotis ravida</i>	donkere aarduil	1997
Noctuinae	<i>Eugraphe sigma</i>	sigma-uil	1972



Diversiteit

In totaal zijn er 42.030 Noctuidae beschreven (POGUE 2009) en nog duizenden te ontdekken. Uit Nederland zijn 366 gevestigde soorten, negen trekvlinders en 50 niet-gevestigde soorten (voornamelijk dwaalgasten) gemeld (database NOCTUA, VLINDERSTICHTING & WERKGROEP VLINDERFAUNISTIEK 2008), en wordt nog één soort verwacht (M. Fibiger pers. med.).

Voorkomen

Soortenrijke gebieden voor uilen zijn het rivierengebied, het Zuid-Limburgse heuvelland en de duinen. Per kilometerhok kunnen meer dan 200 uilensoorten worden aangetroffen (database NOCTUA). Door klimaatverandering, biotoopvernietiging, vermessing, verdroging en versnippering zijn waarschijnlijk 15 soorten verdwenen uit Nederland (tabel, database NOCTUA, Vlindernet). Er zijn sinds 1980 12 soorten bijgekomen: coniferenuil *Lithophane leautieri* (in 1980), grijze stofuil *Hoplodrina respersa* (1984), harige winteruil *Dasytopia templi* (1985), gouden daguil *Synthymia fixa* (1985), zuidelijke worteluil *Agrotis trux* (1986), kleine wilgenuil *Nycteola asiatica* (1990), sint-janskruiduil *Chloantha hyperici* (1990), ruituil *Xestia stigmatica* (2001), kadeni-stofuil *Platyperigea kadenii* (2006), gepluimde snuituil *Polypogon plumigeralis* (in 2006), vale stofuil *Athetis hospes* (2007), en grauwe stofuil *Eremodrina gilva* (in 2009). De meeste van deze soorten betreffen trekkers of zwervers, alleen *Lithophane leautieri* heeft zich gevestigd op tuinconiferen en mogelijk vormt *Chloantha hyperici* ook populaties.

Determinatie

In aanvulling op de algemene nachtvlinderdidsen hierboven:

FIBIGER 1990-2009.

Animalia ▶ Arthropoda (fyllum) ▶ Pancrustacea (subfyllum) ▶ Hexapoda (klasse) ▶ Insecta (subklasse) ▶ Siphonaptera (orde)

SIPHONAPTERA - VLOOIEN

HERMAN J.W.M. CREMERS

Kleine, bruine, zijdelings afgeplatte insecten zonder vleugels. De monddelen zijn stekend-zuigend en bij de volwassen dieren aangepast om bloed te zuigen. Vlooien hebben sterke achterpoten die zorgen voor een goed springvermogen. Alle soorten zijn terrestrisch.

Cyclus

Volwassen vlooien parasiteren op zoogdieren en vogels en zuigen bloed bij deze gastheren. De vrouwtjes leggen eieren die in het nest of de leefomgeving van de gastheer terecht komen. Uit het ei komt een larve met een rupsachtig uiterlijk. Deze larven vervellen een keer of drie en voeden zich met afval in het nest van de gastheer. Na een tijd verpoppen de larven zich. Nadat de poppen (cocons die bestaan uit een soort spindelraden met veel aanklevende partikels uit de nestomgeving) uitgekomen zijn, zoeken de vlooien weer een geschikte gastheer op. Gemiddeld worden vlooien één jaar oud. De duur van de cyclus is afhankelijk van de vochtigheid en de temperatuur van de omgeving. Van kattenvlooien *Ctenocephalides felis* is bekend dat de poppen massaal uitkomen bij trillingen. Zo worden niet alleen huisdieren maar ook mensen vaak besprongen door deze vlooien, direct na terugkomst van een vakantie, waarin er gedurende langere tijd geen gastheren in de woning aanwezig zijn geweest. Eigenaardig is het feit dat de konijnenvlo *Spilopsyllus cuniculi* voor het produceren van bevruchte eieren afhankelijk is van bepaalde hormonen, die circuleren in het bloed van drachtige konijnen.

Ecologie

Volwassen vlooien leven van het bloed van hun gastheer en hebben dus een parasitaire levenswijze. Vlooien komen alleen voor bij zoogdieren en vogels die een nest of vaste verblijfplaats maken; de larven leven namelijk van afval in de omgeving van de gastheer. Er zijn dan ook geen vlooiensoorten bekend bij hoefdieren en apen, aangezien deze geen vaste slaapplekken hebben. Alle vlooien leven parasitair en zijn daardoor schadelijk voor hun gastheer. De mens kan behalve door de mensenvlo *Pulex irritans* belaagd worden door dier-vlooien, met name door kattenvlooien afkomstig van kat of hond. Evenals bij honden en katten zelf kan zich ook bij de mens een allergie ontwikkelen tegen deze vlooien. Vlooien spelen een zeer belangrijke rol in de overbrenging van bepaalde ziekten op mens en dier. Bekend is de overdracht van de bacterie die de builenpest veroorzaakt door de tropische rattenvlo *Xenopsylla cheopis*. In vroeger tijden stierf een groot deel van de wereldbevolking aan deze ziekte. Ook in ons land spelen vlooien een rol als overbrenger van bepaalde infecties. Zo kan de konijnenvlo het myxomatosevirus overbrengen op andere konijnen en fungeren honden- en kattenvlooien, *Ctenocephalides felis* en *C. canis*, als tussen-gastheer van de bij hond en kat veel voorkomende lintworm *Dipylidium caninum*. In het verleden was het voor veel mensen een genoegen om op de kermis vlooien allerlei capriolen te zien uithalen in het 'vlooietheater'. Gekleed in jurkjes of

NEDERLAND 51 gevestigd (waarvan 2 exoten), nog 2 verwacht
WERELD ca. 2050 beschreven



◀ Larve van mollenvlo
Hystrichopsylla talpae



◀ Mollenvlo
Hystrichopsylla talpae

ingespannen voor uiterst kleine karretjes dansten en sprongen de vlooien er lustig op los. Door het zeldzaam worden van de mensenvlo, die hiervoor het meest geschikt was, is deze vorm van vertier langzamerhand verdwenen.

Diversiteit

Er zijn in totaal 2048 vlooiensoorten beschreven (FOOTITT & ADLER 2009). In Nederland komen 51 gevestigde soorten voor, waaronder twee exoten (SMIT 1962A, H.J.W.M. Cremers pers. obs.). Er worden nog minstens twee soorten verwacht (BRINCK-LINDROTH & SMIT 2007, SMIT 1967).

Voorkomen

Door de achteruitgang van de gastheren kunnen vlooiensoorten verdwijnen. Echter, in het algemeen zijn de vlooien niet erg soortspecifiek dus de kans hierop is niet erg groot. *Pulex irritans* is nagenoeg verdwenen bij zijn eigenlijke gastheer, de mens, vanwege verbetering van de hygiënische omstandigheden. Deze soort wordt nog wel af en toe gevonden in de hollen van vossen *Vulpes vulpes* en dassen *Meles meles*. Mogelijk dat bij een onderzoek naar de diverse vlooiensoorten bij vleermuizen blijkt dat soorten niet meer in Nederland voorkomen. Er kunnen verschillende soorten voorkomen op één gastheersoort, bijvoorbeeld tien soorten op de mol *Talpa europaea* en in mollennesten (SMIT 1962B). Dezelfde studie geeft aan dat per mol wel 188 vlooienindividuen kunnen voorkomen.

Determinatie

SMIT 1967, BRINCK-LINDROTH & SMIT 2007.

MECOPTERA - SCHORPIOENVLIEGEN & SNEEUWSPRINGERS

WILLEM HOGENES

NEDERLAND 6 gevestigd

WERELD 681 beschreven

De Mecoptera omvatten in Nederland twee families. Ten eerste de schorpioenvliegen (Panorpidae), vliegende insecten met lange, karakteristiek gevlekte vleugels en een spanwijdte van 2,5 tot 3 cm die 's zomers op de vegetatie kunnen worden aangetroffen. Daarnaast zijn er de sneeuwspingters (Boreidae), kleine ongevleugelde insecten met een lengte van ten hoogste 4 mm, die 's winters op mossen of op de sneeuw kunnen worden gevonden. Beide families zijn gekenmerkt door het bezit van een lange snavelachtig verlengde kop. De mannetjes van schorpioenvliegen hebben aan het eind van het achterlijf een grote verdikking die wat lijkt op de stekel van een schorpioen en op vergelijkbare wijze boven het achterlijf wordt gehouden. Deze bestaat echter voornamelijk uit een stelsel van tangen waarmee het mannetje het vrouwtje vasthoudt tijdens de paring. De larven lijken op vlinderrupsen en leven vlak onder de oppervlakte van zachte, losse grond, onder veelal dichte vegetatie. Alle soorten zijn terrestrisch.

Cyclus

Schorpioenvliegen komen aan het begin van de lente uit de pop en gaan direct op zoek naar voedsel. Mannetjes en vrouwtjes vertonen vrij ingewikkeld baltsgedrag, waarbij het mannetje zijn partner uiteindelijk een 'bruidsgift' aanbiedt in de vorm van voedsel. De vrouwtjes prefereren mannetjes met een grotere prooi boven die met een kleinere. Na een geslaagde paring legt het vrouwtje de eieren in kleine groepjes in vochtige aarde. De larven kruipen door de aarde op zoek naar voedsel. Na vier vervellingen kruipen de dieren dieper de aarde in en vervellen daar tot prepop. Een deel van de larven overwintert op deze manier om vroeg in het voorjaar te verpoppen en in de periode eind april-begin mei nieuwe volwassen schorpioenvliegen te leveren. Een kleiner deel verpopt al snel en zorgt bij gunstige weersomstandigheden voor een tweede generatie. De levenscyclus van sneeuwspingters is vergelijkbaar, met dien verstande dat de actieve periode verlegd is naar de maanden oktober-maart. Bovendien hebben de larven twee seizoenen nodig om volwassen te worden. De larven overzomereren eenmaal als larve en eenmaal als prepop om

zich in september of oktober te verpoppen. Bij sneeuwspingters is er nooit een tweede generatie.

Ecologie

De larven van de Nederlandse Mecoptera voeden zich op en in de bodem met allerlei kleine ongewervelden. Volwassen schorpioenvliegen voeden zich vooral met dode dieren en uitwerpselen van vogels en slakken. Verschillende malen is waargenomen hoe schorpioenvliegen de prooi in spinnetjes zelf als slachtoffer in het web. Volwassen sneeuwspingters eten mos en, als ze dat tegenkomen, ook dierlijk afval dat voornamelijk bestaat uit vogeluitwerpselen en zieke of dode ongewervelde dieren.

Diversiteit

Wereldwijd zijn 681 soorten beschreven (FOOTTIT & ADLER 2009). In Nederland kennen we er slechts zes: de schorpioenvliegen *Panorpa communis*, *P. vulgaris*, *P. germanica*, *P. cognata* en *P. alpina*, en de sneeuwspingter *Boreus hyemalis* (W. Hogenes pers. obs.).

Voorkomen

De schorpioenvliegen zijn vooral te vinden op plaatsen waar het zowel warm als koel en vochtig kan zijn. Zij zitten graag in de zon, maar moeten ook de mogelijkheid hebben om snel de koelte op te zoeken. Ze zijn dus vooral te vinden in kleine bosjes, bosranden en hoge, aaneengesloten vegetatie als brandnetelvelden en braambosjes. *Panorpa germanica* is de meest algemene soort en is, net als *P. communis* en *P. vulgaris*, overal in het land aan te treffen. *Panorpa cognata* is vooral op de hogere gronden van het oosten en zuiden van ons land verbreid en *P. alpina* is slechts bekend uit Limburg. De sneeuwspingter *Boreus hyemalis* heeft een voorkeur voor open bossen en is vooral bekend uit het oosten en zuiden van het land, maar is ook gevonden op een vindplaats in de duinen (RAEMAKERS & KLEUKERS 1998).

Determinatie

WILLEMSE 1920, TILLIER 2008.

▼
Schorpioenvlieg
Panorpa vulgaris

▶▶
Sneeuwspingter
Boreus hyemalis



Animalia ► Arthropoda (fylum) ► Pancrustacea (subfylum) ► Hexapoda (klasse) ► Insecta (subklasse) ► **Diptera (orde)****DIPTERA - MUGGEN & VLIEGEN**

HERMAN DE JONG & PJOTR OOSTERBROEK

NEDERLAND 4967 bekend (waarvan enkele exoten),

nog ca. 1500 verwacht

WERELD ca. 152.245 beschreven

Zeer kleine tot grote (1-50 mm) insecten. Diptera onderscheiden zich van de andere insecten door de aanwezigheid van tot balancerorganen omgevormde achtervleugels, de halteren. Als gevolg hiervan bezitten de gevleugelde soorten alleen de voorvleugels en de naam van de orde (van het Griekse *di* = 'twee' en *ptera* = 'vleugels') is daarvan afgeleid. De meeste kortvleugelige of ongevleugelde soorten bezitten halteren en zijn daaraan, ondanks dat ze veelal weinig op een mug of vlieg lijken, herkenbaar als Diptera. Het uiterlijk van volwassen Diptera vertoont vele verschijningsvormen. In het algemeen zijn muggen van vliegen te onderscheiden door de aanwezigheid van lange, veelledige antennen. De antennen van vliegen zijn korter en bestaan als gevolg van fusie van segmenten uit doorgaans beduidend minder antenneleden. Veel vliegen hebben het archetypische vliegenuiterlijk met een breed borststuk en stevige, beborstelde poten, en een relatief kort en breed achterlijf. De meeste muggen zijn lang en slank gebouwd, waarbij het cilindervormige achterlijf opvalt. Er zijn echter veel soorten die qua uiterlijk van dit basisondercheid afwijken. Zo hebben parasitaire vliegen van de families luisvliegen (Hippoboscidae) en vleermuisluisvliegen (Nycteribiidae) een afgeplat lichaam met zijdelings gestrekte poten en lijken hiermee op het eerste oog meer op spinnen dan op vliegen.

De larven van vooral de lagere Diptera kunnen per taxonomische eenheid sterk in verschijningsvorm verschillen. Sommige hebben een volledig kopkapsel dat in situ uitwendig ligt. Andere hebben een gereduceerd kopkapsel, waarbij de onderdelen van de kop geheel of gedeeltelijk in het lichaam kunnen worden teruggetrokken. In de hogere vliegen (Cyclorhapha Brachycera) is het gesclerotiseerde deel van de kop zodanig gereduceerd dat het permanent in de thorax is teruggetrokken. De larven zien er doorgaans vergelijkbaar uit en hebben de typische madevorm: een rolrond lichaam met een smalle, naar voren spits toelopende voorkant, en een achterkant die eindigt in een loodrecht op de lengteas staand stigmaveld.

Diptera worden van oudsher verdeeld in de Nematocera (muggen) en de Brachycera (vliegen). De vliegen vormen onmiskenbaar een natuurlijke, evolutionaire eenheid, maar de muggen zijn dat niet: Nematocera is dat deel van de Diptera dat niet tot de Brachycera behoort en vertegenwoordigen een relatief primitieve, taxonomische restgroep. De evolutie van deze lagere Diptera en hun relatie tot de Brachycera is onvoldoende bekend en is onderwerp van actueel onderzoek. Omdat de evolutie van de Diptera nog niet uitputtend is onderzocht zijn er momenteel verscheidene, tegenstrijdige hypothesen voor de classificatie beschikbaar. De hier gepresenteerde classificatie van de families (zie tabel) biedt één van de gangbare hypothesen, maar deze zal op termijn zeker worden vervangen door een schema waarin de werkelijke fylogenetische relaties beter tot hun recht komen. De zweefvliegen (Syrphidae), bromvliegen (Calliphoridae), dansmuggen (Chironomidae) en langpootmuggen (Tipulidae) worden hieronder uitgebreider behandeld. Diptera zijn terrestrisch en aquatisch.

Cyclus

De Diptera behoren tot de holometabole insecten, wat inhoudt dat zij een volledige gedaantewisseling kennen. Gewoonlijk is de voortplanting geslachtelijk en de paring vindt meestal plaats in de directe omgeving van de plek waar de eieren worden afgezet. Zwermvorming voorafgaand aan paring is bekend van verscheidene families. Territoriaal gedrag door mannetjes treedt op door de hele orde. Parthenogenese is onder meer bekend van soorten van langpootmugachtigen (Tipuloidea), dansmuggen (Chironomidae), kriebelmuggen (Simuliidae) en dansvliegen (Empididae). De eieren worden, afhankelijk van de soort, per stuk of in grotere aantallen tegelijk afgezet. In sommige families wordt echter het zojuist uitgekomen eerste larvestadium gedeponneerd (sommige soorten van vleesvliegen Sarcophagidae) of zelfs latere larvestadia, waarbij in de Streblidae (niet in Nederland), Hippoboscidae en Nycteribiidae de larve direct tot verpopping overgaat. Op het eistadium volgen enkele larvale stadia, doorgaans vier zoals in de lagere Diptera (bv. langpootmuggen Tipulidae, steekmuggen Culicidae en dansmuggen Chironomidae) of drie in de Brachycera, al kunnen er tot 11 larvestadia optreden bij sommige soorten van kriebelmuggen (Simuliidae). Wanneer de larve volgroeid is verpopt hij. Bij de wapenvliegen (Stratiomyidae) en de hogere vliegen van de Schizophora vindt verpopping plaats binnen de laatste larvehuid. Uiteindelijk verschijnt uit de pop het volwassen insect. Vaak duurt de cyclus een jaar, waarbij een door seizoensinvloeden geïnduceerde diapauze is inbegrepen om te overwinteren of te overzomeren. De levensfase waarin de diapauze wordt doorgebracht varieert afhankelijk van de soort van het embryonale stadium binnen het ei, een larvefase, de pop tot het imago. Enkele soorten kunnen zowel overwinteren als overzomeren. Veel soorten hebben een kortdurende cyclus en kunnen meerdere generaties per jaar voortbrengen, andere zijn in staat de ontwikkeling van ei tot imago over meerdere jaren uit te breiden als de omgevingsomstandigheden minder gunstig zijn.

Ecologie

Er is een groot verschil tussen de leefwijze van de onvolwassen stadia en het imago. Larven kunnen aquatisch of terrestrisch zijn; ze eten schimmels (mycofaag), planten (fytofaag), dode plantendelen (saprofytofaag), van dieren (zoöfaag - predatoir, haematofaag, parasitair of parasitoïd), dode dieren (necrofaag), uitwerpselen (coprofaag) of hebben een zeer breed dieet (omnivoor). Larven die levend plantenweefsel als voedsel gebruiken zijn doorgaans mineerders of galvormers. Uitwendige consumptie van bovengronds plantenmateriaal komt relatief weinig voor, maar bijvoorbeeld wel in buismuggen (Cylindrotomidae), halmvliegen (Chloropidae) en Anthomyzidae. Fytofage soorten zijn gewoonlijk monofaag en beperken zich tot een bepaald onderdeel van de voedselplant, al zijn verschillende graden van polyfagie bekend. De opeenvolgende larvestadia dienen voornamelijk om het individu



Sluipvliegen - Tachinidae



Boorvliegen - Tephritidae



Slankpootvliegen - Dolichopodidae



Glansmuggen - Ptychopteridae



Blaaskopvliegen - Conopidae



Zweefvliegen - Syrphidae



Echte vliegen - Muscidae



Fanniidae



Dryomyzidae



Roofvliegen - Asilidae



Scatopsidae



Lauxaniidae



Luisvliegen - Hippoboscidae



Slakkendoders - Scyomizidae



Piophilidae

van eiwitrijk voedsel te voorzien. In veel gevallen voeden de volwassen insecten zich niet meer met eiwitten, maar beperken zich tot water en suikers. Imago's benutten planten als voedselbron door nectar en/of pollen op te nemen en spelen en passant een belangrijke rol als bestuiver. Dieper liggende nectar kan worden benut door Diptera met aangepaste, verlengde monddelen zoals onder meer bij sommige steltmuggen (Limoniidae), wolzwevers (Bombyliidae), dansvliegen (Empididae), zweefvliegen (Syrphidae), blaaskopvliegen (Conopidae) en sluipvliegen (Tachinidae). Waar de imago's van de meeste families zich beperken tot het opnemen van water en suikers, is er een aantal families waarvan de imago's predatoir zijn, bijvoorbeeld de roofvliegen (Asilidae), langpootvliegen (Dolichopodidae), dansvliegen (Empididae) en strontvliegen (Scathophagidae). Bij enkele families wordt (door de adulte vrouwtjes) bloed opgenomen, bijvoorbeeld steekmuggen (Culicidae), knutten (Ceratopogonidae), dazen (Tabanidae), sommige soorten huisvliegen (Muscidae), luisvliegen (Hippoboscidae) en knuppel-

vliegen (Nycteribiidae). Een algemeen verschijnsel is successie van soorten in het benutten van voedselbronnen. Dit kan zowel plantaardige als dierlijke voedselbronnen betreffen en de soortsaanstelling en ontwikkeling van de individuen van de Diptera-fauna kan worden gebruikt om de ouderdom van de voedingsbron te herleiden. In een forensische context kan deze informatie worden benut om een schatting te maken van het 'post mortem interval', de periode tussen overlijden van een slachtoffer en de ontdekking van het lichaam. Bloembezoekende soorten die in veel van de families worden aangetroffen zijn belangrijk als bestuivers. Consumenten van afval van planten en dieren vervullen een zeer belangrijke rol bij de omzetting van nutriënten. Bloedzuigende soorten kunnen van medisch en veterinair belang zijn, waarbij sommige soorten grote economische schade kunnen veroorzaken (bijvoorbeeld als vector bij de overdracht van het blauwtongvirus). Andere kunnen door hun aanwezigheid in handelspartijen de export schaden, bijvoorbeeld galmuggen (Cecidomyiidae), mineervliegen



Galmuggen - Cecidomyiidae



Dazen - Tabanidae



Zwarte vliegen - Bibionidae



Mineervliegen - Agromyzidae



Horzels - Oestridae



Oogkopvliegen - Pipunculidae



Wapenvliegen - Stratiomyidae



Dansvliegen - Empididae



Sciaridae



Wapenvliegen - Stratiomyidae



Viltvliegen - Therevidae



Paddenstoelmuggen - Mycetophilidae



Wolzwevers - Bombyliidae



Pallopteridae



Carnidae

(Agromyzidae) en boorvliegen (Tephritidae). Sommige op zichzelf onschadelijke soorten zijn in staat paniecreacties teweeg te brengen door hun massaal optreden binnenshuis – bijvoorbeeld de clustervlieg *Pollenia rudis* (Calliphoridae) en de halmvlieg *Thaumatomyia notata* (Chloropidae) – of buitenshuis – bijvoorbeeld sommige soorten dansmuggen (Chironomidae).

Diversiteit

Wereldwijd zijn er op dit moment meer dan 152.244 soorten beschreven (COURTNEY ET AL. 2009), maar het werkelijke aantal levende soorten is hier waarschijnlijk een veelvoud van. De grootste aantallen nog onbeschreven soorten leven in niet-westerse gebieden, al zal ook nauwkeurige studie van de Nederlandse fauna nieuwe soorten voor de wetenschap kunnen opleveren. Voor Nederland zijn 4967 soorten genoteerd (BEUK 2002), maar het werkelijke aantal voorkomende soorten zal, afgaand op wat we weten uit de ons omringende landen, omtrent de 6500 zijn. Naar schatting bevindt zich

ongeveer een tien- tot twintigtal exoten onder deze soorten. In totaal zijn er ongeveer 175 nu geldige soorten beschreven aan de hand van Nederlands materiaal. De meeste daarvan zijn ook buiten Nederland aangetroffen, slechts een klein deel is tot nu toe alleen uit Nederland bekend.

Voorkomen

Diptera vertonen een zeer breed spectrum aan leefwijzen en kunnen in nagenoeg elk biotoop optreden. Zo behoren vertegenwoordigers van de steltmuggen (Limoniidae) en de dansmuggen (Chironomidae) tot de weinige insecten die zich in litorale poelen en de getijdzone kunnen ontwikkelen en handhaven. Minder extreme omstandigheden in op de kust opgeworpen wierbedden worden benut door onder meer wervvliegen (Coelopidae), Helcomyzidae, Heterocheilidae en wenkvliegen (Sepsidae). Naarmate de diversiteit aan voedingsbronnen groter is zal het aantal soorten Diptera dat op een locatie wordt aangetroffen groter zijn. Sommige streken in Nederland vallen op door een

SUBORDE			
Infraorde 'hoofdgroep' 'groep'	Superfamilie	Familie	Nederlandse naam
NEMATOCERA			
Tipulomorpha	Tipuloidea	Tipulidae Limoniidae Pediidae	langpootmuggen steltmuggen
Bibionomorpha	Trichoceroidea	Cylindrotomidae Trichoceridae	buis­muggen wintermuggen
	Bibionoidea	Bibionidae	zwarte vliegen (maartse vliegen, rouwvliegen)
	Sciaroidea	Pleciidae Mycetophilidae Bolitophilidae Diadocidiidae Ditomyiidae Keroplatae Sciaridae	paddenstoelmuggen
Psychodomorpha	Psychodoidea	Cecidomyiidae Psychodidae	galmuggen motmuggen
	Anisopodoidea	Anisopodidae Mycetobiidae	venstermuggen
Ptychopteromorpha	Scatopsoidea	Scatopsidae	
	Ptychopteroidea	Ptychopteridae	glansmuggen (vouwmuggen)
Culicomorpha	Culicoidea	Dixidae	meniscusmuggen
		Chaoboridae	pluimmuggen (larven: fantoomlarven, spooklarven)
	Chironomoidea	Culicidae	steekmuggen (malaria-muggen)
		Thaumaleidae Simuliidae Ceratopogonidae Chironomidae	bronmuggen kriebelmuggen knutten (knijten) dansmuggen (Ijsselmeer-muggen)
BRACHYCERA			
Xylophagomorpha	Xylophagoidea	Xylophagidae Coenomyiidae	houtvliegen geur­vliegen (reukvliegen)
Stratiomyomorpha	Stratiomyoidea	Xylomyidae Stratiomyidae	wapenvliegen
Tabanomorpha	Tabanoidea	Athericidae	waterdazen
		Rhagionidae Tabanidae	snipvliegen (snavelvliegen) dazen (bremsen, steekvliegen)

Muscomorpha		
Lagere Muscomorpha	Nemestrinoidea	Acroceridae
	Asiloidea	Bombyliidae Mythicomyiidae Therevidae Scenopinidae Asilidae
Eremoneura		
Lagere	Empidoidea	Atelestidae
Eremoneura		Hybotidae
		Empididae Brachystomatidae Microphoridae Dolichopodidae
Cyclorrhapha		
Lagere	Platypezoidea	Platypezidae
Cyclorrhapha		Opetidae
		Phoridae Lonchopteroidea Syrphoidea
Schizophora		
Acalyptratae	Nerioidea	Micropezidae Pseudopomyzidae
	Diopsoidea	Tanypezidae Psilidae Megamerinidae
	Conopoidea	Conopidae
	Tephritoidea	Lonchaeidae Pallopteridae Piophilidae Ulidiidae Platystomatidae Tephritidae
	Lauxanioidea	Lauxaniidae Chamaemyiidae
	Sciomyzoidea	Coelopidae Dryomyzidae Helcomyzidae Heterocheilidae Sciomyzidae Phaeomyiidae Sepsidae
	Opomyzoidea	Clusiidae Acartophthalmidae

▲ **Tabel**
Classificatie van in Nederland voorkomende families van Diptera, volgens Oosterbroek (2006); de hogere classificatie is volgens Yeates & Wiegmann (1999).

hoge soortenrijkdom en bijzondere samenstelling van de Diptera-fauna. De gebieden die zich in positieve zin onderscheiden zijn de Noordzeeduinen, de plassengebieden van Zuid-Friesland, Noordwest-Overijssel, Noord-Holland, Utrecht en Zuid-Holland, de pleistocene zandgronden van Midden-Nederland en het Zuid-Limburgse heuvelland. Veel soorten beperken zich in hun verspreiding in Nederland tot een van deze gebieden. Door toenemende menselijke invloed op de leefomgeving zijn er in de loop der tijd enkele soorten uit Nederland (tijdelijk) verdwenen. Natuurbeheermaatregelen leiden er echter toe dat de kansen om binnen de Nederlandse grenzen te overleven voor sommige van deze soorten aanzienlijk verbeterd zijn en enkele van de ooit als in Nederland uitgestorven beschouwde soorten zijn de laatste jaren weer waargenomen. Er kunnen ook nieuwe soorten voor de fauna optreden door natuurlijke areaaluitbreiding, eventueel onder invloed

van veranderende klimatologische omstandigheden, of door introductie door de mens. Ook kunnen door taxonomische veranderingen nieuwe soorten, en soms hogere categorieën, aan de fauna worden toegevoegd. De toekomstige stijging van het aantal uit Nederland bekende soorten zal echter vooral het gevolg zijn van de ontdekking van wat voor het gemak 'nieuwe oude soorten' genoemd zou kunnen worden: beschreven soorten die al langer deel uitmaken van de Nederlandse fauna, maar nog niet eerder voor de fauna werden gemeld. Er zijn in Nederland nog niet gemelde soorten in veel families te verwachten, met name bij de grotere families als steltmuggen (Limoniidae), paddenstoelmuggen (Mycetophilidae), galmuggen (Cecidomyiidae), varenrouwmuggen (Sciaridae), dansmuggen (Chironomidae), dansvliegen (Empididae), bochel­vliegen (Phoridae), mineervliegen (Agromyzidae), mestvliegen (Sphaeroceridae), bloemvliegen (Anthomyiidae)

spinvliegen (kogelvliegen, mugvliegen, quasimodovliegen)
wolzwevers (hommelvliegen)

viltvliegen
venstervliegen
roofvliegen

dansvliegen (ballonvliegen)

slankpootvliegen

breedvoetvliegen

zweefvliegen (staande vliegen)
oogkopvliegen (guillotinevliegen)

spillebeenvliegen (draadpootvliegen, kruiplvliegen, steltvliegen)

langpootvliegen (spillebeenvliegen)
wortelvliegen
boomschorsvliegen
blaaskopvliegen (wespvliegen)

prachtvliegen
prachtvliegen
boorvliegen (fruitvliegen)

wiervliegen

slakkendoders (rietvliegen)
miljoenpootvliegen
wappervliegen (swingvliegen, wenkvliegen)

		Odiiniidae	
		Agromyzidae	mineervliegen
		Opomyzidae	grasvliegen
		Anthomyzidae	
		Aulacigastridae	
		Periscelididae	
		Asteiidae	
	Carnoidea	Milichiidae	
		Carnidae	
		Braulidae	bijenluizen
		Tethinidae	
		Canacidae	
		Chloropidae	halmvliegen (fritvliegen, groenogen)
	Sphaeroceroidea	Heleomyzidae	afvalvliegen
		Trixoscelididae	
		Chiropteromyzidae	
		Chyromyidae	
		Sphaeroceridae	mestvliegen
	Ephydroidea	Drosophilidae	fruitvliegen (bananenvliegen, dauwvliegen)
		Campichoetidae	
		Diastatidae	
		Camillidae	
		Ephydriidae	oevervliegen (watervliegen)
	Calyptratae	Hippoboscoidea	luisvliegen
		Hippoboscidae	vleermuisluisvliegen
		Nycteribiidae	strontvliegen (mestvliegen, drekvliegen)
		Muscoidea	Scathophagidae
			bloemvliegen
		Anthomyiidae	
		Fanniidae	
		Muscidae	echte vliegen
	Oestroidea	Calliphoridae	bromvliegen
		Rhinophoridae	pissebedvliegen
		Sarcophagidae	vleesvliegen (dambordvliegen)
		Tachinidae	sluipvliegen (parasietvliegen, rupsenvliegen)
		Oestridae	horzels (keelhorzels, schapenhorzels)
		Gasterophilidae	paardenmaaghorzels (horzels, paardenmaaghorzels, maaghorzels, maagbremen)
		Hypodermatidae	builenhorzels (horzels, runderhorzels)

dae) en echte vliegen (Muscidae). Een voorbeeld van de ontdekking van 'nieuwe' soorten is de inventarisatie van het gebied De Brand (Udenhout, NB). Hier werden 35 voor de Nederlandse fauna nog onbekende soorten varenrouwmuggen (Sciaridae) gevonden en werd zelfs een aantal nog onbeschreven soorten ontdekt (VAN ZUIJLEN ET AL. 1996). Een andere voorbeeld is de voor Nederland nieuw ontdekte familie Pseudopomyzidae, die wordt vertegenwoordigd door de in het hele Palaearctische gebied voorkomende *Pseudopomyza atrimana*, een soort die hier waarschijnlijk ten minste honderden jaren voorkomt, maar nooit eerder werd aangetoond (VAN ZUIJLEN 2009). Een derde voorbeeld is de aanwezigheid in Nederland van de in Europa zeer zeldzame familie Chiropteromyzidae, waarvan een vertegenwoordiger, *Chiropteromyza broersei*, werd aangetoond door heronderzoek van collectiemateriaal van vertegenwoordigers van een andere familie, de Milichiidae (CARLES-TOLRA 2009).

Determinatie

Familiesleutel: OOSTERBROEK ET AL. 2005, OOSTERBROEK 2006. **Limoniidae:** GEIGER 1986, DIENSKE 1987, SAVCHENKO 1989C, 1989D, STUBBS 1994-1999, REUSCH & OOSTERBROEK 1997, PODENAS ET AL. 2006. **Pediciidae:** DIENSKE 1987, SAVCHENKO 1989C, 1989D, STUBBS 1994-1999, REUSCH & OOSTERBROEK 1997, PODENAS ET AL. 2006. **Cylindrotomidae:** PEUS 1952, SAVCHENKO 1989A, STUBBS 1994, BRINKMANN 1997. **Trichoceridae:** DAHL 1966, 1967, STACKELBERG 1989A, DAHL & KRZEMINSKA 1997. **Bibionidae:** DUDA 1930, MIKOLAJCZYK 1977, HAENNI 1982, FREEMAN & LANE 1985, KRIVOSHEINA 1989C, ZEEGERS 1997, 1998, SKARTVEIT 1997, TOMASOVIC 2000. **Pleciidae:** DUDA 1930, MIKOLAJCZYK 1977, ZEEGERS 1997, 1998, SKARTVEIT 1997, FITZGERALD & WERNER 2004. **Mycetophilidae:** HUTSON ET AL. 1980, OSTROVERKHOVA & STACKELBERG 1989, STACKELBERG 1989, CHANDLER & RIBEIRO 1995, SØLI ET AL. 2000, KURINA & SCHACHT 2003, A.I. ZAITZEV 2003. **Bolitophilidae:** HUTSON ET AL. 1980, STACKELBERG 1989G, CHANDLER & RIBEIRO 1995, SØLI ET AL. 2000, KURINA & SCHACHT 2003, A.I.

ZAITZEV 2003. **Diadocidiidae:** LASTOVKA & MATILE 1972, HUTSON ET AL. 1980, STACKELBERG 1989J, SÖLI ET AL. 2000, KURINA & SCHACHT 2003, A.I. ZAITZEV 2003. **Ditomyiidae:** HUTSON ET AL. 1980, STACKELBERG 1989H, SÖLI ET AL. 2000, KURINA & SCHACHT 2003, A.I. ZAITZEV 2003. **Keroplattidae:** HUTSON ET AL. 1980, STACKELBERG 1989I, 1989K, MATILE 1990, CHANDLER & RIBEIRO 1995, SÖLI ET AL. 2000, KURINA & SCHACHT 2003, A.I. ZAITZEV 2003. **Sciaridae:** FREEMAN 1983, GERBACHEVSKAYA 1989, MENZEL & MOHRIG 1997, MENZEL 2000, MENZEL & MOHRIG 2000, MENZEL ET AL. 2006. **Cecidomyiidae:** MÖHN 1966-1971, NIJVELDT 1969, BEREST & MAMAEV 1989, MAMAEV 1989B, 1990, 2001, SKUHRÁVÁ 1997, JASCHHOF 1998. **Psychodidae:** JUNG 1958, THEODOR 1958, VAILLANT 1971-1983, WAGNER 1982, 1997D, SZÁBO 1983, PERFIYEV 1989, TANASIJTSHUK 1989A, WITHERS 1989, LANE 1993, WAGNER 1997A. **Anisopodidae:** STACKELBERG 1989N, SÖLI 1992, HAENNI 1997B, KRIVOSHEINA 1997A, KRIVOSHEINA & MENZEL 1998, MICHELSEN 1999. **Mycetobiidae:** PEDERSEN 1971, MAMAEV 1989A, KRIVOSHEINA 1997B. **Scatopsidae:** COOK 1969-1974, ANDERSSON 1982, FREEMAN & LANE 1985, KRIVOSHEINA 1989A, HAENNI 1997A. **Ptychopteridae:** PEUS 1958, DELY-DRASKOVITS 1983, KRZEMINSKI 1986, STACKELBERG 1989B, ANDERSSON 1997A, ROZKOSNY 1997A. **Dixidae:** STACKELBERG 1989C, WAGNER 1997E, WAGNER 1997B, DISNEY 1999. **Chaoboridae:** STACKELBERG 1989D, SAETHER 1997B, SAETHER 1997A, 2002. **Culicidae:** MOHRIG 1969, CRANSTON ET AL. 1987, GUTSEVICH 1989, SERVICE 1993, HAREN & VERDONSCHOT 1995, DAHL 1997, SCHAFFNER ET AL. 2001, VAN HUANG 2002, BECKER 2003. **Thaumaleidae:** STACKELBERG 1989E, WAGNER 1997C, 1997F, 2002, DISNEY 1999. **Simuliidae:** RUBTZOV 1959-1964, 1989, DAVIES 1968, RIVISECCHI 1978, CROSSKEY 1993A, JEDLICKA & STLOUKALOVÁ 1997, JENSEN 1997, BASS 1998, JANKOVSKY 2002, YANKOVSKII 2003, JEDLICKA ET AL. 2004, LECHTHALER & CAR 2004. **Ceratopogonidae:** WIRTH & GROGAN 1988, REMM 1989, BOORMAN 1993, BOORMAN 1997, SZADZIEWSKI ET AL. 1997. **Xylophagidae:** OLDROYD 1969, KRIVOSHEINA & MAMAEV 1972, VAN DER GOOT 1985, HAENNI 1997C, NARTSHUK 1989B, NAGATOMI & ROZKOSNY 1997B, STUBBS & DRAKE 2001. **Coenomyiidae:** VAN DER GOOT 1985, NARTSHUK 1989B, ROZKOSNY & NAGATOMI 1997A. **Xylomyiidae:** OLDROYD 1969, ROZKOSNY 1973, NARTSHUK 1989C, NAGATOMI & ROZKOSNY 1997A, KRIVOSHEINA 1999A, 1999B, DRAKE 2001, BRUGGE 2002. **Stratiomyidae:** OLDROYD 1969, ROZKOSNY 1973, 1982-1983, 1997C, 2000, NARTSHUK 1989C, WOODLEY 1995, ROZKOSNY 1997B, STUBBS & DRAKE 2001, BRUGGE 2002. **Athericidae:** STUCKENBERG 1973, NAGATOMI 1984, NARTSHUK 1989A, THOMAS 1997, ROZKOSNY & NAGATOMI 1997B, STUBBS & DRAKE 2001. **Rhagionidae:** OLDROYD 1969, VAN DER GOOT 1985, NARTSHUK 1989A, MAJER 1997A, THOMAS 1997, STUBBS & DRAKE 2001. **Tabanidae:** OLDROYD 1969, CHVÁLA ET AL. 1972, TROJAN 1979, TIMMER 1980, MAJER 1987, OLSUFYEV 1989, CHVÁLA & JEZEK 1997, KNIEPERT 2000, ZEEGERS & VAN HAAREN 2000, STUBBS & DRAKE 2001, PORTILLO RUBIO 2002. **Acroceridae:** VAN DER GOOT 1963, OLDROYD 1969, CHVÁLA 1980, NARTSHUK 1989D, NARTSHUK 1997, WEINBERG & BÄCHLI 1997, DE JONG ET AL. 2000, STUBBS & DRAKE 2001. **Bombyliidae:** TROJAN 1967 (Polen), OLDROYD 1969, TÓTH 1977 (Hongarije), V.F. ZAITZEV 1989B (voormalige USSR), VAN DER GOOT & VAN VEEN 1996 (Noordwest-Europa), GREATHEAD & EVENHUIS 1997, 2001 (genera), STUBBS & DRAKE 2001 (Groot-Brittannië). **Mythicomyiidae:** V.F. ZAITZEV 1989B, VAN DER GOOT & VAN VEEN 1996, GREATHEAD & EVENHUIS 1997, 2001. **Therevidae:** OLDROYD 1969, VAN DER GOOT 1985, V.F. ZAITZEV 1989A, MAJER 1997B, STUBBS & DRAKE 2001, HAARTO & WINQVIST 2006. **Scenopinidae:** KELSEY 1969, OLDROYD 1969, NARTSHUK 1989E, KRIVOSHEINA 1997C, STUBBS & DRAKE 2001. **Asilidae:** HULL 1962, OLDROYD 1969, VAN DER GOOT 1985, RICHTER 1989A, WEINBERG & BÄCHLI 1995, LEHR 1996, VAN VEEN 1996, VON DER DUNK 1996, MAJER 1997C, STUBBS & DRAKE 2001, GELLER-GRIMM 2003, LARSEN & MEIER 2004. **Atelestidae:** COLLIN 1961, CHVÁLA 1983, GORODKOV & KOVALEV 1989. **Hybotidae:** COLLIN 1961, CHVÁLA 1975, 1983, 1989, GORODKOV & KOVALEV 1989, VAN DER GOOT 1990. **Empididae:** COLLIN 1961, BARTÁK 1982, GORODKOV & KOVALEV 1989, VAN DER GOOT 1990, NIESIOLOWSKI 1992, CHVÁLA 1994, 2005, WAGNER 1997G, VAN DER GOOT ET AL. 2000. **Brachystomatidae:** COLLIN 1961, WAGNER 1985, GORODKOV & KOVALEV 1989. **Microphoridae:** COLLIN 1961, CHVÁLA 1983-1988, GORODKOV & KOVALEV 1989. **Dolichopodidae:** STACKELBERG & NEGROBOV 1930-1979, PARENT 1938, D'ASSIS FONSECA 1978, NEGROBOV & STACKELBERG 1989, WEBER 1989, MEUFFELS 2001, GRICHANOV 2004. **Platyppezidae:** TANASIJTSHUK 1989B, CHANDLER & SHATALKIN 1998, CHANDLER 2001. **Opetiidae:** CHANDLER 1998A, 2001. **Phoridae:** DISNEY 1983, 1989, 1994, V.F. ZAITZEV 1989C, DISNEY 1998. **Lonchopteridae:** DE MEIJERE 1906, SMITH 1969A, BARTÁK 1986, BÄHRMANN & BELLSTEDT 1988, STACKELBERG 1989O, VAILLANT 1989, 2002, BARTÁK 1998. **Pipunculidae:** COE 1966, DE MEYER 1989, TANASIJTSHUK 1989C, ALBRECHT 1990, JERVIS 1992, KOZÁNEK ET AL. 1998, VON DER DUNK 1998, FÖLDVÁRI & DE MEYER 2000, KEHLMAIER 2005. **Micropezidae:** CHANDLER 1975, ANDERSSON 1989, STACKELBERG 1989R, 1989S, ROHÁČEK & BARTÁK 1990, GREVE & NIELSEN 1991, OZEROV 1991, VAN DER GOOT & VAN VEEN 1996, MERZ 1997. **Pseudopomyzidae:** CHANDLER 1983, STACKELBERG 1989AN, D.K. MCALPINE & SHATALKIN 1998, VAN ZUIJLEN 2009. **Tanypezidae:** CHANDLER 1975, STACKELBERG 1989U, VAN DER GOOT & VAN VEEN 1996, ROHÁČEK 1998A. **Psilidae:** STACKELBERG 1989W, VAN DER GOOT & VAN VEEN 1996, IWASA 1998. **Megamerinidae:** CHANDLER 1975, STACKELBERG 1989T, VAN DER GOOT & VAN VEEN 1996. **Conopidae:** SMITH 1969B, BANKOWSKA 1979, VAN VEEN 1984, ZIMINA 1989, RIVISECCHI 1996, KORMANN 2002. **Lonchaeidae:** MORGE 1959-1974, J.F. MCALPINE 1964, 1975, J.F. MCALPINE & STEYSKAL 1982, STACKELBERG 1989AI, MACGOWAN & ROTHERAY 2000. **Pallopteridae:** MORGE 1963-1974, J.F. MCALPINE 1981, STACKELBERG 1989AH, ANDERSSON 1990, GREVE 1993, MERZ 1998B. **Piophilidae:** J.F. MCALPINE 1977, GORODKOV 1989A, STACKELBERG 1989AF, 1989AG, MERZ 1996B, OZEROV 2000. **Ulidiidae:** SOÓS 1980, KABOS & VAN AARTSEN 1984, RICHTER 1989C, 1989D, CLEMENTS 1990, MERZ 1996A, 1996C, GREVE 1998. **Platystomatiidae:** RICHTER 1989B, CLEMENTS 1990, MERZ 1996C, D.K. MCALPINE 1998A, KORNEYEV 2001. **Tephritidae:** KABOS & VAN AARTSEN 1984, WHITE 1988, RICHTER 1989E, MERZ 1994, WHITE & ELSON-HARRIS 1994, DARVAS & PAPP 2000, SMIT 2010. **Lauxaniidae:** STUCKENBERG 1971, STACKELBERG 1989AD, PAPP & SHATALKIN 1998, MERZ 2002, SHATALKIN 2000. **Chamaemyiidae:** TANASIJTSHUK 1986, 1989D, 1992, MCLEAN 1998A, 1998B. **Coelopidae:** BURNET 1960, STACKELBERG 1989Z, D.K. MCALPINE 1998B. **Dryomyzidae:** STACKELBERG 1989AA, OZEROV 1998, FALK 2005. **Helcomyzidae:** STACKELBERG 1989Y, D.K. MCALPINE 1998C. **Heterocheilidae:** STACKELBERG 1989Y, D.K. MCALPINE 1998D. **Sciomyzidae:** ROZKOSNY 1984, 1987, 1997D, 2002, REVIER & VAN DER GOOT 1989, STACKELBERG 1989AC, VALA 1989, ROZKOSNY 1998A, RIVISECCHI 1992. **Phaeomyiidae:** REVIER & VAN DER GOOT 1989, STACKELBERG 1989AC, RIVISECCHI 1992, ROZKOSNY 1998B. **Sepsidae:** PONT 1979, STACKELBERG 1989AB, MEIER & PONT 2000, PONT & MEIER 2002, OZEROV 2003. **Clusiidae:** SOÓS 1981, 1987, STUBBS 1982, STACKELBERG 1989AK, SASAKAWA 1998. **Acartophthalmidae:** OZEROV 1986, STACKELBERG 1989AL, PAPP & OZEROV 1998. **Odiinidae:** STACKELBERG 1989AJ, PAPP 1998C. **Agromyzidae:** HERING 1957, SPENCER 1972, 1976, 1987, E.B. ROHDENDORF 1989, DARVAS & PAPP 2000, DEMPFWOLF 2004. **Opomyzidae:** CZERNY 1928, SOÓS 1981, STACKELBERG 1989AB, DRAKE 1992, 1993, CARLES-TOLRÁ 1993, 1994, BRUNEL 1998, VAN ZUIJLEN 1999. **Anthomyzidae:** COLLIN 1944, ANDERSSON 1976, 1984, SOÓS 1981, STACKELBERG 1989AO, ROHÁČEK 1998B, ROHÁČEK 1999, 2006. **Aulacigastriidae:** STACKELBERG 1989AR, PAPP 1998A, 1998D, KASSEBEER 2001. **Perisclididae:** STACKELBERG 1989AE, BÄCHLI 1997, MATHIS & PAPP 1998. **Asteiidae:** CHANDLER 1978, STACKELBERG 1989AS, MERZ 1996D, PAPP 1998E. **Milichiidae:** SABROSKY 1983, STACKELBERG 1989AV, PAPP & WHEELER 1998, BRAKE 2000. **Carnidae:** HENNIG 1972, PAPP 1998B, GRIMALDI 1997. **Braulidae:** ÖRÖSI PÁL 1966, STACKELBERG 1989AX, PAPP 1998F, DOBSON 1999. **Tethinidae:** COLLIN 1966, SOÓS 1981, STACKELBERG 1989AU, BESCHOVSKI 1994, MUNARI 1998, MUNARI & MERZ 2002. **Canacidae:** MATHIS 1982, MATHIS & FREIDBERG 1982, CANZONERI & MENEGHINI 1983, STACKELBERG 1989AW, MATHIS 1998. **Chloropidae:** COLLIN 1945, ANDERSSON 1977, NARTSHUK 1987, NARTSHUK ET AL. 1989, ISMAY 1999, ISMAY & NARTSHUK 2000. **Heleomyzidae:** WITHERS 1978, SOÓS 1981, GORODKOV 1989B, PAPP 1998I, 1998G. **Trioxscelididae:** HACKMAN 1970, SOÓS 1981, STACKELBERG 1989AM, PAPP 1998I. **Chiropteromyzidae:** PAPP 1998I, CARLES-TOLRA 2009. **Chyromyidae:** ANDERSSON 1971, SOÓS 1981, STACKELBERG 1989AQ, MERZ 1998A, EBEJER 1998A, 1998B, 2005, WHEELER 1998. **Sphaeroceridae:** PITKIN 1988, NARTSHUK 1989F, ROHÁČEK 1998C. **Drosophilidae:** BÄCHLI & BURLA 1985,

STACKELBERG 1989BA, BÄCHLI 1998, GORNOSTAEV 2001, BÄCHLI ET AL. 2004. **Cam-pichoetidae**: CHANDLER 1986, 1987, 1998B. **Diastatidae**: CHANDLER 1986, 1987, STACKELBERG 1989AZ, CHANDLER 1998C. **Camillidae**: PAPP 1985, STACKELBERG 1989AY, BEUK & DE JONG 1994, PAPP 1998H. **Ephydriidae**: CANZONERI & MENE-GHINI 1983, HOLLMANN-SCHIRRMACHER 1988, NARTSHUK 1989G, OLAFSSON 1991, ZATWARNICKI 1997, MATHIS & ZATWARNICKI 1998. **Hippoboscidae**: MAA 1963, THEODOR & OLDROYD 1964, SCHUURMANS STEKHOVEN JR. & VAN DEN BROEK 1969, BOROWIEC 1984, HUTSON 1984, GRUNIN 1989B, BÜTTIKER 1994. **Nycteribi-idae**: THEODOR 1967, SCHUURMANS STEKHOVEN JR. & VAN DEN BROEK 1969, HUTSON 1984, STACKELBERG 1989BE, HÚRKA 1998. **Scathophagidae**: DELY-DRASKOVITS 1981, GORODKOV 1989C, ANDERSSON 1997B, SIFNER 2003, DE JONG 2000. **Anthomyiidae**: HENNIG 1966B-1976, ELBERG 1989, SUWA & DARVAS 1998. **Fanniidae**: HENNIG 1955-1964, D'ASSIS FONSECA 1968, GREGOR & ROZKOSNY

1995, ROZKOSNY ET AL. 1997, PONT 2000. **Muscidae**: HENNIG 1955-1964, KABOS 1964, D'ASSIS FONSECA 1968, STACKELBERG 1989BC, ZIMIN & ELBERG 1989, ROZKOS-NY & GREGOR 1997, 2004, COURI & PONT 1999, GREGOR ET AL. 2002, OOSTERBROEK & DE JONG 2005. **Rhinophoridae**: HERTING 1961, MIHÁLYI 1986, DRABER MONKO 1989, STACKELBERG 1989BF, ZEEGERS & VAN VEEN 1993, PAPE 1998B. **Sar-cophagidae**: B.B. ROHDENDORF 1930-1982, 1937, 1989, VERVES 1982-1993, 1994, PAPE 1987, POVOLNY & VERVES 1997, PAPE 1998A. **Tachinidae**: MESNIL 1944-1980, ZIMIN ET AL. 1989, MIHÁLYI 1986, 1994, BELSHAW 1993, TSCHORSNIG & HERTING 1994, ANDERSEN 1996, TSCHORSNIG & RICHTER 1998. **Oestridae**: ZUMPT 1965, GRUNIN 1966-1969, 1989D, ZEEGERS 1992, MINÁR 2000C, COLWELL ET AL. 2004. **Gasterophilidae**: ZUMPT 1965, GRUNIN 1969, 1989A, MINÁR 2000B, COLWELL ET AL. 2004. **Hypodermatidae**: ZUMPT 1965, GRUNIN 1964-1969, 1989E, ZEE-GERS 1992, MINÁR 2000D, COLWELL ET AL. 2004.

Animalia ► Arthropoda (fylum) ► Pancrustacea (subfylum) ► Hexapoda (klasse) ► Insecta (subklasse) ► Diptera (orde) ► **Tipulidae (familie)**

TIPULIDAE - LANGPOOTMUGGEN

PIOTR OOSTERBROEK

NEDERLAND 80 gevestigd
WERELD 4256 beschreven

Niet-stekende muggen. De larven zijn langgerekt, dik en rolrond, hebben een leerachtige huid met een gelige, bruine of grijze kleur. De larven heten in het Nederlands emelt. De volwassen dieren hebben een robuuste en tegelijkertijd slanke lichaamsbouw, met lange vleugels, een lang achterlijf en uitzonderlijk lange poten die gemakkelijk afbreken. Met een lichaamslengte van 7-35 mm behoren ze tot de grootste muggen die we in ons land kennen. De meeste soorten hebben een min of meer saaie lichaamskleur. Opvallend gekleurde soorten vinden we met name bij de geslachten *Ctenophora*, *Dictenidia*, *Tanyptera* en *Nephrotoma*, waarbij het borststuk mooi getekend en/

of gestreept en het achterlijf opvallend gebandeerd kan zijn. Langpootmuggen leven voornamelijk terrestrisch, maar hebben soms semiaquatische larven.

Cyclus

Langpootmuggen paren met de achterlijven tegen elkaar aan terwijl de beide seksen in tegenovergestelde richting staan. Het vrouwtje zet haar eieren af in het substraat waarin de larven leven. Dat is meestal in de grond op vochtige plekken zoals oeverzones en dergelijke, maar ook in humus, mos of vermolmd hout. De levenscyclus bestaat gewoonlijk uit een kort eistadium (één tot twee weken), vier larvale



Langpootmuglarve (emelt)



Tanyptera atrata



Tipula vernalis



Langpootmuglarve (emelt)



stadia, en een kort popstadium (één tot twee weken), voordat de imago's verschijnen. Sommige soorten kennen een zomer- of winterdiapauze van het ei, de larve of de pop; overwinterende imago's zijn niet bekend. De gehele levenscyclus wordt in de gematigde streken over het algemeen binnen 12 maanden voltooid, soms korter, waardoor er twee generaties per jaar zijn. Voor zover bekend varieert de levensverwachting van de volwassen dieren van enkele dagen tot hooguit een maand.

Ecologie

Emelten zijn semiaquatisch tot terrestrisch. Ze voeden zich met dood of levend plantaardig materiaal in vochtige oeverzones, vochtige aarde, onder of in humus, etc. Larven van de subfamilie Ctenophorinae en enkele *Tipula*-soorten (samen circa 15% van de Nederlandse soorten) ontwikkelen zich in vermolmd loofhout. Volwassen langpootmuggen hebben sterk gereduceerde monddelen waarmee ze wel vocht kunnen opnemen maar ze nemen geen voedsel tot zich. Larven van het subgenus *Tipula*, en met name *T. oleracea* en *T. paludosa* leven in de grond vlak onder de oppervlakte, soms in zeer hoge dichtheden. Ze voeden zich met wortels en vooral jonge blaadjes van grassen en zaailingen en kunnen zeer schadelijk zijn in de land- en tuinbouw. Door de hoge dichtheden die kunnen optreden, spelen langpootmuggen een belangrijke rol in het ecosysteem als voedsel voor tal van andere dieren.

Diversiteit

Er zijn 4256 soorten beschreven (OOSTERBROEK 2009B, 2010), terwijl ongeveer 10.000 soorten verwacht worden. Voor Ne-

derland zijn 80 gevestigde en tien niet-gevestigde soorten bekend (OOSTERBROEK 2009A, 2009B, OOSTERBROEK & DE JONG 2001, VERMOOLEN 1983). De niet-gevestigde soorten omvatten muggen die slechts één of twee keer zijn waargenomen en een incidenteel geïntroduceerde exoot. De soorten *Tipula livida* en *Tipula confusa* zijn beschreven aan de hand van Nederlandse exemplaren en van *Tipula cava* is het lectotype (later aangewezen als het type-exemplaar voor deze soort) afkomstig uit Nederland.

Voorkomen

Het Zuid-Limburgse heuvelland, de hogere zandgronden en de duinen zijn het rijkst aan soorten. Door verdroging, vermessing en biotoopvernietiging zijn er mogelijk enkele soorten verdwenen uit Nederland. Dit zou bijvoorbeeld kunnen gelden voor *Ctenophora guttata*, *Nephrotoma lamellata*, *Tipula caesia*, *T. coerulescens*, *T. excisa*, *T. peliostigma* en *T. winthemi*; deze soorten zijn echter alle slechts een of twee keer waargenomen, dus het is niet bekend of dit ook werkelijk gevestigde soorten waren (OOSTERBROEK & DE JONG 2001, P. Oosterbroek pers. obs.). *Nephrotoma croceiventris lindneri* en *Tipula hortorum* zijn echter beide vijf maal in Nederland waargenomen, maar na respectievelijk 1960 en 1956 nooit meer en kunnen dus echt als verdwenen beschouwd worden (OOSTERBROEK & DE JONG 2001).

Determinatie

MANNHEIMS 1951-1968, THEOWALD 1973-1980, SAVCHENKO 1989B. Subfamilie Ctenophorinae: OOSTERBROEK ET AL. 2006. Genus *Nephrotoma*: OOSTERBROEK 1979. Genus *Prionocera*: BRODO 1967.

Animalia ► Arthropoda (fylum) ► Pancrustacea (subfylum) ► Hexapoda (klasse) ► Insecta (subklasse) ► Diptera (orde) ► Chironomidae (familie)

CHIRONOMIDAE - DANSMUGGEN

DAVID TEMPELMAN & HENK K.M. MOLLER PILLOT

NEDERLAND ca. 470 gevestigd, nog 50 verwacht
WERELD 6951 beschreven

Niet-stekende muggen, waarvan de imago's relatief klein zijn (1-10 mm) met een smal lichaam en lange poten. De meeste soorten rusten op hun achterste twee pootparen, terwijl de voorste poten vooruit worden gestrekt. De antennen van de mannetjes zijn duidelijk langer dan die van de vrouwtjes. Vaak vliegen de volwassen beesten in grote groepen op een plek, en hieraan is de naam dansmuggen ontleend. De larven zijn langgerekt en cilindrisch. Dansmuggen komen voor in het terrestrische, aquatische en brakke milieu en incidenteel ook in het mariene milieu (MOLLER PILLOT 2009B, VALLENDUUK & MOLLER PILLOT 2007).



► Dansmug

Cyclus

De meeste dansmuggen vertonen een geslachtelijke voortplanting, waarbij de dieren in grote zwermen bij elkaar komen om een partner te vinden. Bij veel soorten, zeker zo'n 30-40, zijn echter geen mannelijke dieren aanwezig en ontwikkelen nieuwe dieren dus uit onbevuchte eicellen (parthenogenese). In ten minste één geval, *Paratanytarsus grimmi*, komt naast parthenogenese ook pedogenese voor, waarbij geen vliegend (imago)stadium voorkomt. Een deel van de poppen ontwikkelt zich 'normaal' tot vliegende vrouwelijke imago's, maar andere poppen hebben al eieren gevormd die ook daadwerkelijk uit de pop komen om zich vervolgens tot larve te ontwikkelen. In het algemeen zetten vrouwtjes eieren af in een geleimassa in water. Meestal komen deze na ongeveer een week uit. Er volgen vier larvestadia, waarvan de eerste vrijzwemmend is. De tweede-, derde- en vierdestadiumlarve leeft in de bodem (slib, zand, klei, veen of kiezel), in of op planten of op stenen. De eerste drie stadia duren vaak kort, het vierde stadium duurt gewoonlijk het langst. Wanneer eieren (laat) in het najaar zijn gelegd, overwinteren de tweede-, derde- of vierdestadiumlarven. De larven van sommige soorten overwinteren in een cocon van plantenmateriaal/secret. Op het einde van het vierde larvestadium ver-



◀◀
Paracladopelma-larven

◀
Tanypodinae

andert de larve in een pop, met onder andere een ademhalingsorgaan (de thoracale hoorn). De pop is vrij-beweeglijk en dit stadium duurt slechts enkele dagen. Dan volgt het uitvliegen, waarna de imago's slechts enkele dagen leven.

Ecologie

Poppen en de meeste imago's eten niet. Bij de larven van verschillende soorten zijn in vele voedselgilden te onderscheiden (MOOG 1995). De meeste soorten eten allerlei kleine planten- of detritusdeeltjes die ze knippen, grazen, filteren, kauwen of mineren. Daarnaast zijn er enkele predatoren op kleine ongewervelden, zoals oligochaeten (Oligochaeta) of sponzen (Porifera: Spongillidae). De soort *Epoicocladius ephemeræ* leeft parasitair op larven van haften uit het genus *Ephemera* en *Parachironomus mauricii* en *P. varus* leven parasitair op pulmonate slakken. De larven van sommige soorten, bijvoorbeeld *Glyptotendipes signatus*, leven (waarschijnlijk als commensalen) in kolonies van mosdiertjes van het genus *Plumatella*. Dansmuggen kunnen voor overlast zorgen. In zuiveringsinstallaties heeft de soort *Chironomus riparius* wel eens verstoppingen veroorzaakt. Ook waterleidingbedrijven kennen problemen met dansmuggen: enkele soorten, waaronder *Paratanytarsus grimmii*, zijn soms als 'wormen' uit de kraan verschenen, wat bij de consument ongewenst kan zijn. Soorten van het genus *Bryophaenocladius* zijn soms knagend aan de wortels van landbouwgewassen aangetroffen. Soms zijn volwassen dansmuggen in voor het wegverkeer, met name fietsers en motorrijders, hinderlijke aantallen aangetroffen op de Oostvaardersdijk en de dijk Enkhuizen-Lelystad. Het belang van dansmuggen is vooral ecologisch: de larven kunnen in dermate hoge dichtheden voorkomen dat zij belangrijk voedsel voor andere dieren vormen. Verschillende vissoorten leven bijvoorbeeld voor een belangrijk deel van deze larven. Ook de volwassen muggen zijn ecologisch van belang doordat ook zij in veel voedselketens een belangrijke rol vervullen. De larven kunnen goed dienen als indicatoren voor de kwaliteit van het water.

Diversiteit

In totaal zijn er 6951 dansmugsoorten beschreven (COURTNEY ET AL. 2009), terwijl er zeker nog zeer veel niet beschreven soor-

ten zijn. Voor Nederland zijn ongeveer 470 gevestigde en zeven niet-gevestigde soorten bekend (MOLLER PILLOT & BEUK 2002). Daarnaast worden nog circa 50 soorten verwacht (D. Tempelman & H.K.M. Moller Pillot pers. obs.). De soort *Molleriella calcarella* is alleen uit Nederland bekend. Het holotype van ruim 25 soorten is uit Nederland afkomstig. Hiervan zijn enkele soorten sinds de jaren 1980 als nieuwe soort beschreven; het betreft onder andere *Glyptotendipes ospeli* en *Molleriella calcarella*.

Voorkomen

De kwellaagveenplassengebieden, het Hollands-Utrechts plassengebied en de laagveenplassengebieden in Noordwest-Overijssel zijn zeer rijk aan dansmugsoorten, evenals het rivierengebied en het Zuid-Limburgse heuvelland (MOLLER PILLOT & BUSKENS 1990, D. Tempelman & H.K.M. Moller Pillot pers. obs.). In zeer soortenrijke beken in de Achterhoek en Zuid-Limburg is mede onder invloed van drift van soorten uit bovenstrooms gebied een aantal van 100 soorten in een traject van 100 m waarschijnlijk soms haalbaar (D. Tempelman & H.K.M. Moller Pillot pers. obs.). Mariene soorten zijn zeer schaars en hiervan is vrijwel niets bekend. Larven van dansmuggen kunnen in zoet water dichtheden van maximaal 31.000-52.000 individuen per m² bereiken voor verschillende soorten samen en voor één soort tot maximaal 43.500 in situaties van verzoeting en eutrofiëring (LINDEGAARD & JÓNSSON 1987). Waarschijnlijk zijn de dichtheden in mest nog hoger. Door kanalisatie van beken en rivieren en verzuring van voedselarme vennen en moerassen zijn ten minste vijf soorten verdwenen: *Omisia caledonicus*, *Corynocera ambigua*, *C. olivieri*, *Chernovskiiia macrocera*, *Beckidia zabolotzkyi* en *Arctopelopia griseipennis*. Sinds 1980 zijn ongeveer 60 soorten nieuw gevonden voor Nederland dankzij intensiever onderzoek en toename van determinatiekennis. Waarschijnlijk is slechts één soort, *Polydillum nubifer*, echt nieuw voor ons land, met klimaatverandering als oorzaak.

Determinatie

PLANGTON 1991, LANGTON & VISSER 2003, LANGTON & PINDER 2007, VALLENDUUK & MOLLER PILLOT 2007, MOLLER PILLOT 2009A.

SYRPHIDAE - ZWEEFVLIEGEN

MENNO REEMER, WOUTER VAN STEENIS & AAT BARENDREGT

NEDERLAND 301 gevestigd (waarvan 1 exoot)

WERELD ca. 6000 beschreven



▲ Vrouwkje moerasknikspriet *Microdon myrmicae* kruipt uit de pop in een mierenest

Zweefvliegen zijn vrij kleine tot zeer grote vliegen met een grote variatie aan lichaamsvormen en kleurpatronen. Zo zijn er slanke, kale zweefvliegjes met een ingesnoerd achterlijf en bolle, sterk behaarde soorten. Veel zweefvliegen doen door hun kleuren of beharing sterk denken aan bijen, hommels of wespen. Ze verschillen van andere vliegen onder andere door de kenmerkende vleugeladering. Behalve aan hun uiterlijk zijn zweefvliegen vaak te herkennen aan hun gedrag, want alle soorten verstaan in meer of mindere mate de kunst van het (met razendsnel bewegende vleugels) 'stilhangen' in de lucht. Aan deze eigenschap, die in andere vliegenfamilies weinig voorkomt, danken ze hun Nederlandse naam. Alle soorten zweefvliegen zijn in het volwassen stadium terreestrisch, terwijl er onder de larven zowel terreestrische als aquatische soorten zijn.

Cyclus

Voor zover bekend planten alle zweefvliegen zich uitsluitend geslachtelijk voort. De algemene levenscyclus is als volgt: eistadium (terreestrisch, hoewel de eieren soms dicht boven het wateroppervlak gelegd worden), drie larvestadia (soms terreestrisch, soms (semi)aquatisch), één popstadium (altijd terreestrisch, hoewel soms vlak boven het water-

oppervlak) en één adult stadium (altijd terreestrisch). Hierbinnen is veel variatie in het aantal generaties per jaar en het overwinteringsstadium (REEMER ET AL. 2009). Ook de duur van de larvale stadia varieert sterk, zowel tussen als binnen de soorten. Sommige soorten hebben meerjarige larven, waarbij de precieze ontwikkelingsduur afhangt van de temperatuur en beschikbaarheid van voedsel. Andere soorten ontwikkelen zich als larve bij gunstige omstandigheden binnen twee weken. Bij ongunstige omstandigheden, zoals wanneer de winter overbrugd moet worden, kan dit bij dezelfde soorten veel langer duren. Als imago leven zweefvliegen doorgaans slechts enkele weken, met uitzondering van soorten die als imago overwinteren, die al gauw een half jaar oud kunnen worden.

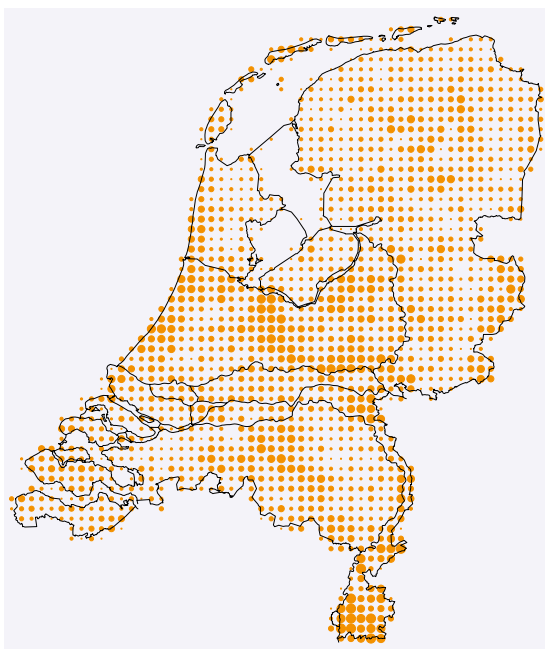
Ecologie

De larvale stadia kennen een (voor een insectenfamilie) ongebruikelijk grote variatie in levenswijzen. Grofweg zijn vier foerageertypen te onderscheiden: predatoren (meestal van Auchenorrhyncha), planteneters (in stengels, wortels, bloembollen of minerend in bladeren), terreestrisch saprofaag (zich voedend met micro-organismen in terreestrische milieus, meestal geassocieerd met dood hout of oude bomen) en aquatisch saprofaag (zich voedend met micro-organismen in aquatische milieus). Daarnaast zijn enkele soorten geassocieerd met sociale Hymenoptera. De larven van *Microdon*-soorten leven in mierenesten als predatoren van het mierenbroed. De larven van *Volucella bombylans* leven in hommelnesten als afvaleters. De larven van *Volucella pellucens* en *V. zonaria* leven in nesten van sociale ploovleugelwespen als afvaleters. De larve van *Volucella inanis* leeft in nesten van sociale ploovleugelwespen als parasitoïd. De larven van *Chrysotoxum*- en *Xanthogramma*-soorten voeden zich met wortelluizen die met mieren geassocieerd zijn. Enkele soorten kunnen als larve economische schade aanrichten; de larven van *Eumerus funeralis*, *E. strigatus* en *Merodon equestris* vreten aan bloembollen. Daarentegen gelden de larven van bladluisetende soorten als nuttig wegens hun rol als natuurlijke biologische bestrijders (REEMER ET AL. 2009, VAN RIJN & SMIT 2007). Als imago leven zweefvliegen doorgaans van nectar en stuifmeel. Zweefvliegen zijn daarom na bijen vermoedelijk de belangrijkste bestuivers. Soms voeden zweefvliegen zich overigens ook met honingdauw (zoete uitscheiding van bladluizen).

▶ Beek-bronzweefvlieg *Sphagina elegans*

▶▶ Kleine gevlekte langlijf *Sphaerophoria fatarum*





Diversiteit

Wereldwijd zijn 6000 soorten beschreven (THOMPSON & ROTHERAY 1998) en mogelijk zijn er nog zo'n 3000 onbeschreven soorten. In Nederland zijn 301 gevestigde soorten vastgesteld en hiervan is één soort exoot (REEMER ET AL. 2009, VAN STEENIS & BARENDREGT 2002). Daarnaast zijn er 31 niet-gevestigde soorten vastgesteld. Hieronder zijn vier incidenteel geïmporteerde soorten; verder gaat het hierbij vermoedelijk om soorten die af en toe uit de buurlanden komen aanvliegen, maar geen stabiele populaties binnen de landsgrenzen hebben. Uit het nabije buitenland zijn 33 soorten bekend die niet in Nederland gevonden zijn (REEMER ET AL. 2009). Er bestaat een kans dat een deel van deze soorten vroeg of laat in Nederland opduikt. *Chrysogaster rondanii* is beschreven aan de hand van Nederlands materiaal.

Voorkomen

Het Zuid-Limburgse heuvelland, de duinen en de hogere

zandgronden zijn het rijkst aan soorten (BARENDREGT ET AL. 2009). Hier zijn in sommige goed ontwikkelde, gevarieerde loofbossen in de loop van de tijd meer dan 100 soorten aan te treffen. Zuid-Limburg heeft zelfs een gemiddeld soorten-aantal van 139 per 5x5km-hok. Voor de meeste soorten zijn de dichtheden niet hoog, maar van bijvoorbeeld de larven van *Eristalis tenax* kunnen in gierputten vele honderden individuen aanwezig zijn. Door biotoopvernietiging, vermessing en verdroging zijn minstens 11 soorten verdwenen uit Nederland (ZEEGERS & VAN STEENIS 2009). Sinds 1980 zijn ongeveer 40 soorten aan de Nederlandse lijst toegevoegd. Hierbij gaat het slechts deels om werkelijk nieuwe ontdekkingen, bijvoorbeeld van soorten waarvan de populaties voorheen over het hoofd waren gezien of van soorten die zich pas recent in Nederland gevestigd hebben. Voor een ander deel betreft het taxonomische opsplitsingen, waarbij door nieuwe inzichten bleek dat één soort eigenlijk uit twee of meer sterk op elkaar lijkende soorten bestaat. Met de zweefvliegenfauna van de Nederlandse bossen gaat het relatief goed: veel bossoorten zijn de afgelopen decennia vooruitgegaan, vermoedelijk als gevolg van de toegenomen oppervlakte en ouderdom van de bossen en een gunstiger bosbeheer. Relatief veel soorten met aquatische larven zijn de afgelopen decennia sterk in voorkomen achteruitgegaan (REEMER 2005, ZEEGERS & VAN STEENIS 2009).

Determinatie

VERLINDEN 1991, REEMER 2000, BARENDREGT 2001, VAN VEEN 2004.



Aantal waargenomen soorten zweefvliegen per 5x5 km tot en met 2009. Kwadratisch geschaald; grootste stip: 169-212 soorten.

Bron: EIS-Nederland.



Larve van een *Syrphus*-soort

Animalia ► Arthropoda (fylum) ► Pancrustacea (subfylum) ► Hexapoda (klasse) ► Insecta (subklasse) ► Diptera (orde) ► Calliphoridae (familie)

CALLIPHORIDAE - BROMVLIEGEN

J. (HANS) HUIJBREGTS

NEDERLAND 34 gevestigd, nog 3 verwacht
WERELD 1524 beschreven

Bromvliegen zijn als familie heel lastig te herkennen, mogelijk omdat zij geen natuurlijke groep vormen (ROGNES 1998). Een groot deel bestaat uit prachtige, glanzend groene of blauwe middelgrote vliegen. De meeste soorten van het genus *Pollenia* zijn daarentegen dof bruingrijs, en eenvoudig te herkennen aan de typisch gekronkelde zilver- of goudkleurige haren op hun borststuk. De overige soorten zijn heel divers in uiterlijk. Veel bromvliegen kunnen uitstekend vliegen en zijn in staat zich over grote afstanden te verplaatsen. Bromvliegen zijn in al hun stadia terrestrisch.

Cyclus

Na de paring worden óf eieren óf eerstestadiumlarven op verse dode of levende dieren afgezet. De soorten die direct

levende larven afzetten leven meestal op kleiner aas zoals slakken en regenwormen; alle soorten die zich op gewervelden ontwikkelen worden als ei afgezet. De pootloze larve (made) doorloopt tot aan de verpopping drie stadia. Uit het puparium komt na enige tijd het vrijlevende imago te voorschijn. Het volwassen stadium duurt meestal enkele weken, als het exemplaar als imago overwintert, echter enkele maanden. De meeste soorten die op aas van gewervelde dieren leven hebben meerdere generaties per jaar, van de soorten met een andere levenswijze is vaak weinig over het aantal generaties bekend. Sommige bromvliegen leggen zeer veel eieren. Van *Calliphora vicina* is bekend dat de wijfjes per keer tot 180 eieren kunnen afzetten, tot een totaal van 2000-3000 gedurende hun gehele leven. Binnen de familie



▲ Keizervlieg
Lucilia caesar

zijn verschillende wijzen van overwintering bekend: zo overwinteren de genera *Calliphora* en *Pollenia* als imago terwijl *Lucilia* als volgroeide made de winter doorbrengt.

Ecologie

De maden van bromvliegen hebben een zeer verschillend dieet: 12 soorten leven van dode gewervelden, één soort van levende schapen maar ook van dode gewervelden, één soort van levende padden, één soort van levende vogels, 13 soorten van levende regenwormen, vijf soorten van levende slakken en één soort vermoedelijk van de eipakketten van treksprinkhanen. Zowel de larven als de imago's hebben zuigende monddelen en kunnen dus alleen vloeibaar voedsel opnemen. Bij de maden is sprake van externe vertering; zij braken enzymen uit die het weefsel van het kadaver voor een groot deel oplossen zodat ze het kunnen opslobberen. De volwassen vliegen zijn veel op (scherm) bloemen te vinden waar zij koolhydraten in de vorm van nectar opzuigen. Pas nadat het wijfje ook een eiwitmaaltijd heeft genoten kan eiafzetting plaats vinden. Sommige bromvliegen veroorzaken overlast; *Lucilia sericata* is een

▼ Lijkenvlieg
Cynomya mortuorum

▶▶ Sprinkhanenvlieg
Stomobhina lunata



beruchte plaag in de schapenhouderij en de in gebouwen overwinterende clustervliegen (*Pollenia*) worden door veel mensen als een probleem ervaren. Bromvliegen vervullen een belangrijke rol in het ecosysteem: met name *Calliphora*- en *Lucilia*-soorten zijn van belang voor de afbraak van kadavers waardoor zij nutriënten voor hergebruik beschikbaar maken.

Diversiteit

In de wereld zijn 1524 soorten bromvliegen beschreven (COURTNEY ET AL. 2009). Uit Nederland zijn 34 gevestigde soorten bekend en er worden nog drie soorten verwacht.

Voorkomen

Er is geen duidelijk geografisch patroon in soortenrijkdom. De twee best onderzochte 10x10km-hokken van Nederland zijn Leidschendam (ZH) en de Sint Pietersberg (LI). Uit deze gebieden zijn beide 20 soorten bekend, waarvan 14 in beide hokken voorkomen. Bijna overal zeer algemeen zijn de roodwangbromvlieg *Calliphora vicina*, de schapenbromvlieg *Lucilia sericata* en clustervlieg *Pollenia rudis*. Van vier soorten zijn alleen enkele oude of zeer oude waarnemingen uit ons land bekend: *Eurychaeta palpalis*, *Lucilia pilosiventris*, *Pollenia atramentaria* en *Pollenia mayeri*. Het is mogelijk dat dit slechts incidenteel geïmporteerde soorten betreft die nooit gevestigd zijn geweest. Sinds 1980 konden negen nieuwe soorten gemeld worden voor Nederland, dit zou vooral komen door een toename in aandacht voor deze groep (VAN AARTSEN 1997, HUIJBREGTS 2002). Een bijzonder geval betreft *Stomobhina lunata*. Het voedsel van deze soort zou bestaan uit eipakketten van treksprinkhanen (GREATHEAD 1962). Sinds 1990 wordt *S. lunata* regelmatig in Nederland waargenomen. In Engeland wordt de soort sporadisch gesignaleerd, in jaren met veel treksprinkhanen in Afrika zou *S. lunata* met de wind vanuit Afrika naar Engeland worden geblazen (ERZINÇLIOĞLU 1996). Als deze theorie klopt en ook voor Nederland geldt zou *S. lunata* als dwaalgast/zwerver dienen te worden opgevat.

Determinatie

ROGNES 1991, AANGEVULD MET MIHÁLYI 1976, 1977.

Animalia ► Arthropoda (fyllum) ► Pancrustacea (subfyllum) ► Hexapoda (klasse) ► Insecta (subklasse) ► Hymenoptera (orde)

HYMENOPTERA - VLIESVLEUGELIGEN

C. (KEES) VAN ACHTERBERG

NEDERLAND 5315 gevestigd (waarvan ruim 100 exoten),
nog meer dan 1000 verondersteld of verwacht
WERELD 146,310 beschreven

Insecten met in principe twee paar vliezige vleugels die met haakjes aan elkaar bevestigd kunnen worden. De voorvleugel heeft relatief weinig en tamelijk grote cellen, maar bij kleine soorten is de adering vaak sterk gereduceerd. De monddelen zijn bijtend, maar bij bijen is er ook een lintvormige 'tong' aanwezig om nectar te verzamelen. Onder de vliesvleugeligen worden drie hoofdgroepen onderscheiden: bladwespen (Symphyta: zonder 'wespentaille' en de vrouwtjes met legzaag of -boor), sluipwespen (Parasitica: met wespentaille en legboor) en angeldragers (Aculeata: met wespentaille en de legboor is meestal omgevormd tot angel). Verderop in dit hoofdstuk worden de gewone bladwespen (Tenthredinidae - Symphyta), de ichneumoniden of gewone sluipwespen (Ichneumonidae - Parasitica), de bijen en mieren (Apidae en Formicidae, beide uit de Aculeata) behandeld. Vrijwel alle soorten zijn terrestrisch, een klein aantal soorten leeft echter als larve aquatisch als parasitoïd van waterinsecten.

Cyclus

Bij de vliesvleugeligen zijn zeer veel verschillende levenscycli mogelijk. De algemene cyclus is gebaseerd op geslachtelijke voortplanting, waarbij onbevuchte (haploïde) eieren altijd mannetjes opleveren en bevruchte (diploïde) eieren vrouwtjes. Parthenogenese, zowel permanent of alleen in bepaalde regio's, komt ook in veel groepen voor en kan worden veroorzaakt door een besmetting met bacteriën (*Wolbachia* en *Cardinium*). Het ei wordt op, bij of in het voedsel voor de larve gelegd. In enkele families van de sluipwespen en de angeldragers komt polyembryonie voor; hierbij ontstaan uit één ei tot enkele honderden individuen. Nadat de larven uitkomen wordt bij de bladwespen en de angeldragers direct begonnen met eten. De larven van sluipwespen leven of spinnen hun cocons op of in andere insecten en kunnen soms een tijd in de gastheer verblijven zonder met eten te beginnen. Sluipwespen worden meestal parasitoïden genoemd omdat de gastheer uiteindelijk gedood wordt, ze weinig kleiner zijn dan de gastheer en alleen het larvestadium parasitair leeft. Er zijn bij de vliesvleugeligen meestal drie tot vijf larvale stadia. De hierop volgende pop kan naakt zijn of beschermd zijn door een zijden cocon. Volwassen vliesvleugeligen leven solitair, behalve bij de sociale angeldragers. Bij deze groep kunnen grote verschillen ontstaan tussen de seksen en onderling tussen de vrouwtjes als er een kastensysteem met werksters aanwezig is (zie de tekst over mieren en bijen). De duur van de gehele levenscyclus varieert van enkele weken (bij veel sluipwespen, maar afhankelijk van het weer en de beschikbaarheid van het voedsel) tot meestal een jaar. Bij sommige soorten kan een deel van de populatie enkele jaren 'overliggen' (larven of poppen blijven langer dan gebruikelijk in rust); het langst bekend is een cyclus van vijf jaar.

Ecologie

De larven van bladwespen zijn voornamelijk planteneters; hun dieet varieert van pollen (dennenappelbladwespen) tot

blad (meeste bladwespen) en stengels (halmwespen). Galvorming komt incidenteel ook voor bij bladwespen. Binnen de Symphyta bevinden zich ook de houtwespen die hout eten, waarbij endosymbiotische schimmels in de darmen helpen met de vertering. Volwassen bladwespen eten pollen en drinken nectar, maar er zijn ook groepen die predatoren zijn of weinig of niets eten.

De larven van sluipwespen zijn min of meer gespecialiseerde predatoren (parasitoïden) van allerlei insecten en spinnen, waarbij verschillende stadia van de gastheer (ei, larve, pop, volwassen insect) geparasiteerd kunnen worden. Kleptoparasitisme komt bij een enkele familie voor waarvan de larven in bijennesten leven (Gasteruptionidae). Binnen de sluipwespen zijn er ook hyperparasitoïden die weer leven op parasitoïden in hun gastheer. Ook deze hyperparasitoïden kunnen weer geparasiteerd worden door een hyperparasitoïd, en dit gaat door tot in de derde graad. Een kleine maar afwijkende groep binnen de gewone sluipwespen (Ichneumonidae - Pimplinae) legt een ei op levende spinnen en een andere (Hybrizontinae; evenals een groep schildwespen, Braconidae - Euphorinae) op levende mieren. Sluipwespen eten hun prooi, die aanvankelijk blijft leven, binnen enkele dagen op. Eerst worden de minder belangrijke weefsels opgegeten (vetvoorraden, voortplantingsorganen) en net voor het moment van verpoppen worden ook de essentiële organen opgegeten en sterft de gastheer bijna altijd. Sluipwespen die op de gastheer leven beginnen direct te eten. Sluipwespen die in de gastheer leven en waarin het ei in een jong stadium van de gastheer gelegd is (ei of jonge larve), kunnen na het uitkomen van het ei wachten totdat de gastheer groot genoeg is voordat ze beginnen met eten. In de tussentijd manipuleren ze de gastheer om geen afweerreactie te vertonen. Dit wordt gedaan door een speciaal virus of door het afscheiden van bepaalde stoffen. Binnen de sluipwespen zijn de galwespen een uitzondering; ze induceren planten tot het maken van gallen, die de larve gebruikt als onderkomen en als voedsel. Galvorming komt ook voor bij een groep van bronswespen, maar deze gallen worden waarschijnlijk niet chemisch geïnduceerd. Volwassen sluipwespen drinken vaak alleen wat water of nectar en leven relatief kort (behalve als ze als volwassen insect overwinteren).

Angeldragers zijn predatoren, parasieten, kleptoparasieten (koekoeksbijen en koekoekswespen) of stuifmeel- en nectarverzamelaars. Graafwespen en spinnendoders verlammen de prooien voor hun nakomelingen; ze blijven daardoor wekenlang vers totdat de larve ze kan opeten. Bijen zijn gespecialiseerde stuifmeeleters en sommige leven van plantenoliën. De larven van angeldragers eten over algemeen hetzelfde als de imago's, maar bij sociale angeldragers wordt door de werksters het voedsel geprepareerd of nectar verwerkt tot honing.

Er zijn enkele soorten bladwespen (onder andere gewone bladwespen en houtwespen) die in Nederland in monoculturen een plaag kunnen worden; dit gebeurt echter zeer



Spinselbladwespen - Pamphiliidae



Knotsprietbladwespen - Cimbicidae



Eulophidae



Schildwespen - Braconidae



Gewone sluipwespen - Ichneumonidae



Goudwespen - Chrysididae



Graafwespen - Crabronidae



Halmwespen - Cephidae



Hongerwespen - Gasteruptionidae



Galwespen - Cynipidae



Perilampidae



Plooiwleugelwespen - Vespidae



Schildwespen - Braconidae



Argusbladwespen - Argidae



Plooiwleugelwespen - Vespidae



Spinnendoders - Pompilidae



Platkopwespen - Bethyidae



Tangwespen - Dryinidae



Bijen - Apidae



Schildwespen - Braconidae



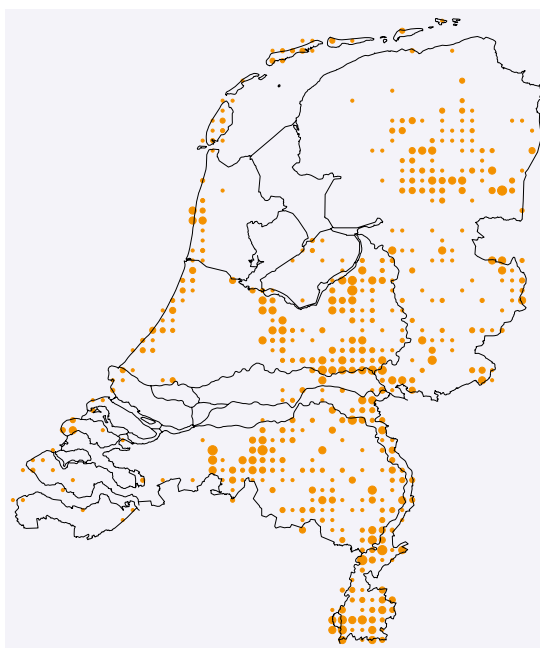
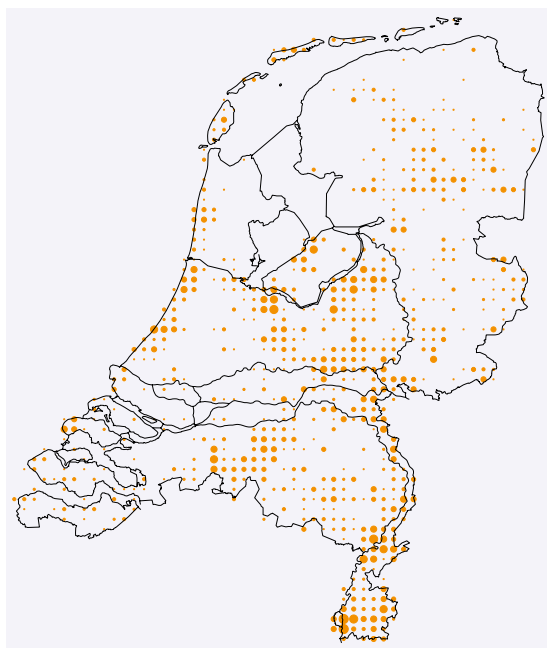
Scelionidae

zelden. Angeldragers kunnen met hun gif een anafylactische shock veroorzaken en kunnen lastig zijn nabij of in huis (bv. limonadewespen *Vespula*). Sluipwespen zijn normaal niet in staat mensen te steken. Veel vliesvleugeligen zijn zeer belangrijk voor de mens. Bijen zorgen voor bestuiving van gewassen en sluipwespen worden gebruikt voor biologische bestrijding van plaaginsecten. Dit gebeurt in kas-teelt door middel van uitgezette dieren, maar ook wilde soorten vervullen deze essentiële rollen in landbouwgebieden. Sluipwespen kunnen ook getraind worden, onder andere om explosieven op te sporen in bagage.

Diversiteit

Wereldwijd zijn 146.310 soorten beschreven (HUBER 2009, LELEJ & NEMKOV 1997, YU ET AL. 2008), maar er kunnen nog duizenden extra soorten verwacht worden. In Nederland zijn 5315 soor-

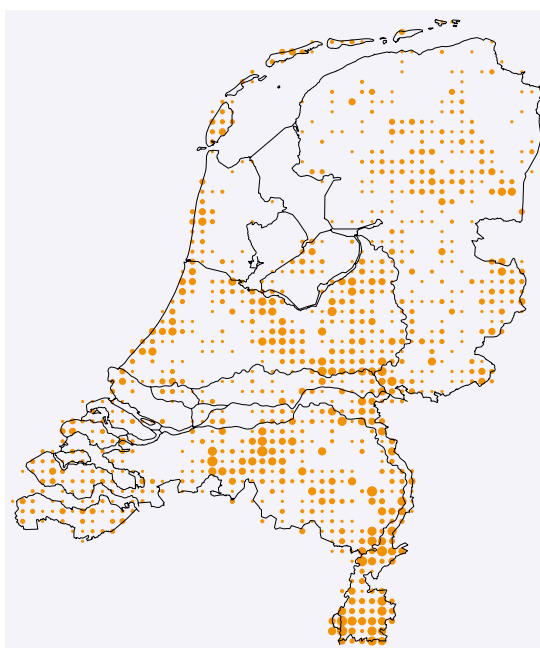
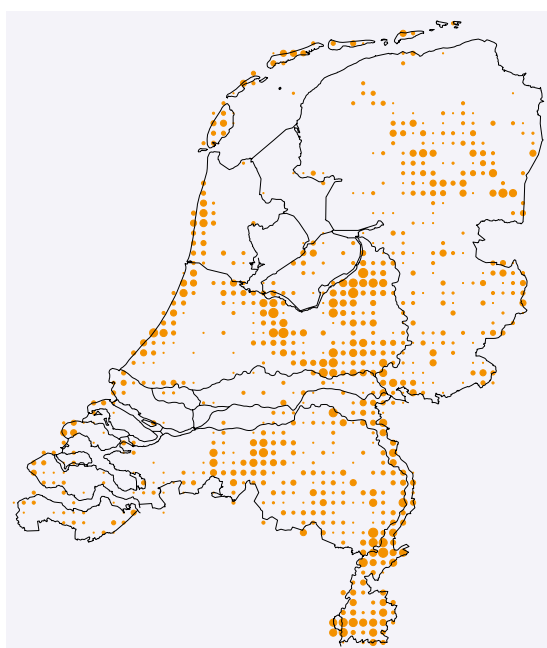
ten vastgesteld en de verdeling over de groepen is weergegeven in de tabel. Met name de aantallen soorten bladwespen en angeldragers zijn vrij nauwkeurig bekend, respectievelijk 541 (TAEGER ET AL. 2006, A.W.M. Mol pers. med.) en 836 (VAN ACHTERBERG & PEETERS 2004, T.M.J. Peeters pers. med.). Er zijn echter ook drie superfamilies die nooit goed onderzocht zijn: Ceraphronoidea, Diaprioidea and Platygastroidea. Hiervan zijn 20 soorten daadwerkelijk gemeld, maar met een voorzichtige schatting zijn er nog 440 extra soorten in Nederland (in het Verenigd Koninkrijk komen van deze groepen minstens 529 soorten voor). Hierdoor komt het totaal aantal vliesvleugeligen op 5755 soorten. Daarnaast zijn er zeker nog veel, vooral kleine, sluipwespsoorten te ontdekken in enkele weinig onderzochte groepen van de Ichneumonoidea en Cynipoidea. Ook mag verwacht worden dat er in Nederland méér dan 100 onbeschreven



Aantal waargenomen soorten platkopwespen, goudwespen, tangwespen en peerkopwespen (Chrysoidea) per 5x5 km tot en met 2009. Kwadratisch geschaald; grootste stip: 39-47 soorten. Bron: EIS-Nederland.



Aantal waargenomen soorten mierwespen, zwarte mierwespen en knotswespen (Mutillidae) per 5x5 km tot en met 2009. Kwadratisch geschaald; grootste stip: 8-9 soorten. Bron: EIS-Nederland.



Aantal waargenomen soorten spinnendoders (Pompilidae) per 5x5 km tot en met 2009. Kwadratisch geschaald; grootste stip: 36-44 soorten. Bron: EIS-Nederland.



Aantal waargenomen soorten plooiwingswespen (Vespidae) per 5x5 km tot en met 2009. Exponentieel geschaald; grootste stip: 20-38 soorten. Bron: EIS-Nederland.

Tabel

Samenstelling van de Nederlandse fauna van vliesvleugeligen. Van drie superfamilies waarvoor geen goede Nederlandse cijfers beschikbaar zijn, zijn soortenaantallen in Nederland geschat op basis van de opgave voor Groot-Brittannië. Totaal aantal beschreven soorten naar Huber (2009), voor Ichneumonoidea aangevuld met gegevens van Yu et al. (2008) en voor Mutillidae van Lelej & Nemkov (1997). Bronnen: VAN ACHTERBERG 1982, 2009, VAN ACHTERBERG & PEETERS 2004, GIJSWIJT 2003, 2006, TAEGER ET AL. 2006, C. van Achterberg (pers. obs.). Indeling volgens Van Achterberg & Peeters (2004), Pilgrim et al. (2008) en C. van Achterberg.

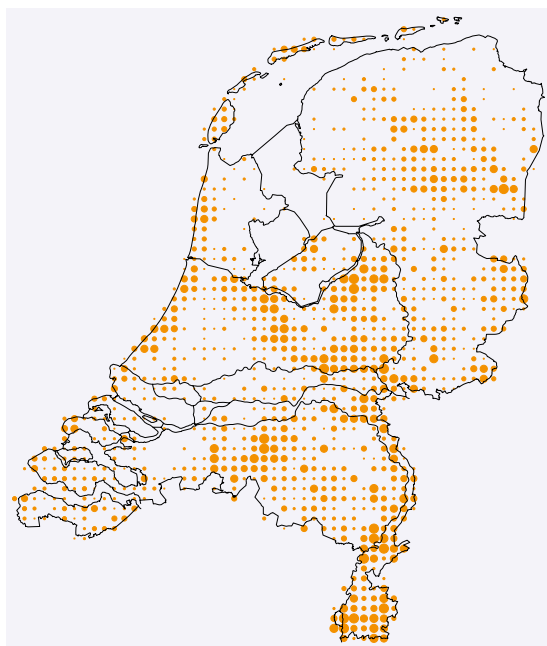
Groep familie		Aantal soorten Nederland	Aantal soorten wereld				
SYMPHYTA				Chalcididae	10	1469	
Xyeloidea		3	52	Encyrtidae	88	4058	
Xyelidae	dennenappelbladwespen	3	52	Eulophidae	347	4969	
Pamphilioidea		37	650	Eupelmidae	16	931	
Pamphiliidae	spinselbladwespen	37	600	Eurytomidae	40	1453	
Tenthredinoidea		473	7145	Mymaridae	84	1437	
Argidae	argusbladwespen	18	1000	Perilampidae	11	284	
Blasticotomidae	varenbladwespen	1	8	Pteromalidae	399	3500	
Cimbicidae	knotsprietbladwespen	17	75	Tetracampidae	3	44	
Diprionidae	dennenbladwespen	14	120	Torymidae (incl. Ormyrinae)	95	1025	
Tenthredinidae	echte bladwespen	423	5511	Trichogrammatidae	11	881	
Cephoidea		14	100	Ichneumonoidea	2645	42.354	
Cephidae	halmwespen	14	100	Braconidae schildwespen	1089	18.581	
Siricoidea		11	116	Ichneumonidae gewone sluipwespen	1556	23.773	
Siricidae	houtwespen	8	115	totaal Parasitica in Nederland	4378		
Xiphydriidea		3	112	(waarvan 3938 ook daadwerkelijk gemeld en nog ~440 uit de drie geschatte superfamilies worden opgeteld)			
Xiphydriidae	kleine houtwespen	3	112	ACULEATA			
Totaal Symphyta in Nederland:		541		Chrysoidea	108	6516	
PARASITICA				Bethylidae	platkopwespen	14	2325
Stephanoidea		1	326	Chrysididae	goudwespen	52	250
Stephanidae	kroonwespen	1	326	Dryinidae	tangwespen	40	1598
Trigonalidea		1	100	Embolemidae	peerkopwespen	2	47
Trigonalidae		1	100	Formicoidea		75	14.095
Evanoidea		12	1135	Formicidae	mieren	75	14.095
Aulacidae		1	178	Mutillidea		8	3777
Gasteruptiidae	hongerwespen	10	502	Mutillidae	mierwespen	3	3650
Evaniidae	vlagwespen	1	455	Myrmosidae	zwarte mierwespen	1	60
Ceraphronoidea		~80	603	Sapygidae	knotswespen	4	67
Ceraphronidae		~40	302	Pompiloidea		66	4850
Megaspilidae		~40	301	Pompilidae	spinnendoders	66	4850
Diaprioidea:		~250	2049	Thynnoidea		1	~1290
Diapriidae		~250	2049	Thynnidae		1	~1000
Platygastridea:		~130	4697	Tiphioidea		4	~710
Platygastridae		20	1311	Tiphidae	keverdoders	4	~700
Scelionidae		~110	3386	Vespoidea		54	4957
Proctotrupoidea:		13	382	Vespidae	plooivleugelwespen	54	4918
Heloridae		4	23	Apoidea		520	25.906
Proctotrupidae		9	359	Ampulicidae	kakkerlakkendoders	1	198
Cynipoidea:		130	3001	Crabronidae	graafwespen	163	8636
Cynipidae	galwespen	59	1370	Sphecidae	langsteelgraafwespen	6	731
Figitidae		69	960	Apidae s.s.	bijen en hommels	350	20.000
Ibaliidae		2	20	Totaal Aculeata in Nederland	836		
Chalcidoidea	bronswespen	1116	22.740	Totaal aantal Nederlandse soorten vliesvleugeligen: 5755			
Aphelinidae		12	1192	(waarvan 5315 daadwerkelijk gemeld en 440 geschat)			

soorten sluipwespen voorkomen. Meer dan 100 soorten zijn beschreven aan de hand van Nederlands materiaal.

Voorkomen

Met name Zuid-Limburg, en voor angeldragers vooral Midden-Limburg, en de duinen zijn zeer soortenrijke gebieden (bv. ZEEGERS 2001, PEETERS ET AL. 2004). Ook bijvoorbeeld gevarieerde geriefhoutbosjes kunnen zeer rijk zijn aan

sluipwespen (VAN ACHTERBERG 2007). Bij bladwespen en sluipwespen is van achteruitgang weinig bekend, de soortenaantallen nemen nog steeds sterk toe door kennistoename. Angeldragers zijn vrij goed onderzocht; ondanks dat nog regelmatig een soort nieuw voor de fauna opduikt (circa één per jaar), is de achteruitgang bij deze groep sterk, met name bij de bijen (zie tekst hieronder). Als bedreigingen voor vliesvleugeligen zijn de algemene achteruitgang van bio-



topen, verzuring en vergrassing en verlies van allerlei bloemrijke overhoeken en van nestelgelegenheid te noemen. Ook verkeerd natuurbeheer draagt bij aan het verdwijnen van zeer schaarse soorten: bij het maaien van natuurterreinen worden soms alle voedselplanten in een keer gemaaid, waardoor overwinteringsgelegenheden en nestelplaatsen in overjarige stengels, zaadhoofdjes en dergelijke verdwijnen. Wilde bijen ondervinden concurrentie van in natuurgebieden geplaatste volken honingbijen *Apis mellifera*.

Determinatie

Inleidend, familietabellen: OEHLKE 1969, RICHARDS 1977, VAN ACHTERBERG 1982, GAULD & BOLTON 1988, GOULET & HUBER 1993, VAN ACHTERBERG & DE ROND 2004. Alle groepen: MEDVEDEV 1986, 1988. Symphyta (bladwespen): BENSON 1952, 1958, MUCHE 1967-1970, QUINLAN & GAULD 1981, VAN ACHTERBERG & VAN AARTSEN 1986, BURGGRAAF-VAN NIEROP & VAN ACHTERBERG 1990, MEDVEDEV 1994, BLANK 1998, BLANK & RITZAU 1998, TAEGER 1998, MOL 2002-2003, SHINOHARA 2002, VIITASAARI 2002A, 2002B, 2002C. Sluipwespen algemeen: ASKEW 1973, QUICKE 1997. Proctotrupoidea: NIXON 1957, 1980, PSCHORN-WALCHER 1971, MASNER 1980, MASNER & HUGGERT 1989, VAN ACHTERBERG 2006. Platygastroidea: AUSTIN ET AL. 2005. Cynipoidea: EADY & QUINLAN 1963, QUINLAN 1978, DOCTERS VAN

LEEUWEN 1982, 2009, FERGUSON 1986, NORDLANDER ET AL. 1996, RONQUIST 1999, MELIKA 2006. Chalcidoidea: FERRIÈRE & KERRICH 1958, ASKEW 1968, SCHAUFF 1984, ELLENSCHO & WALL 1984, BOUČEK 1988. Pteromalidae: GRAHAM 1969, BOUČEK & RASPLUS 1991. Braconidae (schildwespen): FISCHER 1972, 1977, VAN ACHTERBERG 1988, 1990, 1993A, 1993B, 1997, 2003, SHAW & HUDDLESTON 1991, SIMBOLOTTI & VAN ACHTERBERG 1992, 1999. Aculeata algemeen: VAN ACHTERBERG & DE ROND 2004. Bethylidae: PERKINS 1976. Dryinidae (tangwespen) en Embolemidae (peerkopwespen): PERKINS 1976, OLMI 1994, VAN ACHTERBERG & VAN KATS 2000. Chrysididae (goudwespen): MORGAN 1984, KUNZ 1989, 1994, KIMSEY & BOHART 1990, LINSSENMAIER 1997. Mutillidae (mierwespen), Sapygidae (knotswespen) & Tiphidae (keverdoders): VAN ACHTERBERG & DE ROND 2004. Pompilidae (spinnendoders): OEHLKE & WOLF 1987, VAN ACHTERBERG & DE ROND 2004, NIEUWENHUIJSEN 2005, 2008. Vespidae (plooi vleugelwespen): KEMPER & DÖHRING 1967, RICHARDS 1980, HENSEN 1985, SCHMID-EGGER 2002, 2004, SMIT 2003, MAUSS & TREIBER 2004, DVORAK & OBERTS 2006. Sphecidae, Crabronidae (graafwespen): BOHART & MENKE 1976, RBITSCH ET AL. 1993, 1997, 2001, KLEIN 1997, 1999, BLÖSCH 2000, JACOBS 2007. Zie ook de familieteksten hieronder.



Aantal waargenomen soorten kakkerlakkendoders, graafwespen en langsteelgraafwespen (Apoidea: Ampulicidae, Crabronidae, Sphecidae) per 5x5 km tot en met 2009. Exponentieel geschaald; grootste stip: 61-120 soorten. Bron: EIS-Nederland.



Franse veldwesp *Polistes dominulus* op het nest



Animalia ► Arthropoda (fylum) ► Pancrustacea (subfylum) ► Hexapoda (klasse) ► Insecta (subklasse) ► Hymenoptera (orde) ► Tenthredinidae (familie)

TENTHREDINIDAE - GEWONE BLADWESPEN

AD W.M. MOL

NEDERLAND 423 gevestigd, nog 60-70 soorten verwacht
WERELD 5511 beschreven

Tenthredinidae zijn kleine tot middelgrote bladwespen (3-15 mm). Een belangrijk kenmerk van bladwespen is het ontbreken van de zogenaamde wespentaille. De larven lijken erg op rupsen, maar hebben altijd meer dan zes pootparen, terwijl rupsen maximaal vijf pootparen hebben. Alle soorten zijn terrestrisch.

Cyclus

De meeste gewone bladwespen planten zich geslachtelijk voort. Een aantal soorten is in ons land compleet partheno-

genetisch en de populatie bestaat dus alleen uit vrouwtjes. Mannetjes van deze soorten zijn vaak wel bekend uit zuidelijker streken. Veel van de seksuele soorten kunnen zich vermoedelijk geregeld ook parthenogenetisch voortplanten. De algemene cyclus van bladwespen wijkt weinig af van andere Hymenoptera: nadat het dier uit het ei is gekropen volgen vier (mannetjes) of vijf (vrouwtjes) larvestadia, vervolgens een prepop, dan een pop en vervolgens komt het imago uit. De volwassen dieren leven enkele weken. De larvale stadia kunnen enkele weken tot enkele maanden in



▲ Larven van *Croesus septentrionalis*

▼ *Dolerus aericeps*

▶▶ *Eutomostethus ephippium*

beslag nemen. Wel is bekend dat sommige soorten als prepop of pop één tot zelfs enkele winters kunnen 'overliggen'. De overwintering vindt vrijwel uitsluitend plaats als prepop. De soorten van één genus, *Apethymus*, overwinteren als ei.

Ecologie

Bladwespen leven als larve van plantaardig materiaal. Veel soorten hebben vrijlevende larven, maar een levenswijze

als galvormer, tak-, halm- of bladmineerder komt in bepaalde groepen veel voor. Het vraatbeeld van soorten met vrijlevende larven is divers. Sommige soorten (bv. *Caliroa*) skeletteren de bladeren door alleen het bladmoes aan de onderzijde van de bladeren te eten, terwijl andere soorten gewoon happen van bladeren nemen. Volwassen bladwespen eten voornamelijk pollen of nectar, maar er zijn soorten die ook andere insecten eten. Bladwespen kunnen economisch schade aanrichten doordat er soorten zijn die van fruit leven (vooral het genus *Hoplocampa*). Daarnaast zijn er soorten die leven op den, lariks en spar en zij kunnen incidenteel in bosbouwmonocultures economische schade aanrichten. Onder tuinliefhebber zijn bladwespen soms gevreesd omdat sommige soorten leven op rozen en gekweekte salomonszegel.

Diversiteit

In totaal zijn 5511 soorten beschreven (ECATSYM 2010), terwijl er nog veel onbeschreven soorten zijn. In Nederland zijn 423 gevestigde soorten vastgesteld (A.W.M. Mol pers. obs.) en kunnen nog ongeveer 60-70 soorten verwacht worden (TAEGER ET AL. 2006, A.W.M. Mol pers. obs.).

Voorkomen

Zandige regio's, zowel de duinen als de hogere zandgronden en het riviereengebied, en het Zuid-Limburgse heuvellandschap zijn het rijkst aan soorten. Er zijn locaties in Nederland met veel vegetatiestructuur en plantensoorten waar



▶ Bladmijn van *Fenusa pumila*

▶▶ Larve van *Tenthredo mandibularis*



wel 100 verschillende soorten gevonden zijn in een malaiseval. Vermoedelijk zijn twee soorten uit Nederland verdwenen: *Tenthredo neobesa* en *Pachynematus gebysi*. Dit komt waarschijnlijk doordat hun biotoop, respectievelijk kalkgrasland en natte beekdalen met adderwortel, grotendeels is verdwenen en in kwaliteit is achteruitgegaan door vermessing en verdroging. Door een toename in waarnemersactivi-

teit en toegenomen taxonomische kennis konden sinds 1980 ongeveer 60 soorten aan de Nederlandse lijst worden toegevoegd; dit zijn dus niet echt recent gevestigde soorten.

Determinatie

ENSLIN 1912-1917, 1914, BERLAND 1947, BENSON 1951-1958, MUCHE 1967-1970, ZHELOCHOVTSEV 1988.

Animalia ► Arthropoda (fyllum) ► Pancrustacea (subfyllum) ► Hexapoda (klasse) ► Insecta (subklasse) ► Hymenoptera (orde) ► Ichneumonidae (familie)

ICHNEUMONIDAE - ICHNEUMONIDEN

C.J. (KEES) ZWAKHALS

NEDERLAND 1556 gevestigd, nog honderden verwacht
WERELD 23.773 beschreven

Ichneumoniden (of gewone sluipwespen) vormen de soortenrijkste familie binnen de vliesvleugeligen (Hymenoptera). De larven leven parasitair in of op insecten en spinnen. Deze dieren hebben vaak een langgerekt lichaam en de vrouwtjes bezitten een (soms zeer lange) ovipositor (legboor). Deze ovipositor bestaat uit een deel dat de eieren legt en twee beschermende delen daar omheen. Uit dezelfde ovipositor kan soms ook gif worden gespoten om de gastheer tijdelijk te verlammen of in sommige gevallen om vijanden af te weren. Ichneumoniden verschillen van andere wespen doordat hun antennen vaak 16 of meer leden hebben in plaats van 13 of minder. Alle soorten zijn terrestrisch, behalve *Agriotypus armatus* die parasiteert op de larven van kokerjuffers (Trichoptera) in stromende beken.

Cyclus

Ichneumonidae leggen hun eieren in of op een gastheer, vaak de larve van een ander insect zoals een vlinder, een andere vliesvleugelige en soms de larve van een kever. Zelfs zijn er enkele soorten die spinnen parasiteren. Daarbij is bijna altijd sprake van één parasietlarve per gastheer. Een uitzondering op die regel wordt onder andere gevormd door gregaire parasieten in eicocons van spinnen. Met een gespecialiseerde lange ovipositor kunnen sommige soorten doordringen in hout of in gallen om daarin versholene gastheren te bereiken. Zoals bij de Hymenoptera in het algemeen het geval is kunnen er twee typen eieren gelegd worden: eieren die bevrucht zijn door mannetjes en die nieuwe vrouwtjes worden (diploïd – met een dubbele set chromosomen) en onbevruchte eieren die resulteren in mannetjes (haploïd – met een enkele set chromosomen). In enkele gevallen vindt

ongeslachtelijke voortplanting plaats en kent een soort alleen vrouwtjes. De larve die uit het ei komt zal uiteindelijk de gastheer leeg zuigen en doden, waarna de verpopping naar een imago plaatsvindt. Deze levenscyclus van ei tot imago kan in enkele weken worden afgerond en dan zijn meerdere generaties per jaar mogelijk, maar kan ook bijna één of zelfs meerdere jaren duren. Dit laatste is bijvoorbeeld het geval bij houtbewonende larven.

De ontwikkeling van de parasitoïde larve verloopt vaak nogal schoksgewijs. Aanvankelijk neemt de jonge larve nauwelijks

▼
Cratichneumon culex

◀◀
Sluipwesplarve als ectoparasiet bij strekspinnenvlak voor 'de grote slurp'

▼▼
Pop van Campopleginae





▲
Gelis meigenii

▶
Sphinctus serotinus
met rups van *Apoda limacodes*

▶▶
Hyposoter carbonarius



voedsel op en kan de gastheer normaal verder leven en groeien. Tot de gastheer groot genoeg is en de sluipwesplarve in enkele dagen de gastheer leeg zuigt ('de grote slurp'). Zo gaat het bijvoorbeeld bij ectoparasitoïden op spinnen die als jonge larve op de spin overwinteren en deze ten slotte in twee dagen leeg zuigen. Bij vele endoparasitoïden van rupsen gaat het ook zo, waarbij de ontwikkeling van de sluipwesplarve pas begint als de rups verpopt is. Voor sterk gespecialiseerde soorten geldt dat ze meestal maar één generatie per jaar produceren.

Ecologie

De larve leeft als parasitoïd in of op insectenlarven of in poppen of op spinnen (de gastheren worden besproken door AUBERT 1969, 1978, 2000). In deze hoedanigheid spelen ze dus een belangrijke rol in ecosystemen, omdat ze betrokken zijn bij de regulatie van de populatiegrootte van allerlei geleedpotigen.

Diversiteit

Wereldwijd zijn ongeveer 23.773 soorten beschreven (YU ET AL. 2008), terwijl er zeker nog honderden onbeschreven soorten zijn. Voor Nederland zijn 1556 gevestigde soorten vastgesteld, terwijl er nog een paar honderd te verwachten zijn (DEN HOED 1961, SMITS VAN BURGST 1918, TEUNISSEN 1947, 1948, 1972, C.J.



Zwakhals pers. obs.). Ongeveer 100 soorten zijn op basis van Nederlandse exemplaren beschreven.

Voorkomen

De duinen, hogere zandgronden en het Zuid-Limburgse heuvelland zijn de soortenrijkste plekken voor Ichneumonidae. Door de geringe onderzoeksintensiteit naar sluipwespen is er weinig te zeggen over veranderingen in de Nederlandse fauna.

Determinatie

PERKINS 1959, 1960, TOWNES 1969A, 1969B, 1970, 1971, GAULD & MITCHELL 1977, FITTON ET AL. 1988.

Animalia ▶ Arthropoda (fylum) ▶ Pancrustacea (subfylum) ▶ Hexapoda (klasse) ▶ Insecta (subklasse) ▶ Hymenoptera (orde) ▶ Formicidae (familie)

FORMICIDAE - MIEREN

ANDRÉ J. VAN LOON, PETER BOER & JINZE NOORDIJK

NEDERLAND 75 gevestigd (waarvan 9 exoten)
WERELD 14.095 beschreven

Kenmerkend voor mieren is het kastensysteem, waarbij de meeste individuen, de werksters, ongevleugeld zijn, terwijl de mannetjes en vrouwtjes (toekomstige koninginnen) gevleugeld zijn; actief eierleggende koninginnen zijn weer ongevleugeld. Tussen het borststuk en het achterlijf bevinden zich een of twee knopen. Het eerste antennelid is opvallend lang. Mieren zijn sociale insecten; ze leven over het algemeen met veel individuen samen in een nest. Alle soorten zijn terrestrisch. In Nederland hebben de meeste soorten een nest in de grond en een enkele soort in bomen (zie ook HÖLLDOBLER & WILSON 1990).

Cyclus

De levenscyclus van mieren verloopt van ei, larve, via een (soms naakte) pop naar imago. Deze insecten leven sociaal in een nest, waar de imago's de onvolwassen stadia verzorgen. Eén of meer koninginnen zorgen voor de eiproductie, terwijl de werksters zorgen voor de bouw van het nest, voedsel en de verzorging van het broed. Een nestpopulatie produceert meestal eens per jaar een nieuwe generatie geslachtelijke dieren: gevleugelde mannetjes en vrouwtjes (koninginnen). Tijdens een, soms massale, bruidsvlucht of zwermvlucht ontmoeten de mannetjes en vrouwtjes van

verschillende nesten elkaar voor de paring (BOOMSMA & LEUSINK 1981, NOORDIJK ET AL. 2008). De bruidsvluchten van verschillende soorten vinden in een voor elke soort specifieke periode van het jaar plaats. Bevruchte vrouwtjes ontdoen zich na de paring van hun vleugels en gaan op zoek naar een geschikte plek voor een nieuw nest. De mannetjes gaan na de paring dood. Bij verschillende soorten komen nauwelijks of geen zwermvluchten voor; de paringen vinden op de grond of in of op het nest plaats. Er zijn meerdere sociaal-parasitaire soorten, dat wil zeggen dat een koningin alleen een kolonie kan stichten met behulp van een andere mierensoort door zich in nesten van die gastheersoort te laten adopteren, de koningin daarvan te doden en haar broed te laten verzorgen door de werksters van de gastheersoort. Tevens is er in Nederland één soort, de woekermier *Anergates atratulus*, die geen werksterkaste heeft, maar alleen koninginnen en mannetjes. De *Anergates*-koningin leeft als parasiet in nesten van *Tetramorium*-soorten, waarvan de werksters voor haar broed zorgen. Ze produceert alleen nieuwe vrouwtjes en mannetjes. Bij mieren bereiken de verschillende kasten een andere leeftijd. Koninginnen kunnen enkele tot vele jaren oud worden, werksters leven waarschijnlijk vele maanden en de mannetjes slechts enkele weken. Na de paring sterven de mannetjes vaak binnen een dag.

Ecologie

De meeste mieren zijn voor een belangrijk deel van hun voedselvoorziening aangewezen op blad-, wortel- of stamluizen. Deze worden 'gemolken' vanwege de suikerhoudende en mineraal- en eiwitrijke honingdauw. Eiwitrijke voedsel is belangrijk voor het broed en daarom bestaat een deel van het voedsel uit allerlei insecten en aas. Er zijn twee soorten waarbij slaven gehouden worden: de algemene bloedrode roofmier *Formica sanguinea* en de zeldzame amazonemier *Polyergus rufescens*. Werksters van een slaafsoort worden in het popstadium uit hun nesten geroofd en in het nest van de slaafhouder tewerkgesteld. *Polyergus rufescens* is zelfs volledig afhankelijk van de slaven voor de voedselvoorziening en verzorging van het broed. Er zijn meerdere voorbeelden van exotische tropische soorten die in warme gebouwen leven en daar soms overlast veroorzaken (BOER & VIERBERGEN 2008). De exotische plaagmier *Lasius neglectus* (VAN LOON 2009, MABELIS ET AL. 2010) en de Argentijnse mier *Linepithema humile* (BOER & BROOKS 2009) hebben zich op enkele plaatsen



buitenshuis in stedelijk gebied weten te vestigen en kunnen eveneens overlast in huizen veroorzaken doordat daar nesten worden aangelegd. In de bosbouw kunnen bosmieren *Formica* van nut zijn doordat ze insectenplagen (rupsen, etc.) kunnen voorkomen. Mierennesten kunnen ook aan allerlei andere dieren onderdak bieden. Doordat mierennesten vaak goed zichtbaar zijn en uit vele werksters bestaan, vormen dit aantrekkelijke objecten voor het betrekken van insecten bij natuurbescherming en educatie. Ze zijn belangrijk in de enthousiasmering voor insecten in het algemeen.

▲ Nestkoepel van behaarde bosmier *Formica rufa*

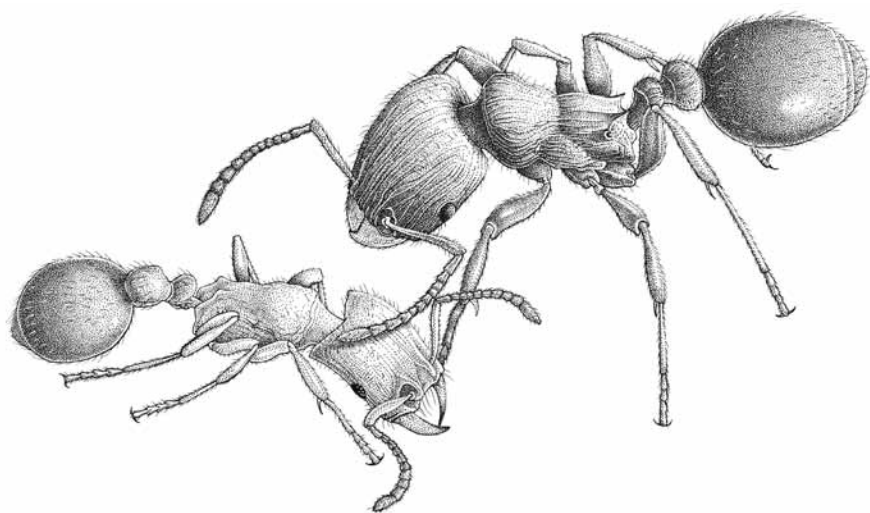


▼ Vrouwte van staafmier *Ponera coarctata*

◀◀ Gewone drentelmier *Stenamma debile*

▼ Humusmier *Lasius platythorax*





▲ Zwarte zaadmier *Tetramorium caespitum* met sabelmier *Strongylognathus testaceus*

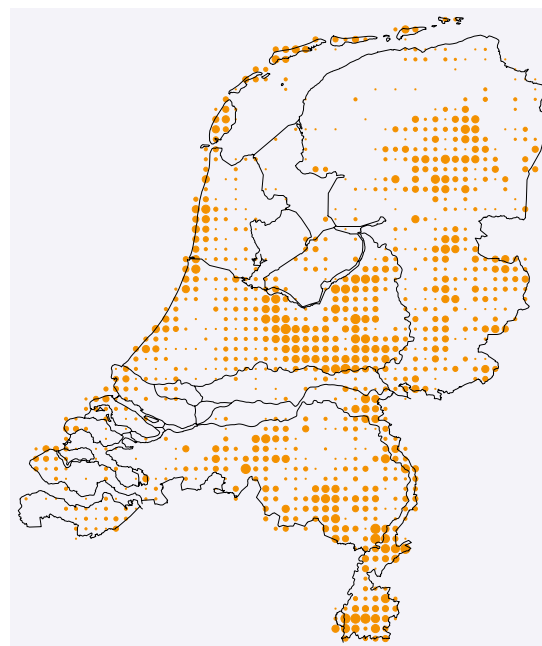
▶▶ Aantal waargenomen soorten mieren per 5×5 km tot en met 2009. Kwadratisch geschaald; grootste stip: 34-41 soorten. Bron: EIS-Nederland.

Diversiteit

Er zijn in totaal 14.095 beschreven mierensoorten, maar naar schatting zijn er nog zo'n 15.000 onbeschreven soorten (CALIFORNIA ACADEMY OF SCIENCES 2010). In Nederland zijn 75 gevestigde soorten vastgesteld, waarvan negen exoten (VAN LOON 2004, BOER 2010). Daarnaast zijn 66 soorten aangetroffen die niet-gevestigd zijn; het gaat hier om mieren die Nederland worden ingevoerd door de mens (BOER & VIERBERGEN 2008) of soorten waarvan de status nog niet duidelijk is. Eén soort, de kokergaststeekmier *Myrmica schenckioides*, een sociaal-parasiet, is beschreven van Nederlands materiaal en tot nu toe ook alleen nog maar in Nederland gevonden.

Voorkomen

De duinen, hogere zandgronden en hoogvenen kunnen zeer rijk zijn aan mierensoorten (bv. VAN LOON 2004). Eén soort, de langhaarmier *Lasius citrinus*, lijkt te zijn verdwenen uit Nederland. Daarnaast gaan veel soorten achteruit, met name door biotoopvernietiging, vermessing, verdroging en



versnippering. Er zijn 13 soorten sinds 1980 nieuw gemeld voor Nederland. Een flink gedeelte hiervan komt doordat herdeterminaties van oude waarnemingen in collecties een nieuwe soort aantoonde, doordat soorten als gevolg van onderzoek gesplitst zijn in twee verschillende soorten en doordat enkele soorten naar alle waarschijnlijkheid allang in Nederland voorkwamen maar bepaalde terreinen recentelijk pas voor het eerst goed onderzocht zijn. Eén soort, de muurmier *Lasius emarginatus*, heeft mogelijk als gevolg van klimaatverandering Nederland kunnen bereiken.

Determinatie

Genera wereldwijd: BOLTON 1994. Soorten: SCHOETERS & VANKERKHOVEN 2001, SEIFERT 2007, BOER 2010.

Animalia ▶ Arthropoda (fyllum) ▶ Pancrustacea (subfyllum) ▶ Hexapoda (klasse) ▶ Insecta (subklasse) ▶ Hymenoptera (orde) ▶ Apidae (familie)

APIDAE - BIJEN

THEO M.J. PEETERS

NEDERLAND 350 gevestigd, nog 30 verwacht
WERELD ca. 19.455 beschreven

Kleine tot relatief grote insecten (3-250 mm). Bijen zijn veelal behaard, waarbij de individuele haren vaak vertakt zijn. Het eerste tarslid van de achterpoot is afgeplat en breder dan de andere tarsleden. Alle soorten zijn terrestrisch en graven meestal zelf hun nesten in de bodem, in dood hout of maken gebruik van allerlei holle ruimten om in te nestelen.

Cyclus

De mannetjes zoeken de vrouwtjes actief op voor de paring, waarna ze sterven. De vrouwtjes maken het nest en verzorgen het broed. Bij de meeste soorten maakt elk vrouwtje een eigen nest, maar er bestaat ook een breed scala aan sociaal gedrag. Zo zijn er soorten waarvan verschillende vrouwtjes binnen hetzelfde nest ieder een eigen broedcel maken. Een stap verder gaan bijensoorten waarvan de vrouwtjes een onderlinge taakverdeling hebben ontwikkeld. Dit is het sterkst ontwikkeld bij de honingbij *Apis mellifera* en hommels: deze hebben een kastensysteem met een koningin en

onvruchtbare werksters. Er bestaan ook koekoeksbijen, die hun eieren in de broedcellen van andere soorten leggen: de bij of haar larve doodt dan het ei of de larve van de gastheer. Bij koekoekshommels dringt het vrouwtje een nest van een andere hommelse soort binnen, doodt de koningin en neemt haar rol over, waardoor de werksters haar nakomelingen grootbrengen. Bijen overwinteren als larve, pop of imago. Vrijwel alle soorten hebben een eenjarige cyclus, maar verschillende soorten hebben twee generaties per jaar.

Ecologie

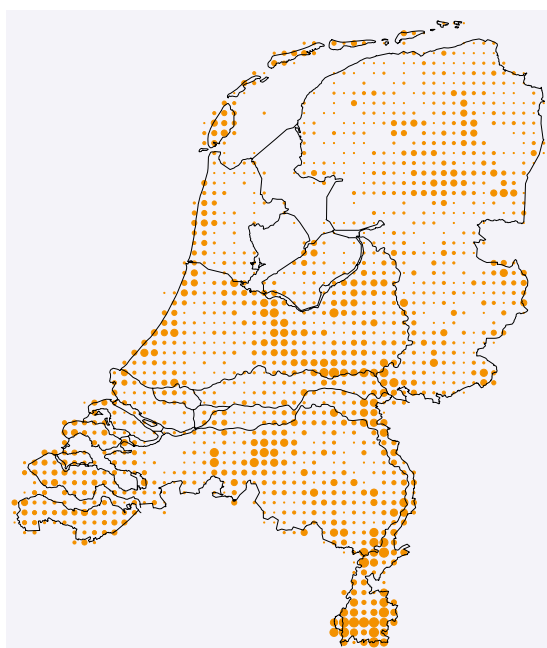
Bijen bezoeken bloemen om nectar en stuifmeel te verzamelen. De nectar gebruiken de bijen vooral voor hun eigen energievoorziening, terwijl ze het stuifmeel gebruiken als voedsel voor de larven. Veel soorten zijn kieskeurig: ze verzamelen alleen stuifmeel van bepaalde planten. Het stuifmeel wordt opgeslagen in de broedcellen van het nest, dat – afhankelijk van de soort – op uiteenlopende plaatsen gebouwd



wordt. Zo zijn er veel soorten die hun nesten graven in de bodem, maar ook soorten die nestelen in holle stengels, muurspleten of zelfs lege slakkenhuisjes. Bij de bouw van de nesten worden vaak allerlei materialen gebruikt zoals klei, steentjes en plantendelen zoals hout, hars, bladeren en plantenharen. Steken van de honingbij *Apis mellifera* kunnen pijnlijk zijn en sommige mensen kunnen er een (heftige) allergische reactie van krijgen. Bijen zijn de belangrijkste bestuivers van onze plantenwereld inclusief een groot aantal cultuurgewassen en hebben dus een essentiële ecologische en economische rol. Honingbijen *Apis mellifera* leveren was en natuurlijk honing.

Diversiteit

Wereldwijd zijn 19.455 soorten beschreven en worden er ongeveer 30.000 verwacht (MICHENER 2007). Voor Nederland zijn 350 gevestigde soorten gemeld en worden er nog zo'n 30 verwacht (NIEUWENHUIJSEN & RAEMAKERS 2009, PEETERS ET AL. 1999, en enkele losse publicaties). De soorten *Andrena batava*, *A. gelriae*, *Colletes halophilus*, *Nomada batava* en *Sphecodes perversus* zijn aan de hand van Nederlands materiaal beschreven.



Voorkomen

Vrijwel alle bijen zijn warmte- en droogteminnend. Het Zuid-Limburgse heuvellandschap, de hogere zandgronden en het rivierengebied zijn het rijkst aan soorten. Een geschikte bijenbiotoop ligt een groot deel van de dag in de zon en bevat voldoende bloemplanten, nestbouw materiaal en geschikte nestelplekken op geringe afstand van elkaar. Vanwege deze combinatie van eisen zijn bijen dus afhankelijk van kleinschalige ('rommelige') landschappen met een mozaïek van microhabitats. Met name door biotoopvernietiging en vermessing zijn 30 soorten verdwenen uit Nederland (PEETERS & REEMER 2003, T.M.J. Peeters pers. obs.). Daarnaast zijn er vijf soorten incidenteel in Nederland aangetroffen, maar vanaf 1980 niet meer gemeld. Door klimaatverandering en met name een toegenomen aandacht voor bijen, zijn er ook enkele soorten na 1980 voor het eerst voor Nederland gemeld, het betreft ten minste een twintigtal soorten.

Determinatie

Genera: LAGET 2005, MICHENER 2007. **Soorten:** SCHEUCHL 1995, 1996, AMIET 1996, SCHMID-EGGER & SCHEUCHL 1997, AMIET ET AL. 1999, 2001, 2004, 2007, SMIT 2004, 2009, NIEUWENHUIJSEN 2007, NIEUWENHUIJSEN & RAEMAKERS 2009. **Larven en poppen:** BANASZAK & ROMASCHENKO 1998, ROZEN 2000, 2001.



Donkere klokjeszandbij
Andrena pandellei



Knautiawespbij
Nomada armata



Aantal waargenomen soorten
bijen per 5x5 km tot en met
2009. Kwadratisch geschaald;
grootste stip: 191-240 soorten.
Bron: EIS-Nederland.

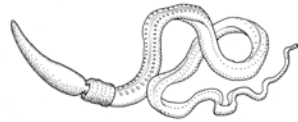


Lichte koekoekshommel
Bombus barbutellus





Stekelhuidigen - Echinodermata



Hemichordata



Chordadieren - Chordata

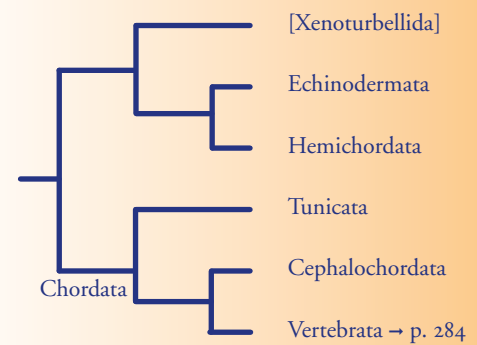
Animalia ► Deuterostomia

DEUTEROSTOMIA

ERIK J. VAN NIEUKERKEN

De Deuterostomia zijn de dieren waar tijdens de embryonale ontwikkeling uit de embryonale mond van het blastulastadium (de blastopore) de anus gevormd wordt, waarna een nieuwe mond ontstaat. Het zenuwstelsel ligt dorsaal in het lichaam. Moleculaire studies hebben duidelijk gemaakt dat enkele vroeger hiertoe gerekende fyta toch Protostomia zijn, namelijk de pijlwormen (Chaetognatha) en de Lophophorata (Ectoprocta, Phoronidea en Brachiopoda). Tot de Deuterostomia behoren nu de fyta Xenoturbellida, stekelhuidigen (Echinodermata), Hemichordata en chordadieren (Chordata). De Xenoturbellida omvatten twee mollusken-etende, platwormachtige soorten uit diepere wateren langs de kusten van Zweden, Noorwegen, Schotland en de Middellandse Zee. Het voorkomen in Nederland is niet erg waarschijnlijk. De stamboom van de Deuterostomia en

NEDERLAND 424 gevestigd (waarvan 47 exoten)
WERELD 71.852 beschreven



hoofdgroepen binnen de Chordata is gebaseerd op Bourlat et al. (2006) en Mallatt & Winchell (2007).

Animalia ► Echinodermata (fyllum)

ECHINODERMATA - STEKELHUIDIGEN

ARJAN GITTENBERGER

Stekelhuidigen zijn bol-, ster- of worstvormige (meestal radiaal symmetrische) dieren met een kalkskelet en een water vaatstelsel. Dit wordt zowel gebruikt voor ademhaling als voor voortbeweging via uitstulpbare voetjes, de zogenaamde ambulacraalvoetjes. De stekelhuidigen worden verdeeld in vijf klassen: zeelelies (Crinoidea), zeesterren (Asteroidea), slangsterren (Ophiuroidea), zee-egels (Echinoidea) en zee-komkommers (Holothuroidea). In Nederland komen verschillende soorten zeesterren, slangsterren en zee-egels voor. Alle soorten leven in het mariene milieu.

Cyclus

De seksen zijn gescheiden. Bij veel soorten vindt de bevruchting extern plaats nadat de mannelijke en vrouwelijke geslachtscellen in wolkjes in het water worden vrijgelaten. Vermoedelijk door een chemische prikkel (chemotaxis)

NEDERLAND 11 gevestigd
WERELD ca. 7000 beschreven

vindt het vrijlaten van deze geslachtscellen vaak tegelijkertijd bij alle individuen binnen een gebied plaats om zo de kans op bevruchting te vergroten. Duikers in de Oosterschelde of het Grevelingenmeer nemen soms waar dat alle zeesterren hierbij tegelijkertijd, gedurende ongeveer een uur, zo hoog mogelijk op hun armen gaan staan. Zo kunnen de zeesterren optimaal van de stroming gebruik maken om hun geslachtscellen te verspreiden. Dit gebeurt meestal in zulke hoeveelheden, dat het doorzicht van het water tijdelijk verminderd wordt. Na de bevruchting ontstaat meestal een vrijlevend pelagisch larvestadium, waaruit zich relatief snel een klein individu vormt dat zich op of in de bodem vestigt en eruitziet als een volwassen dier. Naast deze geslachtelijke voortplanting kunnen sommige soorten ook ongeslachtelijk voortplanten. Dit komt vooral voor als een zeester of brokkelster door bijvoorbeeld een krab in stukken wordt geknipt, waarna de verschillende overgebleven stukken zich weer regenereren tot een compleet dier.

Ecologie

De meeste stekelhuidigen zijn omnivoor en/of predator, wat soms afhankelijk is van hun levensstadium. Zee-egels in Nederland zijn voornamelijk grazers die kleine algen en dieren van de stenen afschrapen. Zeesterren voeden zich vooral met tweekleppigen waaronder bijvoorbeeld mossels *Mytilus edulis*. Om een mossel open te krijgen houden ze deze tussen hun armen voor een tijd stevig dicht waardoor de mossel geen voedsel of zuurstof krijgt en uiteindelijk verzwakt. Zodra dit gebeurt trekt de zeester de mossel gedeeltelijk open en stulpt zijn 'darmen' uit over en in de mossel, waarna deze extern door de zeester wordt verteerd.

Diversiteit

In totaal zijn wereldwijd ongeveer 7000 soorten stekelhuidigen beschreven, maar naar verwachting komen ongeveer

▼
Ophiothrix fragilis



14.000 soorten voor (CHAPMAN 2009). In Nederland zijn 11 gevestigde soorten vastgesteld. Hiernaast zijn 12 soorten gevonden die gevestigd zijn in Noordwest-Europa, maar in Nederland slechts incidenteel (niet-gevestigd) wordt aangetroffen.

Voorkomen

Alle stekelhuidigen in Nederland zijn bodembewoners. Ze komen langs de hele kust voor in vooral zout tot sterk brak water. Sommige soorten hebben een duidelijke voorkeur voor harde substraten zoals dijken, terwijl andere juist op of diep begraven in het zand leven. Behalve een waarneming van *Cucumaria frondosa* in 1899 op de stenen ten noordwesten van Texel (NH) (WOLFF 1975), zijn er nooit zoekkommers in Nederland aangetroffen. Hoewel de soorten die een ingegraven leven leiden slechts zelden worden waargenomen, kunnen ze in grote dichtheden voorkomen (VAN BRAGT & FAASSE 2005). Dichtheden van stekelhuidigen kunnen oplopen tot circa 5000 individuen per m² in de Noordzee ten noorden van Nederland (DUINEVELD & BELGERS 1994). Het aantal aangetroffen soorten en de populatiegroottes van deze soorten kunnen sterk variëren over de jaren heen. Hoewel er zeker een relatie is met de watertemperatuur in de winter, is het niet altijd duidelijk wat de oorzaak van deze variatie is. Zo is de kamster *Astropecten irregularis* sinds 1982 duidelijk teruggelopen,



maar is daar geen directe oorzaak voor aan te wijzen (GME-LIG MEYLING 1993).

Determinatie

WOLFF 1975, HAYWARD & RYLAND 1995, LEEWIS 2002, VAN BRAGT & FAASSE 2005.

▲
Zeeappel
Psammechinus miliaris

Animalia ► Hemichordata (fyllum)

HEMICHORDATA

ERIK J. VAN NIEUKERKEN

NEDERLAND 2 verondersteld
WERELD 117 beschreven

De Hemichordata hebben een driedelig lichaam, bestaande uit een proboscis, kraag en achterlijf (metasoma). Naast de hierna besproken klasse eikelwormen (Entero-

ropneusta), is er een klasse van kolonievormende diertjes, de Pterobranchia, met 27 soorten in diepe zeeën (CAMERON 2010).

Animalia ► Hemichordata (fyllum) ► Enteropneusta (klasse)

ENTEROPNEUSTA - EIKELOWORMEN

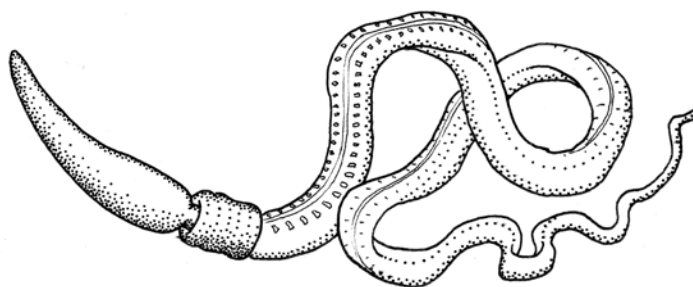
JAAP VAN DER LAND

NEDERLAND 2 verondersteld
WERELD 90 beschreven

Ongesegmenteerde kleine tot grote (5 cm-2,5 m) wormen bestaande uit een eikelvormige proboscis ('slurf'), een kraag en een langwerpig lichaam met enkele tientallen kieuwspleten. Alle soorten leven in het mariene milieu.

Cyclus

Eikelwormen hebben gescheiden geslachten. Enkele soorten zijn echter in staat tot ongeslachtelijke voortplanting. De volwassen wormen leven in een gang op de zeebodem. De bevruchting vindt buiten het lichaam plaats. Het vrouwtje zet grote hoeveelheden eieren af op de bodem in een gelatineuze massa waarna ze worden bevrucht door de zaadcellen. Bij de meeste soorten zijn er planktonische larven (tornaria) die kunnen zwemmen met behulp van cilia. De larve ontwikkelt zich tot volwassen dier, vestigt zich op de bodem en begint een holletje in de grond te graven. Enkele soorten hebben geen larvale stadia en komen als een kleine worm uit het ei (directe ontwikkeling).



Ecologie

Eikelwormen eten allerlei organisch afval (detritus). Sommige soorten nemen bodemmateriaal op, waar ze het voedsel uithalen. Andere soorten gebruiken mucus rond hun proboscis om voedseldeeltjes uit het water halen en naar hun mond te transporteren.

▲
Eikelworm

Diversiteit

Wereldwijd zijn 90 soorten beschreven (CAMERON 2010). Er zijn eikelwormen langs de Nederlands kust verzameld, maar deze zijn nooit op naam gebracht (J. van der Land pers. obs.). Er worden twee soorten verwacht: *Harrimania kupfferi* en *Glossobalanus marginatus* (HAYWARD & RYLAND 1990, VAN DER HORST 1927).

Voorkomen

Eikelwormen leven in U-vormige buizen in zand en modder op de zeebodem. Over het algemeen zijn ze op allerlei dieptes te vinden, van de kustregio tot aan de diepzee.

Determinatie

VAN DER HORST 1927, HAYWARD & RYLAND 1990.

Animalia ► Chordata (fylum)

CHORDATA - CHORDADIEREN

ERIK J. VAN NIEUKERKEN

NEDERLAND 413 gevestigd (waarvan 47 exoten)
WERELD 64.733 beschreven



Manteldieren - Tunicata



Lancetvisjes - Cephalochordata



Gewervelde dieren - Vertebrata

Chordadieren hebben, tenminste in het larvale stadium en in de basale groepen, een staart en een notochord of

chorda. De chorda is een dorsale streng van stevig vezelachtig weefsel. Binnen de chordadieren worden drie subfyla onderscheiden: manteldieren (Tunicata of Urochordata), lancetvisjes (Cephalochordata), en gewervelde dieren (Vertebrata). Deze worden hierna besproken. De verwantschappen tussen deze subfyla worden hierboven in de stamboom bij de Deuterostomia aangegeven.

Animalia ► Chordata (fylum) ► Tunicata (subfylum)

TUNICATA (UROCHORDATA) - MANTELDIEREN

ARJAN GITTENBERGER

NEDERLAND 16 gevestigd (waarvan 6 exoten)
WERELD ca. 2760 beschreven

De meeste manteldieren zijn sessiel en zijn omgeven door een mantel van cellulose. Manteldieren worden verdeeld in de klassen zakpijpen (Ascidiacea) en mantelvisjes (Larvacea of Appendicularia). Zakpijpen zijn solitair of kolonievormend. In Nederland bestaan solitaire soorten die slechts een paar millimeter groot worden en soorten die tot 20 cm hoog kunnen worden. Kolonievormende soorten kunnen meerdere vierkante meters van de bodem bedekken. Elk individu heeft één instroomopening. Terwijl solitaire soorten één uit-

stroomopening per individu hebben, worden de uitstroomopeningen bij veel kolonievormende soorten vaak door meer individuen gedeeld. In het larvale stadium zijn manteldieren, net als lancetvisjes, in het bezit van een chorda, die aan een ruggegraat doet denken. Hun staart met deze chorda verliezen de zakpijpen echter op het moment dat het vrijzwemmende larvale stadium zich op de bodem vestigt. Mantelvisjes daarentegen blijven als volwassen dier vrijlevend in het plankton, en bezitten de staart gedurende hun hele leven. Ze

► *Botrylloides violaceus*

►► Embryo van *Ciona*



maken vaak een huisje van slijm, dat ze bij verstoring verlaten. Nederlandse mantelvisjes hebben een lichaamslengte van 0,5-2,5 mm (zonder staart of huisje), de staart kan tot viermaal zo lang zijn. Manteldieren leven in zee.

Cyclus

Manteldieren zijn tweeslachtig (hermafrodit) wat betekent dat elk individu zowel mannelijke als vrouwelijke geslachtsorganen heeft. Bij veel soorten vindt de bevruchting extern plaats doordat zowel mannelijke als vrouwelijke geslachtscellen in het water worden vrijgelaten. Bij sommige soorten, vooral de kolonievormende, worden alleen de mannelijke geslachtscellen in het water geloosd, waarna de bevruchting intern plaats vindt. Na de bevruchting vormt zich een kleine zwemmende larve die na enkele minuten tot weken, afhankelijk van de soort, tegen de bodem aan botst. Naast geslachtelijke voortplanting zijn verschillende soorten ook in staat tot ongeslachtelijke voortplanting door middel van kolonievorming of het afsnoeren van gedeeltes van het lichaam.

Ecologie

Manteldieren filteren plankton uit het zeewater. Via een instroomopening pompen zakpijpen actief water hun lichaam in, waarna ze dit door een filterende wand die is voorzien van bloedvaten weer naar de uitstroomopening duwen. Daarbij wordt zuurstof opgenomen in het bloedvatstelsel en blijven voedseldeeltjes in de wand vastzitten. Deze deeltjes worden met kleine haartjes naar beneden in de maag geleid waar de vertering plaats vindt. De overgebleven afvalstoffen worden hierna via de anus weer bij de uitstroomopening uitgescheiden. Bij de mantelvisjes functioneert het slijmhuisje als filtersysteem, vaak met in- en uitstroomopeningen.

Diversiteit

Wereldwijd zijn ongeveer 2760 soorten manteldieren beschreven (CHAPMAN 2009). In Nederland zijn 16 gevestigde soorten vastgesteld, 13 zakpijpen en drie mantelvisjes. Onder de gevestigde soorten bevinden zich zes exoten. Daarnaast zijn vijf niet-gevestigde soorten vastgesteld, waaronder twee in Europa inheemse soorten en drie exoten.



Voorkomen

Zakpijpen zijn bodembewoners en mantelvisjes maken deel uit van het plankton. Ze komen langs de hele kust voor in vooral zout tot sterk brak water. De meeste zakpijpen hebben een duidelijke voorkeur voor harde substraten zoals de dijken in Zeeland en de drijvende steigers in jachthavens. Zakpijpen kunnen in dichtheden van 10.000 individuen per m² voorkomen (BUIZER 1983). De meest algemene zakpijssoort in Nederland is de uit Japan afkomstige druipzakpijs *Didemnum vexillum* die vooral in Zeeland grote oppervlakten van de bodem volledig bedekt, waarbij hij zo goed als alles op zijn weg, zoals zeeanemonen, zeepokken en sponzen, overgroeit en zo verstikt (GITTEMBERGER 2007, STEFANIAK ET AL. 2009). Mantelvisjes zijn alleen bekend uit de Oosterschelde en Waddenzee (BUIZER 1983).

Determinatie

MILLAR 1970, FRASER 1981, BUIZER 1983, HAYWARD & RYLAND 1995, LEEWIS 2002.

▲ *Clavelina lepadiformis*

Animalia ► Chordata (fyllum) ► Cephalochordata (subfyllum)

CEPHALOCHORDATA - LANCETVISJES

NIELS DAAN & HENK J.L. HEESSEN

NEDERLAND 1(?) gevestigd
WERELD 33 beschreven

Enkele centimeters grote aalachtige diertjes, zonder ademhalingsorganen en bloedvatstelsel en zonder echte kop. Als voorloper van een ruggengraat is wel een rugzenuw aanwezig, en een chorda met een gesegmenteerd spierstelsel. Lancetvisjes zijn belangrijk voor ons begrip van de evolutie en morfologie van gewervelden, er is bijzonder veel onderzoek aan gedaan. Ze leven in het mariene milieu.

Cyclus

Lancetvisjes hebben gescheiden seksen. De eieren en spermata worden beide losgelaten in het water en de bevruchting vindt dus buiten het lichaam plaats. Uit de bevruchte eieren ontwikkelen zich vrijzwemmende larven, die na een metamorfose uitgroeien tot volwassen exemplaren.

Ecologie

Lancetvisjes leven ingegraven in het zand op de zeebodem, waarbij ze voedseldeeltjes uit het water filteren. Hiervoor hebben ze kleine tentakels rondom de mond die helpen bij het opnemen van water. In het verteringskanaal worden



◀ Lancetvisje
Branchiostoma lanceolata

voedseldeeltjes opgenomen waarna het water weer uitgescheiden wordt.

Diversiteit

Wereldwijd zijn 33 soorten beschreven (CHAPMAN 2009). In Nederland is één soort vastgesteld: *Branchiostoma lanceolata* (collectie NATURALIS). Het is echter niet zeker of deze soort zich voortplant in Nederlandse wateren en dus een gevestigde soort is.

Voorkomen

Branchiostoma lanceolata komt voor in de Noordzee, maar waarschijnlijk niet dicht bij de kust (gegevens Stichting Anemoon). In zee kunnen dichtheden van 54 individuen per m² voorkomen (COURTNEY 1975).

Determinatie

HAYWARD & RYLAND 1990.

Animalia ► Chordata (fylum) ► Vertebrata (subfylum)

VERTEBRATA - GEWERVELDE DIEREN

ERIK J. VAN NIEUKERKEN

NEDERLAND 396 gevestigd (waarvan 41 exoten)

WERELD 61.940 beschreven



Rondbekken - Cyclostomata



Kraakbeenvissen - Chondrichthyes



Straalvinnigen - Actinopterygii



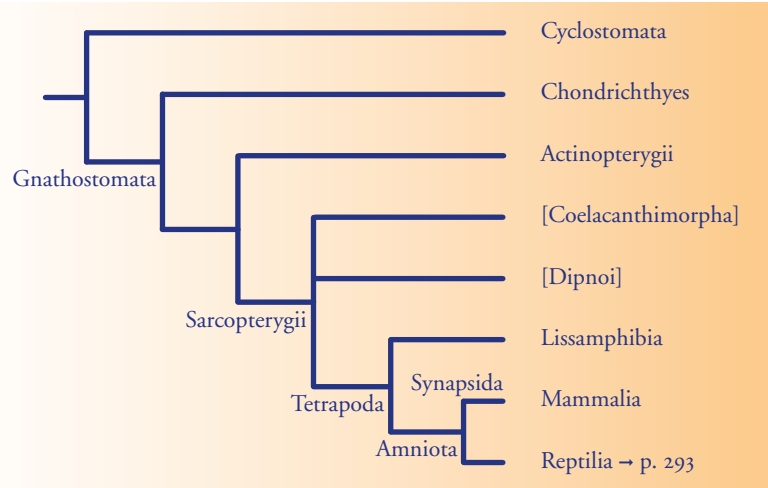
Zoogdieren - Mammalia



Amfibieën - Lissamphibia



Reptielen en vogels - Reptilia



Dieren met een inwendig skelet van kraakbeen of been; een reeks van wervels omgeeft de chorda of vervangt die. Voortbeweging vindt plaats door middel van vinnen of ledematen. Doordat het skelet goed fossiliseert, en vanwege onze belangstelling voor onze eigen verwanten, is relatief veel bekend over de evolutionaire geschiedenis van de gewervelde dieren. Modern moleculair onderzoek heeft veel van die kennis bevestigd, maar soms werden ook verrassende nieuwe inzichten opgedaan. Zo bleken de slijmprikken (Myxiniiformes) en echte prikken (Petromyzontiformes) in tegenstelling tot eerdere studies wel degelijk monofyletisch (MALLATT & WINCHELL 2007, MALLATT ET AL. 2009). De stamboom hier geeft alleen recente groepen; voor stambomen met alle fossiele groepen wordt verwezen naar de website van het 'Tree of Life'-webproject

(www.tolweb.org). De gewervelde dieren worden verdeeld in de klassen rondbekken (Cyclostomata), kraakbeenvissen (Chondrichthyes), straalvinnigen (Actinopterygii), coelacanthen (Coelacanthimorpha), longvissen (Dipnoi), amfibieën (Lissamphibia), zoogdieren (Mammalia) en reptielen en vogels (Reptilia). Coelacanthen (wereldwijd twee soorten) en longvissen (zes soorten) komen niet in Nederland voor, de overige groepen worden hierna besproken.

Animalia ► Chordata (fylum) ► Vertebrata (subfylum) ► Cyclostomata (klasse)

CYCLOSTOMATA - RONDBEKKEN

FRANK SPIKMANS

NEDERLAND 2 gevestigd, 1 doortrekker

WERELD 115 beschreven

Gewervelde dieren met vinnen, een naakte huid en een kraakbenig skelet. De Cyclostomata omvatten twee ordes: de niet-inlandse slijmprikken (Myxiniiformes) en de echte prikken (Petromyzontiformes). In Nederland komen drie soorten voor. Deze dieren hebben geen kaken, maar rondom de mondopening bevindt zich een grote zuignap. Op de tong staan hoornige tandjes waarmee de prik de huid van

andere vissen kan schrapen. Prikken komen in zoet en zout water voor, de voortplanting vindt plaats in zoet water.

Cyclus

Prikken paaien in beken en middenlopen van rivieren. Hierbij worden eieren afgezet die door het mannetje uitwendig bevrucht worden. Uit de eieren komen de larven die enkele

jaren blind in de beek of de rivier doorbrengen (ongeveer 4-8 jaar, maar soms veel langer). Na enkele jaren als larve te hebben doorgebracht metamorfoserend prikken tot een volwassen individu. De zeeprik *Petromyzon marinus* trekt dan naar de zee, de rivierprik *Lampetra fluviatilis* naar riviermondingen en kustwateren en de beekprik *L. planeri* stroomopwaarts in de beek waarin hij leeft. De zee- en rivierprik leven ongeveer drie jaren als adult voordat ze terugmigreren om te paaien en te sterven. De beekprik leeft als volwassen dier slechts enkele maanden, omdat hij na de eerste winter paait en dan sterft.

Ecologie

De larven van prikken zijn blind en leven in de waterbodem waar ze met hun kop bovenuit steken om voedsel uit het water te filteren. Dit voedsel bestaat uit allerlei een- en meercellige waterorganismen, soms ook grotere ongewervelden en vaak ook detritus. Volwassen zeeprikken en rivierprikken voeden zich ecto-parasitair door zich met hun kaakloze zuigmond vast te zetten op de huid van vissen, waarbij met de rasptong weefsel los wordt geschrapt. Volwassen beekprikken hebben een gedegeneerd maag-darmstelsel en eten niet meer. Alle drie in Nederland voorkomende prikken zijn Habitatrichtlijnsoorten waarvoor speciale beschermingszones moeten worden ingericht.

Diversiteit

Wereldwijd zijn 115 soorten beschreven, 73 slijmprikken en 42 prikken (ESCHMEYER & FRICKE 2010). In Nederland zijn twee gevestigde soorten bekend: beekprik *Lampetra planeri* en rivierprik *L. fluviatilis* (DE NIE 1997). Eén soort, de zeeprik *Petromyzon marinus*, wordt wel in Nederland aangetroffen, maar heeft hier waarschijnlijk nooit paaiplaatsen gehad (niet-gevestigde soort) (DAAN 2000), al zijn er aanwijzingen dat hij zich nu wel voortplant in de Roer (VAN KESSEL ET AL. 2009).



Voorkomen

De zee- en rivierprik worden in lage dichtheden aangetroffen in het rivierengebied en het IJsselmeer waar ze doortrekken om paaiplaatsen te bereiken (DE NIE 1997). De rivierprik, waarvan tot voor kort werd aangenomen dat deze zich in Nederland niet voortplant, blijkt op diverse locaties toch te paaien in beken en middenlopen van Nederlandse rivieren. Voor de zeeprik zijn er aanwijzingen dat voortplanting in de Roer plaatsvindt (VAN KESSEL ET AL. 2009). De beekprik komt voor in enkele schone en snelstromende beken in Gelderland, Noord-Brabant en Limburg. Daar kunnen ze in hoge dichtheden voorkomen: in de beek de Keersop (NB) zijn op een traject van 1300 m 1336 larven en adulten gevonden (NOORDIJK ET AL. 2010).

Determinatie

SPIKMANS & KRANENBARG 2006, KOTTELAT & FREYHOF 2007.

▲ Rivierprik
Lampetra fluviatilis

Animalia ► Chordata (fyllum) ► Vertebrata (subfyllum) ► Chondrichthyes (klasse)

CHONDRICHTHYES - KRAAKBEENVISSEN

HENK J.L. HEESEN & NIELS DAAN

NEDERLAND 3 gevestigd, 20 doortrekkers
WERELD 1170 beschreven

Gewervelde dieren met vinnen, een kraakbenig skelet en kaken. De huid is bedekt met schubben die elk een stekeltje dragen. De grootste soort, de reuzenhaai *Cetorhinus maximus*, kan een lengte van maximaal 8 m bereiken. Tot de kraakbeenvissen behoren voor zover het Nederland betreft alleen haaien en roggen (Elasmobranchii), die alle in zout en soms brak water voorkomen.

Cyclus

Bij haaien en roggen vindt een paring met inwendige bevruchting plaats. De bevruchte eieren kunnen zich op diverse wijzen ontwikkelen. De meeste haaiensoorten zijn eierlevendbarend; de bevruchte eieren ontwikkelen zich in het vrouwtje, waarbij de jongen eerst van de inhoud van de dooierzak leven, maar later voedsel opnemen uit een baarmoederachtige eileiderwand. De meeste roggen, en ook bijvoorbeeld haaien uit het genus *Scyliorhinus*, produceren eieren in een stevig omhulsel met draadvormige aanhangels

die zich aan substraat op de bodem kunnen vasthechten. Na het uitkomen blijven deze eikapsels nog lang bestaan en spoelen niet zelden aan op het strand. Sommige soorten haaien zijn levendbarend, waarbij de jongen via een placenta voedsel opnemen. In vergelijking met de beenvissen, die meestal een enorme hoeveelheid eieren (viskuit) produceren, hebben haaien betrekkelijk weinig nakomelingen. In uitzonderlijke gevallen kunnen haaien nakomelingen voortbrengen door middel van onbevuchte eieren (parthenogenese; CHAPMAN ET AL. 2008). Veel roggen- en haaiensoorten kunnen tot wel 30 jaar oud worden. De reuzenhaai *Cetorhinus maximus* kan zelfs een leeftijd van meer dan 100 jaar bereiken.

Ecologie

Roggen bewegen zich vaak over het bodemoppervlak en zoeken hier met hun goede reukvermogen naar voedsel: allerlei wormachtigen, weekdieren, kreeftachtigen, stekelhuidigen



▲
Hondshaai
Scyliorhinus canicula

en vissen. Ze hebben stevige tanden waarmee ze de schalen en schelpen kunnen openbreken. Ook haaien zijn meestal echte predatoren van voornamelijk vis, maar ook vogels en zoogdieren. Haaien hebben heel gevoelige zintuigen om hun voedsel te vinden. De meeste soorten hebben een uitstekend reukvermogen waarmee ze bijvoorbeeld zeer kleine hoeveelheden bloed in het water kunnen waarnemen over grote afstanden. Daarnaast kunnen ze elektrische velden waarnemen, zoals opgewekt door de zenuwen van dieren, zelfs als die zich onder het zand bevinden. Ook worden veel prooien gewoon op zicht gevangen. Naast de predatoren zijn er ook enkele haaien, zoals de reuzenhaai *Cetorhinus maximus*, die zwemmen met hun bek open en zich voeden met allerlei kleine diertjes (plankton) die ze uit het water filteren. Haaien en roggen zijn graag geziene dieren in dierentuinen. De angst die sommige mensen hebben voor haaien, met name veroorzaakt door films, is schromelijk overdreven want het aantal slachtoffers van haaien is extreem laag. In de Noordzee komen geen haaien voor die mensen aanvallen.

Diversiteit

Wereldwijd zijn 1170 kraakbeenvissen beschreven, naast haaien en roggen (Elasmobranchii - 1123 soorten) ook soorten uit de klasse draakvissen (Holocephali - 47 soorten) (ESCHMEYER & FRICKE 2010). In Nederland zijn drie gevestigde soorten: gevlekte gladde haai *Mustelus asterias*, hondshaai *Scyliorhinus canicula* en stekelrog *Raja clavata*. Daarnaast zijn er op het Nederlands deel van het Continentaal Plat nog 20 andere soorten aangetoond. Deze soorten planten zich hier niet voort (niet-gevestigde soorten), maar zonder twijfel is voor de meeste soorten de Noordzee wel een heel belangrijk leefgebied. Opvallende soorten zijn bijvoorbeeld reuzenhaai *Cetorhinus maximus* en (levendbarende) pijlstaartrog *Dasyatis pastinaca*.

Voorkomen

Haaien zijn met name in de diepe gedeelten van de zee te vinden en de meeste roggen op de bodem van de zee, vaak aan de kust maar soms ook tot enkele kilometers diep (DAAN ET AL. 2005, KNIJN ET AL. 1993, WITTE ET AL. 1991). De aantallen zijn de laatste decennia zo sterk afgenomen door overbevissing dat aan de kust en in de Waddenzee vrijwel geen roggen meer worden aangetroffen. Vroeger werd met name op stekelrog *Raja clavata* gevestigd in de Zeeuwse wateren en de Waddenzee, waar de soort nu is verdwenen (DE VOOYS ET AL. 1991). De zee-engel *Squatina squatina* wordt als uitgestorven in de Noordzee beschouwd.

Determinatie

SPORTVISSERIJ NEDERLAND 2006.

Animalia ► Chordata (fylum) ► Vertebrata (subfylum) ► Actinopterygii (klasse)

ACTINOPTERYGII - STRAALVINNIGEN

FRANK SPIKMANS, HENK J.L. HESSEN & NIELS DAAN

Gewervelde dieren met vinnen, schubben, kaken en een benig skelet. Deze vissen hebben been- of hoornachtige stekels (lepidotrichia) die de verschillende vinnen ondersteunen. De lengte van de volwassen dieren kan variëren van 4 cm (tieldoornig stekelbaarsje *Pungitius pungitius*) tot 6 m (steur *Acipenser sturio*). Straalvinnigen vormen de soortenrijkste groep binnen de gewervelden. Ze leven in zoet, brak en zout water.

Cyclus

Straalvinnigen planten zich geslachtelijk voort. Bij de meeste soorten zet het vrouwtje tijdens de paai eieren af die daarna door het mannetje uitwendig bevrucht worden, maar er zijn ook soorten die een inwendige bevruchting kennen en eierlevendbarend zijn (bv. puitaal *Zoarces viviparus*). Diadrome soorten migreren over vaak grote afstand naar de paaiplaatsen. Katadrome soorten, zoals de paling *Anguilla anguilla*, paaien in zee en keren terug naar zoet water om er op te groeien. Anadrome soorten, waaronder veel zalmachtigen, paaien in zoet water en groeien juist op in estuaria, langs de kust, maar ook op volle zee. Bijzonder is de eiafzet van de bittervoorn *Rhodeus amarus*, die met een lange legbuis de eitjes afzet in de kieuwholte van een mosseel, zodat ze daar gedurende de eerste weken beschermd

NEDERLAND 93 gevestigd (waarvan 12 exoten), tientallen doortrekkers
WERELD 30.082 beschreven

opgroeien. Ook zeepaardjes *Hippocampus* vertonen een zeer bijzondere voortplanting. Na een paringsdans deponiert het vrouwtje haar eieren in een soort buidel van het mannetje. Daar vindt ook de bevruchting en de ontwikkeling plaats. De meeste vissen in Nederland paaien in het voorjaar of in de zomer, maar een beperkt aantal soorten paait in de winter. De timing van de paai is afhankelijk van de temperatuur, maar ook de hoogte van de waterstand kan hierbij een rol spelen. Bij sommige soorten gaat een baltsritueel vooraf aan de eiafzet (bv. bij driedoornige stekelbaars *Gasterosteus aculeatus*). De snoek *Esox lucius* paait paarsgewijs, terwijl karperachtigen in scholen paaien. Bij de giebel *Carrasius gibelio* bestaat de populatie voornamelijk uit vrouwtjes en is sprake van gymnogenese: de zaadcellen van andere soorten stimuleren de ontwikkeling van het ei, maar er vindt geen bevruchting plaats. Uit een bevrucht ei van alle straalvinnigen ontstaat een larve. Deze voedt zich met de dooiermassa uit de dooierzak, waarop hij ongeveer één tot enkele weken kan leven. In het larvale stadium lijkt een vis nog niet op een volwassen dier. Nadat de dooierzak is opgeleerd, neemt het lichaam de vorm en proporties van de ouders aan. Nadat de zwemblaas voor het eerst is gevuld, is de vis in staat vrij te zwemmen. Vissen groeien relatief snel,

afhankelijk van temperatuur en voedselaanbod, tot ze geslachtsrijp zijn, waarna de groeisnelheid afneemt. Straalvinnigen vertonen een grote variatie in maximale leeftijd; het vetje *Leucaspis delineatus* wordt hoogstens één of twee jaar oud, terwijl een karper *Cyprinus carpio* wel 50 jaar kan worden en een steur *Acipenser sturio* meer dan 100 jaar.

Ecologie

Vissen hebben een zeer breed voedselspectrum. Het voedsel verschilt per soort en levensstadium, maar ook per seizoen. De stand van de bek geeft al belangrijke aanwijzingen voor de voedselkeuze van soorten in de waterlaag. Zo heeft een brasem *Abramis brama* een uitstulpbare, onderstandige bek, waarmee in de bodem naar voedsel wordt gezocht, terwijl een rietvoorn *Scardinius erythrophthalmus* met zijn bovenstandige bek voedsel van het wateroppervlak pakt. Kleine dieren (macrofauna), zoals insecten, wormen, slakken en kreeftachtigen staan op het menu van veel soorten. Andere soorten, zoals snoek *Esox lucius* en veel baarsachtigen, eten vissen, amfibieën(larven) en watervogels. De grootste groep (zoetwater)vissen eet zowel dierlijk als plantaardig voedsel. Graskarper *Ctenopharyngodon idella* is een strikte planteneter en wordt soms ingezet als een biologisch bestrijdingsmiddel tegen overdadige waterplantengroei. Van de zeevissen is wijting *Merlangius merlangus* een typische viseter. Jonge kabeljauwen *Gadus morhua* eten voornamelijk kreeftachtigen, volwassen exemplaren vooral vis. Haring *Clupea harengus* is een planktoneter en tong *Solea solea* heeft een dieet dat vooral uit wormen bestaat. Zeer veel zoet- en zoutwatervissen worden door

de mens gegeten en veel vissoorten worden door sportvisser recreatief gevangen. Voor verscheidene soorten moeten op grond van Europese regelgeving (de Habitatrichtlijn) speciale beschermingszones worden ingericht: bittervoorn *Rhodeus amarus*, elft *Alosa alosa*, fint *Alosa fallax*, zalm *Salmo salar* (alleen in zoet water), houting *Coregonus oxyrinchus* en steur *Acipenser sturio*, maar de laatste drie zijn als voortplantende soort (vermoedelijk) verdwenen uit Nederland.

Diversiteit

Wereldwijd zijn 30.082 soorten beschreven, maar waarschijnlijk zijn er nog zo'n 9000 onbeschreven soorten (CHAPMAN 2009, ESCHMEYER & FRICKE 2010). In Nederland zijn 93 gevestigde soorten bekend, waarvan 12 exoten (DAAN 2000, VAN KESSEL ET AL. 2009, DE NIE 1997, NIJSSEN & DE GROOT 1987 en losse publicaties). Vier exoten die hier nog geen tien jaar zijn – Kesslers grondel *Neogobius kessleri*, Pontische stroomgrondel *Neogobius fluviatilis*, zwartbekgrondel *Neogobius melanostomus*, marm grondel *Proterorhinus semilunaris* – worden toch onder de gevestigde soorten geschaard, omdat het zeer aannemelijk is dat deze dieren ons land niet meer verlaten. Naast de gevestigde soorten zijn er nog 90 niet-gevestigde soorten in Nederlandse wateren aangetroffen. Het betreft verscheidene soorten die periodiek en soms langdurig in ons land voorkomen maar zich hier niet voortplanten, zoals paling *Anguilla anguilla*, horsmakreel *Trachurus trachurus*, mul *Mullus surmuletus* en zalm *Salmo salar*. Daarnaast gaat het om dwaalgasten en incidenteel geïmporteerde soorten.



Bot
Platichthys flesus



Meerval
Silurus glanis



Paling
Anguilla anguilla



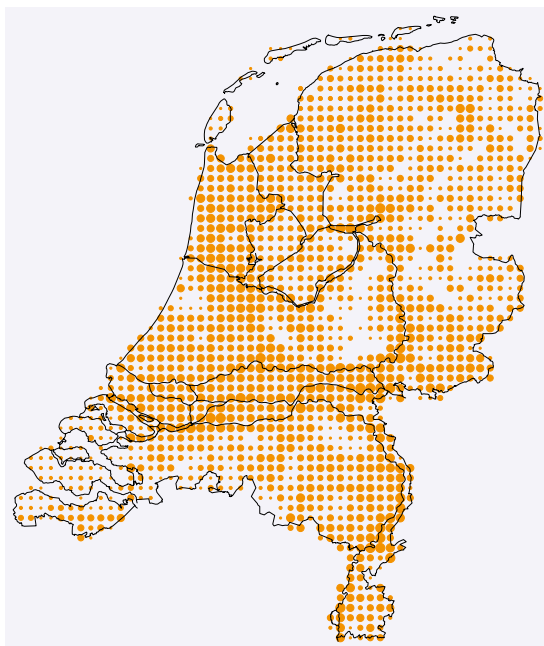
Spiering
Osmerus eperlanus



Voorkomen

Het rivieren- en getijdengebied (Waddenzee en Zeeuwse delta) en de kustzone van de Noordzee zijn het rijkst aan vissoorten. Zo zijn er kilometerhokken waar 40 soorten zijn aangetroffen. De dichtheden aan vissen kunnen flink oplopen. Voor brasem *Abramis brama* kon een dichtheid gevonden worden van ruim 500 dieren per ha (VAN KESSEL ET AL. 2009). Veel vissoorten staan onder druk door biotoopvernietiging, slechte waterkwaliteit, verstuwung van rivieren en beperkingen van de migratiemogelijkheden. Een aantal soorten is uitgestorven, zoals steur *Acipenser sturio*, vlagzalm *Thymallus thymallus* en trompetterzeenaald *Syngnathus typhle*. Vooral soorten van de grote rivieren (meestal trekkende vissen) zijn verdwenen of sterk afgenomen. Soorten als elft *Alosa alosa*, zalm *Salmo salar* en houting *Coregonus oxyrinchus*

▶ Aantal waargenomen soorten zoetwatervissen (straalvinnigen) per 5×5 km tot en met 2009. Kwadratisch geschaald; grootste stip: 27-33 soorten. Bron: RAVON.



worden nog zeer sporadisch waargenomen. Ook in snelstromende beken gaan sommige soorten hard achteruit. In polderwateren wordt een achteruitgang van soorten als grote modderkruiper *Misgurnus fossilis* en kroeskarper *Carassius carassius* gezien. Deze soorten hebben hier te leiden onder landinrichtingsprojecten en grootschalige beheermaatregelen. Volgens de Rode Lijst zijn vijf zoetwatervissen bedreigd en zes kwetsbaar (DE NIE & OMMERING 1998). Sinds de jaren 1990 zijn veel maatregelen uitgevoerd gericht op het herstel van waterkwaliteit, optrekbaarheid van stromende wateren en een meer natuurlijke inrichting van wateren. Dit heeft onder meer geleid tot een gunstig effect op stroomminnende soorten als rivieronderpad *Cottus perifretum*, elrits *Phoxinus phoxinus* en sneep *Chondrostoma nasus*. Sinds 1980 zijn tien nieuwe soorten in Nederland gemeld. Het gaat hier uitsluitend om exoten: blauwband *Pseudorasbora parva*, blauwneus *Vimba vimba*, marmergrondel *Proterorhinus semilunaris*, Kesslers grondel *Neogobius kessleri*, Pontische stroomgrondel *Neogobius fluviatilis*, roofblei *Aspius aspius*, witvinggrondel *Romanogobio belingi*, zwartbekgrondel *Neogobius melanostomus*, Donaubrasem *Ballerus sapa* en dikkopelrits *Pimephales promelas*. Van enkele soorten is het vrij zeker dat ze Nederland bereikt hebben door het aangelegde Rijn-Main-Donaukanaal (LEUVEN ET AL. 2009). Voor 1980 hebben ook al veel exoten zich gevestigd in Nederland. De samenstelling van de visfauna in de binnenwateren wordt sterk beïnvloed door deze exoten, met vaak nadelige gevolgen voor de inheemse visfauna. Binnen enkele jaren is de zwartbekgrondel *Neogobius melanostomus* in het benedenriviereengebied één van de meest talrijke soorten geworden. Ook Kesslers grondel *Neogobius kessleri*, marmergrondel *Proterorhinus semilunaris* en Pontische stroomgrondel *Neogobius fluviatilis* breiden zich snel uit over heel Nederland.

Determinatie

SPIKMANS & KRANENBARG 2006, KOTTELAT & FREYHOF 2007.

Animalia ▶ Chordata (fylum) ▶ Vertebrata (subfylum) ▶ Lissamphibia (klasse)

LISSAMPHIBIA - AMFIBIEËN

RAYMOND C.M. CREEMERS & JEROEN J.C.W. VAN DELFT

Gewervelde, koudbloedige dieren met een naakte, relatief gladde huid. Amfibieën hebben een landfase en een aquatische fase. Dieren in landfase en volwassen dieren die zich in het water voortplanten hebben twee paar loop- of zwempoten en longen, enkele soorten kunnen deels ook door de huid ademen. Larvale stadia hebben kieuwen. De naam Lissamphibia wordt voor de recente amfibieën gebruikt, de naam Amphibia slaat op de grotere groep inclusief de uitgestorven verwanten. Amfibieën zijn algemeen in het terrestrische milieu en zoetwatermilieu, bij uitstek op de overgangen daartussen. Ze ontbreken in mariene milieus vanwege te hoge zoutgehalten.

Cyclus

Na of tijdens de paring worden eieren gelegd, die doorgaans in het water tot ontwikkeling komen. Eieren worden individueel gelegd (salamanders) of in snoeren of klompen.

Sommige soorten hebben enige broedzorg; ze laten de eieren tot ontwikkeling komen in het moederlichaam (vuursalamander *Salamandra salamandra*) of dragen de eieren met zich mee (vroedmeesterpad *Alytes obstetricans*). De eieren ontwikkelen zich tot vrijzwemmende larven en deze metamorfoserende uiteindelijk tot juveniele dieren. Deze juvenielen leven voortaan op het land en keren meestal pas terug naar het water als ze uitgegroeid zijn tot volwassen dieren. Van de honderden tot duizenden eieren die elk jaar gelegd worden zijn er slechts enkele die het volwassen stadium bereiken. Amfibieën in hun jongste levensstadia vormen dan ook belangrijk bulkvoedsel voor andere dieren. Volwassen individuen worden doorgaans drie tot zeven jaar oud, met incidentele uitschieters naar bijvoorbeeld 20 jaar (vuursalamander *Salamandra salamandra*). Individuen van de meeste soorten halen dit echter niet en worden maximaal 10-15 jaar, maar vaak veel minder oud.

NEDERLAND 17 gevestigd (waarvan 1 exoot)
WERELD 6515 beschreven



◀◀ Larve van bastaardkikker
Rana klepton esculenta

◀ Kleine watersalamander
Lissotriton vulgaris

◀◀ Rugstreeppad
Bufo calamita

Ecologie

Het voedsel van kikker- en paddenlarven bestaat hoofdzakelijk uit plantaardig materiaal (algen), in de latere larvale stadia soms aangevuld met dierlijk voedsel. Gemetamorfoseerde dieren leven van ongewervelden, sommige grote exemplaren eten bij uitzondering ook wel gewervelden (amfibieën, muizen en zeer incidenteel vogels). Salamanderlarven eten macrofauna en de volwassen salamanders ongewervelden. Door hun koudbloedigheid kunnen amfibieën perioden met een gering voedselaanbod vaak goed overleven. Voor kamsalamander *Triturus cristatus* en geelbuikvuurpad *Bombina variegata* moeten op grond van Europese regelgeving (de Habitatrichtlijn) speciale beschermingszones ingesteld worden.

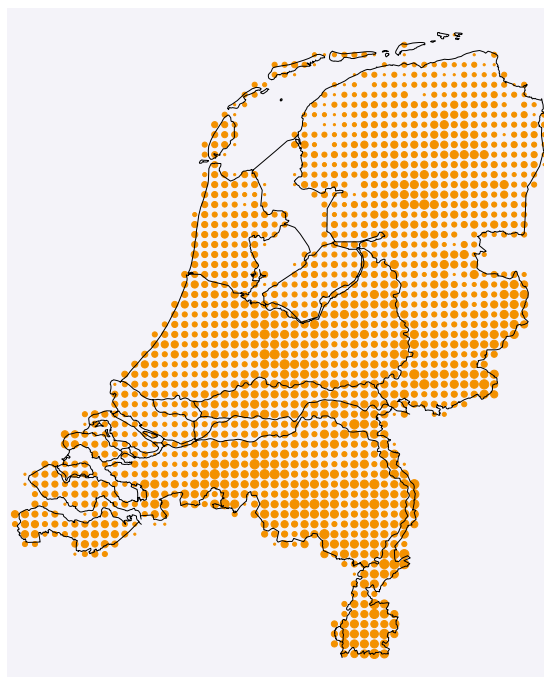
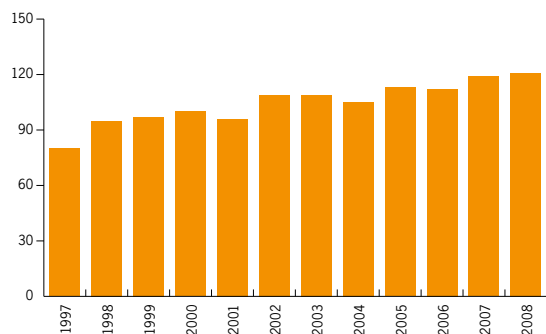
vestigde soorten bevindt zich één exoot, Italiaanse kamsalamander *Triturus carnifex*, die in 2001 voor het eerst ontdekt is maar mogelijk al enige decennia aanwezig was (BOGAERTS ET AL. 2001).

Voorkomen

Het meest individuen- en soortenrijk zijn de hogere zandgronden (inclusief hoogveen), het rivierengebied en Zuid-Limburg. Laagveen en zeeklei kunnen ook individuenrijk zijn, maar met name zeeklei is vrij soortenarm. Het maximaantal soorten amfibieën per 5x5km-hok bedraagt 12, een aantal dat alleen in de Meinweg (LI) gehaald wordt. Vier procent van de uurhokken bevat momenteel negen of

Diversiteit

In totaal zijn er nu ruim 6500 soorten beschreven (AMPHIBIAWEB 2010). Met name in de tropen leven nog veel niet beschreven soorten, in combinatie met verwachte taxonomische herzieningen wordt geschat dat er tegen de 15.000 soorten amfibieën bestaan (CHAPMAN 2009). In Nederland zijn 17 gevestigde soorten, waaronder één hybride (bastaardkikker *Rana klepton esculenta*) die zich in vele opzichten als soort gedraagt (CREEMERS & VAN DELFT 2009). Onder de ge-



◀ Aantal waargenomen soorten amfibieën per 5x5 km tot en met 2009. Kwadratisch geschaald; grootste stip: 11-12 soorten. Bron: RAVON.

◀◀ Trenddiagram amfibieën. Jaarlijkse gemiddelde trend van alle gemeten soorten in het meetnet. Bron: RAVON & CBS.



▲ Vuursalamander
Salamandra salamandra

meer soorten, deze liggen vooral in natuurgebieden in het zuiden en oosten van Nederland. In topgebieden met tien voortplantingswateren per km² komen soms enkele duizenden salamanders voor (LENDERS 1996). De achteruitgang in verspreiding en aantallen is het grootst voor soorten als geelbuikvuurpad *Bombina variegata* en boomkikker *Hyla arborea*. Deze soorten lijken door adequate beheermaatregelen voorlopig gered van uitsterven. Voor de boomkikker worden in de Achterhoek veel successen geboekt, maar de populatie van de geelbuikvuurpad in Nederland blijft zorgwekkend klein. Ook de knoflookpad *Pelobates fuscus* kent een sterke

achteruitgang; meer nog dan beide andere soorten heeft deze te lijden van versnippering. Amfibieën worden vooral bedreigd door verdroging en biotoopvernietiging, door hun geringe kolonisatievermogen zijn ze bovendien erg gevoelig voor versnippering. Een verbeterde waterkwaliteit, poel-aanleg en meer natuurvriendelijke oevers hebben met name voor groene kikkers positief effect gehad; geelbuikvuurpad en boomkikker profiteren van soortgerichte beschermingsmaatregelen. Vooral in het geval van de boomkikker hebben vaak ook andere soorten daarvan geprofiteerd.

Enkele exoten zijn als potentieel nieuwe soorten voor de Nederlandse lijst te verwachten. Hoewel enkele vrijgelaten exoten af en toe worden gemeld, zijn er geen bewijzen dat deze zich succesvol voortplanten, behalve bij de Italiaanse kamsalamander *Triturus carnifex*. Van de Amerikaanse brulkikker *Rana catesbeiana* is eenmaal succesvolle voortplanting geconstateerd, maar deze populatie is uitgeroeid. De Amerikaanse brulkikker is in Nederland nooit aangeslagen, maar rukt nu wel op vanuit Vlaanderen en heeft bijna de Nederlandse grens bereikt. De springkikker *Rana dalmatina* zit nu op ongeveer 15 km van de Nederlandse (Limburgse) grens (VAN BUGGENUM ET AL. 2009). Deze soort zou theoretisch in 10-20 jaar Nederland kunnen bereiken. Groene pad *Bufo viridis* zit nog iets verder weg (ca. 20 km); de kans dat deze Nederland zal bereiken wordt kleiner ingeschat.

Determinatie

NÖLLERT & NÖLLERT 2001, ARNOLD & OVENDEN 2002, VAN DIEPENBEEK & CREEMERS 2006, STUMPEL & STRIJBOSCH 2006, GLANDT 2009, KWET 2009. Geluiden-cd's: NABU, LANDESVERBAND BRANDENBURG 1995, ROCHE 1997, CREEMERS & VAN DELFT 2009.

Animalia ► Chordata (fylum) ► Vertebrata (subfylum) ► Mammalia (klasse)

MAMMALIA - ZOOGDIEREN

JASJA DEKKER & JOHAN THISSEN

NEDERLAND 71 gevestigd (waarvan 11 exoten)
WERELD 5416 beschreven

▼ Beverrat
Myocastor coypus

▶▶ Bosmuis
Apodemus sylvaticus

Gewervelde warmbloedige dieren met twee paar loop- of zwempoten (één paar bij walvissen), haren (welke weer zijn verdwenen bij walvissen) en melkklieren. Zoogdieren komen voor in het terrestrische, mariene en aquatische milieu. Vleermuizen zijn de enige vliegende zoogdieren in Nederland. Walvissen en dolfinen leven in het water. De zeehonden, muskrat *Ondatra zibethicus*, beverrat *Myocastor*

coypus, bever *Castor fiber*, otter *Lutra lutra*, Amerikaanse nerts *Neovison vison* en waterspitsmuis *Neomys fodiens* leven deels op het land, deels in het water.

Cyclus

Na de paring ontwikkelt de foetus zich in de baarmoeder. Bij een aantal groepen komt uitgestelde implantatie van de



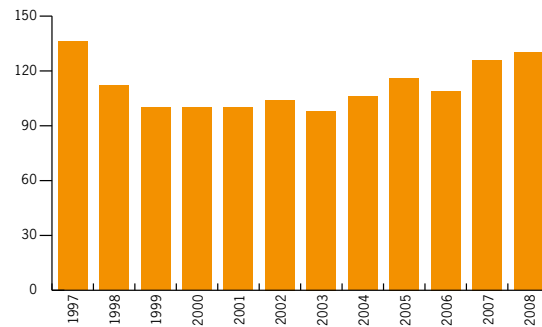


foetus (enkele marterachtigen en ree *Capreolus capreolus*) of uitgestelde bevruchting van de eicel (vleermuizen) voor. Alle in Nederland voorkomende zoogdieren zijn levendbarend en de jonge dieren worden door de moeder gezoogd. Bij walvissen en dolfinen worden de jongen in het water geboren. Bij de kleinere dieren (bv. knaagdieren, konijn *Oryctolagus cuniculus* en kleine marterachtigen) worden de vroegste nakomelingen al geslachtsrijp in het jaar waarin ze zijn geboren, bij de meeste overige soorten na één of twee jaar. Zeezoogdieren worden nog later geslachtsrijp. Egel *Erinaceus europaeus*, hamster *Cricetus cricetus*, vleermuizen en slaapmuizen hebben een winterslaap. De laatste twee groepen kunnen ook 's zomers in torpor gaan, maar dan voor uren tot dagen. Insecteneters, knaagdieren, haas *Lepus europaeus* en konijn worden maximaal vijf jaar oud. Roofdieren worden in het wild tot 15 jaar, vleermuizen tot 20 jaar, en hoefdieren worden 5-25 jaar oud. Walvissen kunnen lang leven, tot wel 80 jaar.

Ecologie

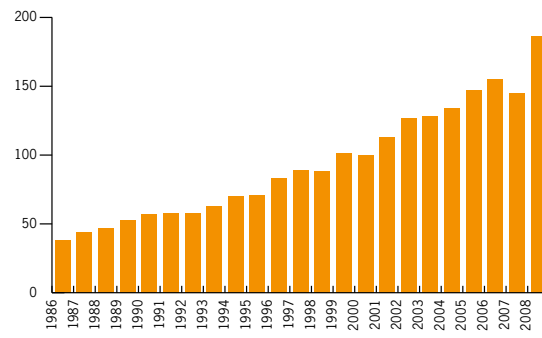
Vrijwel alle soorten hebben een min of meer ruim dieet, waarbij ze opportunistisch gebruik maken van wat voorhanden is. Twee groepen eten insecten (vleermuizen en insecteneters), andere zijn plantenetters (hoefdieren, woelmuizen, haas *Lepus europaeus* en konijn *Oryctolagus cuniculus*), een aantal is alleseter (ratten en ware muizen) en een aantal vleeseter (walvissen en roofdieren). Enkele soorten zijn qua voedsel sterk gespecialiseerd; bijvoorbeeld de waterspitsmuis

Neomys fodiens eet bijna exclusief in het water levende ongewervelden en de bever *Castor fiber* eet voornamelijk houtige gewassen. Hoefdieren, met name wild zwijn *Sus scrofa* en edelhert *Cervus elaphus*, en knaagdieren kunnen



- ◀◀ Bruinvis *Phocoena phocoena*
- ▲ Egel *Erinaceus europaeus*

Trenddiagram dagactieve zoogdieren (eekhoorn, haas, konijn, ree en vos). Jaarlijkse gemiddelde trend van alle gemeten soorten in het meetnet. Bron: Zoogdiervereniging & CBS.



▲ Trenddiagram vleermuizen. Jaarlijkse gemiddelde trend van alle gemeten soorten in het meetnet. Bron: Zoogdiervereniging & CBS.

- ◀◀ Grijze zeehond *Halichoerus grypus*
- ▼ Konijn *Oryctolagus cuniculus*



Tabel

Veranderingen in de Nederlandse zoogdierfauna. Het jaar van eerste of laatste waarneming wordt gegeven. Bronnen: BROEKHUIZEN ET AL. (1992) en ZOOGDIERVERENIGING VZZ (2007).

Ontdekt door intensiever onderzoek

tweekleurige bosspitsmuis	<i>Sorex coronatus</i>	1965
veldspitsmuis	<i>Crocidura leucodon</i>	1929
Brandts vleermuis	<i>Myotis brandti</i>	1970
Bechstein's vleermuis	<i>Myotis bechsteini</i>	1938
Nathusius' dwergvleermuis	<i>Pipistrellus nathusii</i>	1929
kleine dwergvleermuis	<i>Pipistrellus pygmaeus</i>	2008
bosvleermuis	<i>Nyctalus leisleri</i>	1955
grijze grootoorvleermuis	<i>Plecotus austriacus</i>	1962
ondergrondse woelmuis	<i>Pitymys subterraneus</i>	1929
hazelmuis	<i>Muscardinus avellanarius</i>	1916
molmuis	<i>Arvicola scherman*</i>	1933

(*in WILSON & REEDER 2005 verheven tot soort)

Spontaan gevestigd

grijze zeehond	<i>Halichoerus grypus</i>	1955
tweekleurige vleermuis	<i>Vespertilio murinus</i>	1977
gewone dolfin	<i>Delphinus delphis</i>	1926
witsnuitdolfijn	<i>Lagenorhynchus albirostris</i>	jaren 1960
witflankdolfijn	<i>Lagenorhynchus acutus</i>	1967
grote bosmuis	<i>Apodemus flavicollis</i>	1975

Ingevoerd

wasbeer	<i>Procyon lotor</i>	jaren 1960
fret	<i>Mustela furo</i>	rond 1910
Siberische grondeekhoorn	<i>Tamias sibiricus</i>	1972
Pallas' eekhoorn	<i>Callosciurus erythraeus</i>	1998
muskusrat	<i>Ondatra zibethicus</i>	1941
damhert	<i>Dama dama</i>	uiterlijk begin 16 ^e eeuw
moeflon	<i>Ovis ammon</i>	1909
bruine rat	<i>Rattus norvegicus</i>	1727
zwarte rat	<i>Rattus rattus</i>	Romeinse tijd
beverrat	<i>Myocastor coypus</i>	1935
konijn	<i>Oryctolagus cuniculus</i>	13 ^e eeuw

Uitgestorven en opnieuw uitgezet

bever	<i>Castor fiber</i>	1988
otter	<i>Lutra lutra</i>	2002

Uitgestorven

grote hoefijzerneus	<i>Rhinolophus ferrumequinum</i>	1986
kleine hoefijzerneus	<i>Rhinolophus hipposideros</i>	1983
mopsvleermuis	<i>Barbastella barbastellus</i>	1994
tuimelaar	<i>Tursiops truncatus</i>	1965
gewone dolfin	<i>Delphinus delphis</i>	1959



Noordse woelmuis
Microtus oeconomus



Vos
Vulpes vulpes

landbouwschade aanrichten. Een aantal soorten kan ook als vector dienen voor ziekten. Een aantal roofdier- en vleermuissoorten reageert sterk op hoge prooidichtheden, en heeft op die manier waarschijnlijk een bufferende werking op het ontstaan van plagen van muizen en insecten. Het zien van (met name grote) zoogdieren wordt door veel mensen ervaren als een belangrijke vorm van natuurbeleving. Zoogdieren spelen dan ook een prominente rol in natuurbescher-

ming. Soorten waarvoor aanwijzing van speciale beschermingszones vereist is op grond van de Europese Habitatrichtlijn zijn: ingekorven vleermuis *Myotis emarginatus*, Bechstein's vleermuis *M. bechsteini*, vale vleermuis *M. myotis*, meervleermuis *M. dasycneme*, mopsvleermuis *Barbastella barbastellus*, otter *Lutra lutra*, gewone zeehond *Phoca vitulina*, grijze zeehond *Halichoerus grypus*, tuimelaar *Tursiops truncatus*, bruinvis *Phocoena phocoena*, bever *Castor fiber* en de Nederlandse ondersoort van de noordse woelmuis *Microtus oeconomus arenicola*. Veel andere gevestigde zoogdieren zijn beschermd.

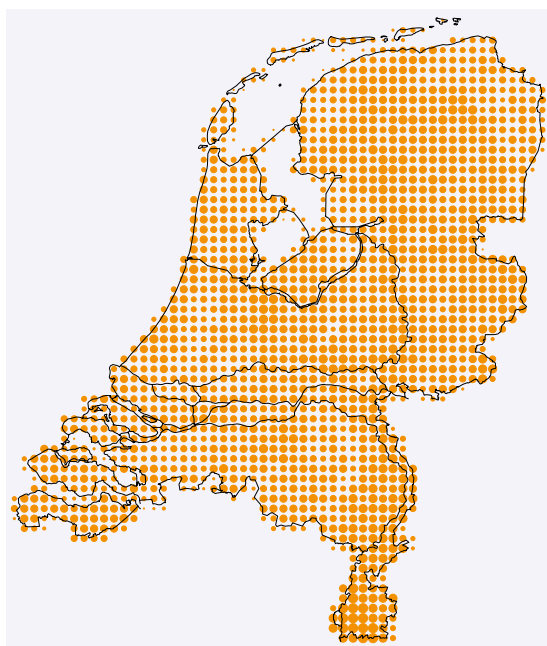
Diversiteit

Wereldwijd zijn 5416 soorten beschreven en er zijn nog enkele tientallen extra soorten te verwachten (CHAPMAN 2009, WILSON & REEDER 2005). In Nederland komen 71 gevestigde en 39 niet-gevestigde soorten voor (VAN BREE 1997, BROEKHUIZEN ET AL. 1992, LANGE ET AL. 2003, en losse publicaties). De landbouw- en andere huisdieren zijn niet meegeteld in deze tekst. Onder de gevestigde soorten bevinden zich 11 ingeburgerde of inburgerende exoten (zie tabel). De mens *Homo sapiens* is een van de opvallendste en meest zichtbare gevestigde zoogdiersoorten. De Nederlandse ondersoort van de noordse woelmuis *Microtus oeconomus arenicola* komt alleen in ons land voor.

Voorkomen

De hogere zandgronden en het Zuid-Limburgse heuvelland zijn het rijkst aan zoogdiersoorten. In een kilome-





terhok in het Geuldal bij Meerssen (LI) zijn 41 soorten waargenomen. Sinds 1758 zijn zeven soorten uit Neder-

land verdwenen: wolf *Canis lupus* (in 1869), gewone dolfin *Delphinus delphis* (1959), tuimelaar *Tursiops truncatus* (1965), grote hoefijzerneus *Rhinolophus ferrumequinum* (1986), kleine hoefijzerneus *Rhinolophus hipposideros* (1983), mopsvleermuis *Barbastella barbastellus* (1994) en otter *Lutra lutra* (1988). Belangrijke oorzaken voor het verdwijnen van deze zoogdieren waren vervolging, bio- toopvernietiging en -versnippering en klimaatverandering. Sinds lange tijd komen er nieuwe zoogdieren in Nederland te leven. Voorbeelden zijn moeflons *Ovis ammon* die in bepaalde natuurterreinen zijn uitgezet en Amerikaanse nertsen *Neovison vison* die vanuit de bont- industrie zijn ontsnapt en nu ook in het wild voorkomen. Sinds 1980 zijn twee soorten nieuw gemeld voor Nederland: Pallas' eekhoorn *Callosciurus erythraeus* (1998) en kleine dwergvleermuis *Pipistrellus pygmaeus* (2008). Deze eekhoorn is een ontsnapt huisdier en de kleine dwergvleermuis wordt pas sinds kort herkend en is dus niet echt nieuw voor Nederland (CORNELIS 2009, DIJKSTRA & DEKKER 2009).



Aantal waargenomen soorten zoogdieren per 5x5 km tot en met 2009. Kwadratisch geschaald; grootste stip: 43-53 soorten. Bron: Zoogdiervereniging.

Determinatie

MACDONALD & BARRETT 1993, AULAGNIER ET AL. 2009, TWISK ET AL. 2010.
Walvisachtigen: CAMPHUYSEN 1991, JEFFERSON ET AL. 1993.

Animalia ► Chordata (fyllum) ► Vertebrata (subfyllum) ► Reptilia (klasse)

REPTILIA (SAUROPSIDA) - REPTIELEN, DINOSAURIËRS & VOGELS

ERIK J. VAN NIEUKERKEN

NEDERLAND 210 gevestigd (waarvan 17 exoten)
WERELD 18.634 beschreven

Gewervelde, koud- of warmbloedige viervoetige dieren, waarvan de huid bedekt is met schubben of veren. Voortplanting doorgaans met eieren met een leerachtige of kalkachtige schaal. Traditioneel wordt met de term 'reptielen' deze klasse zonder de vogels aangeduid. Dat is echter geen natuurlijke, monofyletische groep omdat de vogels tot de dinosauriërs behoren, en dus een zustergroep van de krokodillen zijn. Modern fylogenetisch onderzoek heeft de theorie dat de schildpadden de meest basale groep reptielen zijn (als Anapsida tegenover Diapsida) verworpen, en heeft aangetoond dat de schildpadden zustergroep zijn van de Archosauria (IWABE ET AL. 2005). De Reptilia worden verdeeld in de hagedissen en slangen (Squamata), brughagedissen (Rhynchocephalia), schildpadden (Testudines), krokodillen (Crocodylia) en vogels (Aves). Omdat de eerste drie groepen meestal op het ordeniveau worden onderscheiden en de Aves zelf onderverdeeld zijn in vele ordes, levert zo'n fylogenetische classificatie problemen op met de Linneaanse catego-



Hagedissen en slangen - Squamata

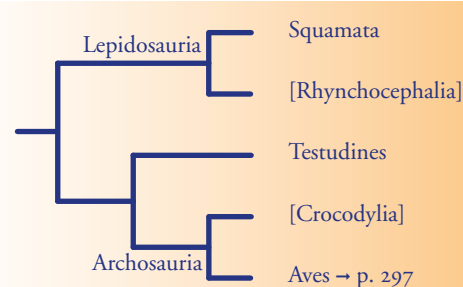


Schildpadden - Testudines



Vogels - Aves

rieën. Om die reden stelt CNAH (2010) een classificatie voor waar de Lepidosauria (= Squamata + Sphenodontida) de klasse Reptilia vormen, de schildpadden de klasse Chelonia, de krokodillen de klasse Eusuchia, als zustergroep van de klasse Aves. De brughagedissen (twee soorten in Nieuw-Zeeland) en de krokodillen (23 beschreven soorten wereldwijd) komen niet in Nederland voor.



Animalia ► Chordata (fyllum) ► Vertebrata (subfyllum) ► Reptilia (klasse) ► Squamata (orde)

SQUAMATA - HAGEDISSEN & SLAGEN

RAYMOND C.M. CREEMERS & JEROEN J.C.W. VAN DELFT

NEDERLAND 7 gevestigd
WERELD 8396 beschreven

Gewervelde, koudbloedige dieren met een beschubde, verhoornde huid. Hierdoor zijn ze goed beschermd tegen uitdroging en kunnen ze onder andere ook overleven in zeer droge en hete milieus (woestijnen). De meeste vertegen-

woordigers hebben twee paar loop- of zwempoten (hagedissen), maar de slangen zijn pootloos en bij sommige hagedissenfamilies (skinken, hazelwormen, wormhagedissen) zijn de poten sterk gereduceerd. Hagedissen en slangen zijn in



▲
Hazelworm
Anguis fragilis

Nederland overwegend terrestrisch; de ringslang *Natrix natrix* kan goed zwemmen.

Cyclus

De cyclus verloopt van ei, juveniel, subadult naar adult. De eieren worden in het moederlichaam uitgedroogd door de levendbarende soorten (levendbarende hagedis *Zootoca vivipara*, hazelworm *Anguis fragilis*, adder *Vipera berus* en gladde slang *Coronella austriaca*), andere soorten (muurhagedis *Podarcis muralis*, zandhagedis *Lacerta agilis* en ringslang *Natrix natrix*) zijn eierlegend. Levendbarende soorten zijn in staat om rond de poolcirkel of in het hooggebergte te leven (levendbarende hagedis en adder). De jonge dieren die uit het ei kruipen zijn vrijwel altijd miniaturuitgaven van de ouderdieren. De dieren vervellen verscheidene keren. Na enkele overwinteringen bereiken de mannetjes de geslachtsrijpe leeftijd en ontwikkelen ze nog extra secundaire geslachtskenmerken. Volwassen slangen worden doorgaans drie tot vier jaar oud, met incidentele uitschieters naar 10-15 jaar. Volwassen hagedissen worden

▼
Ringslang
Natrix natrix

▶▶
Aantal waargenomen soorten hagedissen en slangen per 5x5 km tot en met 2009. Exponentieel geschaald; grootste stip: 5-7 soorten. Bron: RAVON.



doorgaans drie tot zes jaar oud, met enkele uitschieters naar acht jaar (levendbarende hagedis, muurhagedis) of 12 jaar (zandhagedis). De hazelworm kan ouder worden, soms wel tot 15 jaar.

Ecologie

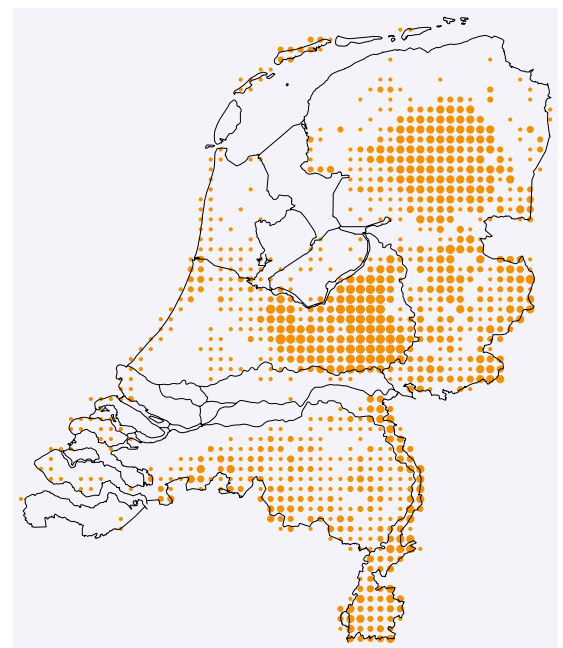
Hagedissen leven vooral van ongewervelden. Slangen eten vooral kleine knaagdieren (muizen), amfibieën, hagedissen en andere slangen. Ook kannibalisme komt incidenteel voor. Door hun koudbloedigheid kunnen hagedissen en slangen perioden met een gering voedselaanbod vaak goed doorkomen en zo dus overleven in voedselarme habitats. De adder is giftig en sinds 1885 zijn in Nederland 221 beten geregistreerd, waarvan drie met dodelijke afloop. Met name voor kinderen kunnen adderbeten fataal zijn, maar ook voor volwassenen is een adderbeet zeer pijnlijk. Dit hangt echter af van de hoeveelheid geïnjecteerd gif en de individuele reactie van personen op het gif. Ongeveer de helft van de beten heeft te maken met het vangen en vastpakken van adders. Slangen en hagedissen spelen een belangrijke rol in het natuurbeheer en op sommige plekken wordt het beheer ten dele aan deze soorten aangepast.

Diversiteit

In totaal zijn 8396 soorten beschreven (UETZ ET AL. 2008). In de tropen worden nog niet beschreven soorten verwacht en er wordt geschat dat er in totaal tegen de 10.000 soorten reptielen bestaan (CHAPMAN 2009). In Nederland leven zeven gevestigde soorten (CREEMERS & VAN DELFT 2009). Incidenteel worden ook losgelaten terrariumdieren aangetroffen, maar deze vormen nooit populaties.

Voorkomen

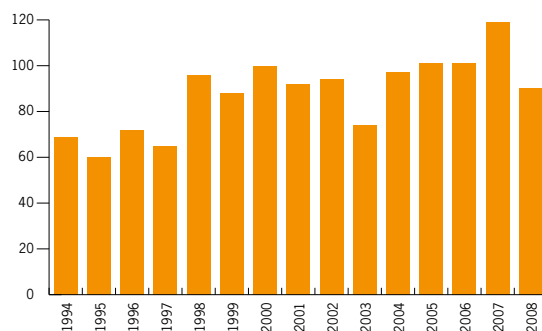
Hagedissen en slangen leven vrijwel geheel in natuurgebieden, maar soms ook in spoor- en wegbermen. Het meest individuen- en soortenrijk zijn de hogere zandgronden en vooral heide en hoogvenen. In de duinen is de di-



versiteit relatief laag ten opzichte van andere zandige gebieden, maar er kunnen wel hoge dichtheden aan zandhagedissen *Lacerta agilis* worden aangetroffen. Het maximumaantal soorten per 5x5km-hok (uurhok) bedraagt zes, een aantal dat in enkele uurhokken op de Veluwe wordt gehaald. Ook in Drenthe-Friesland, op de Utrechtse Heuvelrug en ten oosten van de Limburgse Maas (tussen Mook en de Meinweg) liggen vrij soortenrijke gebieden voor hagedissen en slangen. In de beste gebieden kunnen de dichtheden variëren van 7-16 exemplaren per ha (slangen) tot maximaal 200 exemplaren per ha (hagedissen). Hagedissen en slangen worden vooral bedreigd door verminderde habitatkwaliteit, versnippering en verdroging. Ze zijn erg gevoelig voor te grootschalig uitgevoerd beheer, vooral heidebegrazing is vaak te intensief voor hagedissen en slangen. Door hun geringe kolonisatievermogen zijn ze zeer gevoelig voor versnippering. De muurhagedis *Podarcis muralis* is het zeldzaamst en komt alleen in Maastricht (LI) voor. Deze soort is in de jaren 1980 voor uitsterven behoed en de aantallen nemen de laatste jaren weer toe. De populatie blijft echter ernstig bedreigd en gevoelig voor verstoring en wegvangen van dieren. Momenteel zijn het vooral adder *Vipera berus* en levendbarende hagedis *Zootoca vivipara* die onder druk staan door versnippering en verdroging. Zandhagedissen en muurhagedissen doen het relatief goed en profiteren in ieder geval van goede zomers en mogelijk ook van klimaatopwarming.

Determinatie

ARNOLD & OVENDEN 2002, VAN DIEPENBEEK & CREEMERS 2006, STUMPEL & STRIJBOSCH 2006, GLANDT 2009, KWET 2009.



▲ Zandhagedis
Lacerta agilis

▲ Trenddiagram hagedissen en slangen. Jaarlijkse gemiddelde trend van alle gemeten soorten in het meetnet. Bron: RAVON & CBS.

Animalia ► Chordata (fyllum) ► Vertebrata (subfyllum) ► Reptilia (klasse) ► Testudines (orde)

TESTUDINES - SCHILDPADDEN

RAYMOND C.M. CREEMERS & JEROEN J.C.W. VAN DELFT

NEDERLAND 0 gevestigd
WERELD 313 beschreven

Gewervelde, koudbloedige dieren met een beschubde huid en een zeer stevig verhoornd schild om het lichaam en twee paar poten die zowel voor zwemmen als lopen wordt gebruikt. Schildpadden leven op land, in zoet water of in zee.

Cyclus

De in Nederland waargenomen soorten zijn vrijwel geheel aangepast aan het leven in zee of leven in oeverzones van zoete wateren. De eieren worden echter wel op het land afgezet. De jonge dieren die uit het ei kruipen lijken al erg op de ouderdieren. Na enkele jaren bereiken de dieren de geslachtsrijpe leeftijd. Schildpadden kunnen wel tientallen jaren oud worden.

Ecologie

Schildpadden hebben een zeer stevige bek. Afhankelijk van de soort, maar ook wel de ouderdom van het individu, zijn ze carnivoor of herbivoor.

Diversiteit

In totaal zijn 313 soorten beschreven (UETZ ET AL. 2008), en waarschijnlijk zijn er nog verscheidene niet-beschreven soorten.

In Nederland zijn enkele uitgezette en niet-voortplantende zoetwaterschildpadden en vier zeeschildpadden als dwaalgast aangetoond (CREEMERS & VAN DELFT 2009).

▼ Roodwangschildpad
Trachemys scripta



Voorkomen

De roodwangschildpad *Trachemys scripta elegans* is een frequent uitgezette soort, en wordt met name rondom het stedelijke gebied gezien. Hoewel in enkele gevallen eiafzet is waargenomen, zijn er nog geen bewijzen voor succesvolle voortplanting (CREEMERS & VAN DELFT 2009). Klimaatverandering zou er echter op langere termijn voor kunnen zorgen dat zoetwaterschildpadden zich wel succesvol gaan voortplanten. De mariene soorten dikkopschildpad *Caretta caretta*,

soepschildpad *Chelonia mydas*, Kemps zeeschildpad *Lepidochelys kempii* en de lederschildpad *Dermochelys coriacea* spoelen, al dan niet dood, wel eens aan op de Nederlandse kusten.

Determinatie

ARNOLD & OVENDEN 2002, VAN DIEPENBEEK & CREEMERS 2006, STUMPEL & STRIJBOSCH 2006, GLANDT 2009, KWET 2009, Zeeschildpadden: HOOGMOED 2009.

Animalia ► Chordata (fylum) ► Vertebrata (subfylum) ► Reptilia (klasse) ► Aves

AVES - VOGELS

FRED HUSTINGS, CHRIS VAN TURNHOUT & RUUD FOPPEN

NEDERLAND 203 gevestigd (waarvan 17 exoten), 107 wintergasten
WERELD 9900 beschreven

Gewervelde warmbloedige dieren met één paar loop- of zwempoten, één paar vleugels, veren en een snavel. Vogels zijn sterk aangepast aan het vliegen: de botten zijn hol en vogels hebben geen tanden in een kaak maar een lichtere hoornsnavel. Een gespierde maag wordt gebruikt om het voedsel te malen. Vogels zijn zowel in het terrestrische milieu, zoetwatermilieu en mariene milieu algemeen.

Cyclus

Na de paring worden eieren gelegd, die vrijwel altijd door de oudervogels worden uitgebroed. De jonge vogels verlaten vrijwel onmiddellijk het nest (nestvlinders, onder andere ganzen, zwanen, eenden, steltlopers, meeuwen en sterns) of ze worden tot (vrijwel) het vliegvlugge stadium in het nest verzorgd (onder andere roofvogels en zangvogels). De meeste soorten (vooral zangvogels) zijn in hun tweede kalenderjaar geslachtsrijp, vooral de wat grotere en langlevende soorten (onder andere diverse roofvogels en grote meeuwen) zijn dat pas na enige jaren. De koekoek *Cuculus canorus* parasiteert door het ei in het nest van een andere soort te leggen. Monogamie werd tot voor kort bij veel soorten als de norm beschouwd, maar inmiddels is dit (deels) achterhaald door

DNA-onderzoek. De meeste kleine soorten worden niet ouder dan hooguit enkele jaren, vooral wat grotere soorten ook wel ouder, incidenteel tot enkele tientallen jaren.

Ecologie

Het voedsel van vogels is zeer divers. De in Nederland voorkomende zangvogelsoorten zijn in meerderheid zaadeter of insecteneter; de overige soorten hebben een plantaardig dan wel dierlijk menu van benthos tot vissen of zoogdieren. Verschillende soorten worden (soms zonder duidelijk bewijs) als schadelijk voor de landbouw beschouwd, met name verschillende watervogels (bv. knobbelzwaan *Cygnus olor*, ganzen en smient *Anas penelope*), maar ook soorten als houtduif *Columba palumbus* en zwarte kraai *Corvus corone*. Bij andere soorten wordt soms overlast ervaren, bijvoorbeeld door broedkolonies of slaapplaatsen in bebouwde gebieden (onder meer roek *Corvus frugilegus* en spreeuw *Sturnus vulgaris*). Bij verschillende exoten (onder andere nijlgans *Alopochen aegyptiaca*, grote Canadese gans *Branta canadensis* en halsbandparkiet *Psittacula krameri*) wordt concurrentie verondersteld met gevestigde soorten, maar duidelijk op onderzoek gebaseerd bewijs ontbreekt, is mag er of toont een

Brandganzen
Branta leucopsis

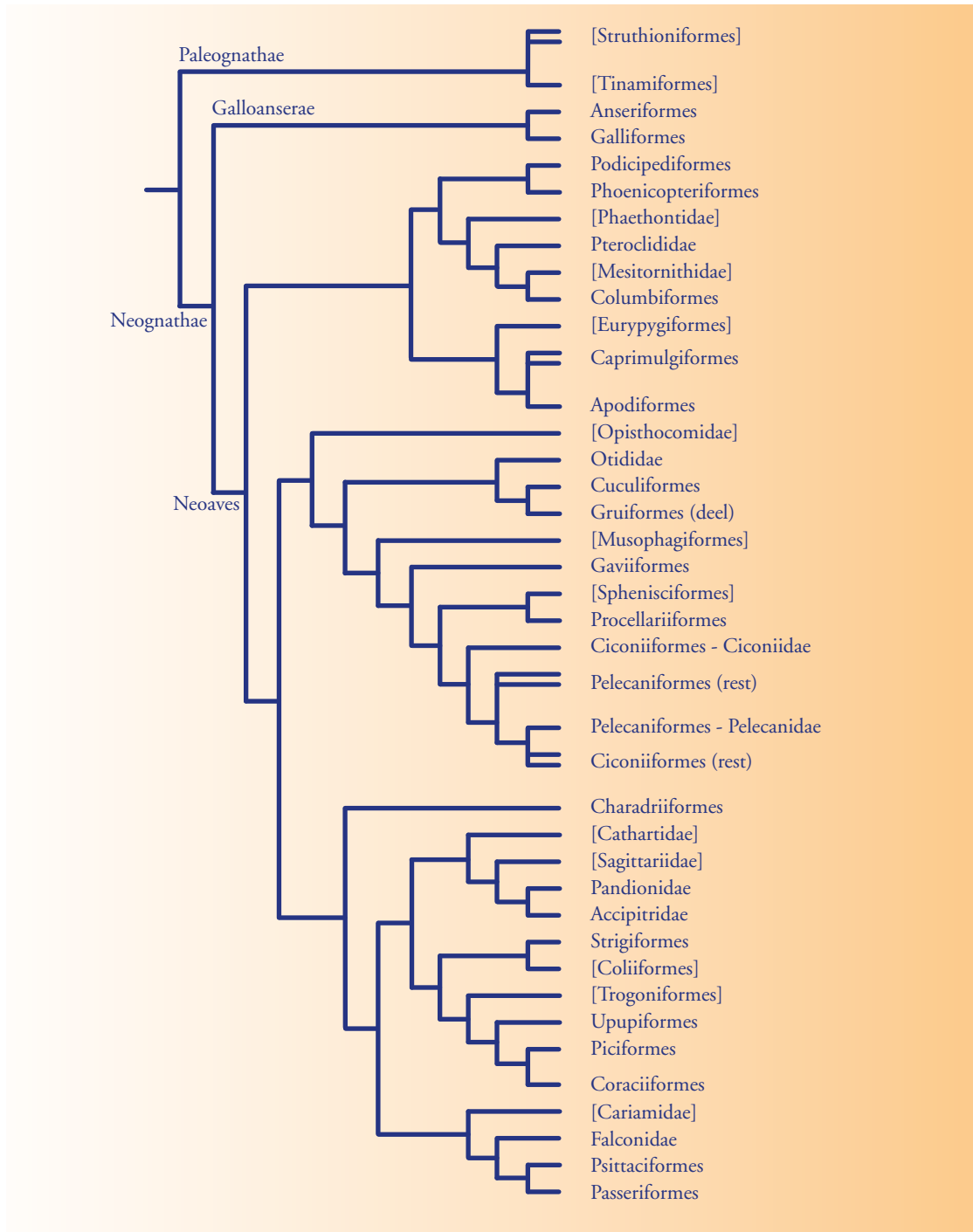


betrekkelijk gering effect aan. Vooral insecten- en muizeneters worden als nuttig beschouwd, terwijl zaadeters bijdragen aan de verspreiding van planten. Soorten die in delen van het jaar, of door bepaalde segmenten van de samenleving, als schadelijk worden beschouwd, blijken in andere delen van het jaar of voor andere delen van de samenleving nuttig te zijn. De zwarte kraai bijvoorbeeld kan schade veroorzaken aan opgeslagen kuilvoer, maar nuttigt eveneens grote hoeveelheden deels voor de landbouw schadelijke ongewervelden. Er zijn vele mensen die enorm genieten van vogels in hun tuin of van het vogels kijken een intensief beoefende hobby hebben gemaakt. Daarnaast worden vogels algemeen ingezet in natuurbeleid en -beheer. Vrijwel alle vo-

gels worden door de Nederlandse Flora- en Faunawet beschermd tegen verstoring. Voor 44 soorten moeten op grond van Europese regelgeving (de Vogelrichtlijn) speciale natuurbeschermingszones ingesteld worden.

Diversiteit

In totaal zijn er zo'n 9900 soorten beschreven en mogelijk zijn er nog 100 extra soorten te verwachten (CHAPMAN 2009). In Nederland zijn er 203 gevestigde soorten, waarvan 17 exoten. Exclusief de exoten kwamen in 1990-2006 126 soorten jaarlijks tot broeden in aantallen van ten minste 500 paren, en nog eens 49 regelmatig maar in lagere aantallen (VAN DEN BERG 2009). Daarnaast zijn 305 niet-gevestigde soorten aangetoond:



◀ Stamboom van de recente vogels (Aves) gebaseerd op 19 genen (DNA), volgens Hackett et al. (2008). Een dubbele eindtak geeft parafyletische groepen aan.

Tabel

Verdeling van de Nederlandse vogelsoorten per orde en familie (VAN DEN BERG 2009, A.J. van Loon pers. med.). B = broedvogels, W = wintergasten en doortrekkers, D = dwaalgasten.

Orde	Familie	Nederlandse naam	B	W	D
Anseriformes	Anatidae	zwanen, ganzen, eenden	27	18	18
Galliformes	Tetraonidae	ruigpoothoenders	1		
	Phasianidae	fazanten	3		
Gaviiformes	Gaviidae	duikers		3	1
Procellariiformes	Procellariidae	stormvogels		4	4
	Hydrobatidae	stormvogeltjes		2	2
Pelecaniformes	Sulidae	jan-van-genten		1	
	Phalacrocoracidae	aalscholvers	1	1	1
	Pelecanidae	pelikanen			2
Ciconiiformes	Ardeidae	reigers	7	1	2
	Ciconiidae	ooievaars	1	1	
	Threskiornithidae	ibissen	1	1	
Phoenicopteriformes	Phoenicopteridae	flamingo's		1	
Podicipediformes	Podicipedidae	futen	4	1	1
Falconiformes	Accipitridae	gieren, sperwers, arenden	7	4	16
	Pandionidae	visarenden		1	
	Falconidae	valken	3	2	2
Gruiformes	Rallidae	rallen	6		1
	Gruidae	kraanvogels		1	2
	Otididae	trappen			3
Charadriiformes	Haematopodidae	scholeksters	1		
	Recurvirostridae	kluten	2		
	Burhinidae	grielen	1		
	Glareolidae	vorkstaartplevieren			4
	Charadriidae	plevieren	5	2	7
	Scolopacidae	strandlopers	7	20	19
	Stercorariidae	jagers		4	
	Laridae	meeuwen	7	6	9
	Sternidae	sterns	5	4	3
Alcidae	alken		4	2	
Pteroclidiformes	Pteroclididae	zandhoenders			1
Psittaciformes	Psittacidae	papegaaien	1		
Columbiformes	Columbidae	duiven	5		
Cuculiformes	Cuculidae	koekoeken	1		1
Strigiformes	Tytonidae	kerkuilen	1		
	Strigidae	uilen	5		5
Caprimulgiformes	Caprimulgidae	nachtzwaluwen	1		
Apodiformes	Apodidae	gierzwaluwen	1		4
Coraciiformes	Alcedinidae	ijsvogels	1		1
	Meropidae	bijeneters		1	1
	Coraciidae	scharrelaars			1
Upupiformes	Upupidae	hoppen	1		
Piciformes	Picidae	spechten	6		1
Passeriformes	Alaudidae	leeuweriken	3	1	2
	Hirundinidae	zwaluwen	3		2
	Motacillidae	piepers, kwikstaarten	8	5	4
	Bombycillidae	pestvogels		1	
	Cinclidae	waterspreeuwen		1	
	Troglodytidae	winterkoningen	1		
	Mimidae	spotlijsters			1
	Prunellidae	heggenmussen	1		1
	Turdidae	lijsters	12	2	16
	Sylviidae	zangers	19	4	24
	Muscicapidae	vliegenvangers	2	1	1

Orde	Familie	Nederlandse naam	B	W	D
	Timaliidae	timalia's	1		
	Aegithalidae	staartmezen	1		
	Paridae	mezen	6		
	Sittidae	boomklevers	1		
	Tichodromadidae	rotskruipers			1
	Certhiidae	boomkruipers	2		
	Remizidae	buidelmezen	1		
	Oriolidae	wielewalen	1		
	Laniidae	klauwieren	3		4
	Corvidae	kraaien	8	1	1
	Sturnidae	spreeuwen	1	1	1
	Passeridae	mussen	2		1
	Estrildidae	prachtvinken			
	Vireonidae	vireo's			1
	Fringillidae	vinken	11	3	5
	Parulidae	Amerikaanse zangers			1
	Emberizidae	gorzen	4	4	16
	Icteridae	troepialen			2
Totaal			203	107	198

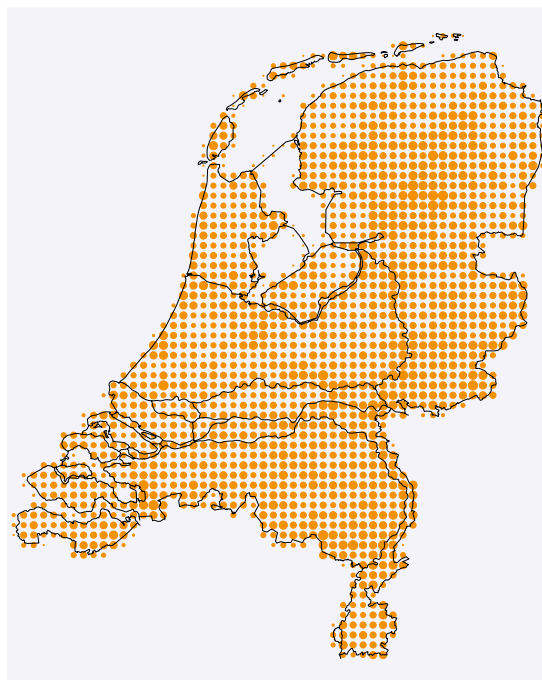
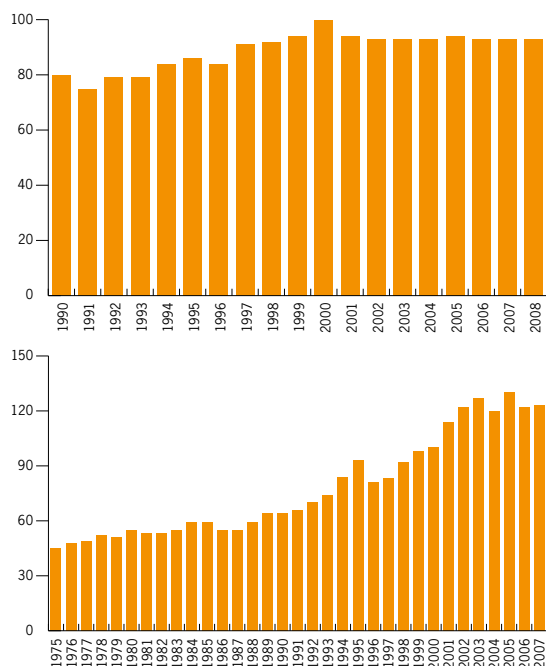
hieronder vallen dwaalgasten (198), maar ook veel doortrekkers en wintergasten (107 soorten), waarvoor Nederland dus wel een zeer belangrijk deel is van het leefgebied.

Voorkomen

Met name de kustgebieden, het laagveengebied en het rivierengebied zijn erg rijk aan broedvogelsoorten (KWAK & VAN DEN BERG 2004, SOVON 2002). Het aantal vogelsoorten per 5x5km-hok (uurhok) is het hoogst in het oostelijke rivierengebied met gemiddeld ruim 100 soorten per uurhok. Eveneens hoge dichtheden van 90 of meer soorten per uurhok zijn te vinden in vennenrijke gebieden in Noord-Brabant en Drenthe, de laagveenmoerassen, moerasrijke nieuwe polders (Lauwersmeer, IJsselmeergebied) en de duinen (KWAK & VAN DEN BERG 2004). Sinds 1900 is het totaal aantal broedvogelsoor-

ten licht toegenomen. Als vaste broedvogels zijn bijvoorbeeld goudplevier *Pluvialis apricaria* en griel *Burhinus oedinenemus* al meer dan 50 jaar uit Nederland verdwenen. Sinds eind jaren 1990 zijn daar nog verschillende soorten bijgekomen, zoals duinpieper *Anthus campestris*, klapekster *Lanius excubitor* en ortolaan *Emberiza hortulana*. Soorten als korchoen *Tetrao tetrix*, blauwe kiekendief *Circus cyaneus*, kemphaan *Philomachus pugnax*, velduil *Asio flammeus*, kuifleeuwrik *Galerida cristata*, draaihals *Jynx torquilla* en grauwe gors *Emberiza calandra* kennen zeer kleine, sterk bedreigde populaties en lopen een grote kans eveneens als broedvogel te verdwijnen.

Tegenover de uitgestorven broedvogelsoorten staat een aantal soorten dat zich in de twintigste eeuw spontaan gevestigd heeft in ons land, vaak als gevolg van een uitbreiding



Aantal waargenomen soorten broedvogels per 5x5 km tot en met 2009. Lineair geschaald; grootste stip: 112-125 soorten. Bron: soVON Vogelonderzoek Nederland.

Trenddiagram broedvogels. Jaarlijkse gemiddelde trend van alle gemeten soorten in het meetnet. Bron: soVON Vogelonderzoek Nederland & CBS.

Trenddiagram watervogels. Jaarlijkse gemiddelde trend van alle gemeten soorten in het meetnet. Voor overwinterende watervogels is 1975 de winter van 1975-1976. Bron: soVON Vogelonderzoek Nederland & CBS.



▲▲
Buizerd
Buteo buteo

▶▶
Fuut
Podiceps cristatus

▲
Goudvink
Pyrrhula pyrrhula

▶▶
Grutto
Limosa limosa

van het broedareaal (onder andere kuifeend *Aythya fuligula*, eider *Somateria mollissima*, Turkse tortel *Streptopelia decacotta*, Europese kanarie *Serinus serinus*) dan wel het geschiktter worden van aanwezige broedhabitat (vuurgoudhaan *Regulus ignicapilla*, kruisbek *Loxia curvirostra*, sijs *Carduelis spinus*), opwarming van het klimaat (Cetti's zanger *Cettia cettia*, graszanger *Cisticola juncidis*) of een combinatie van factoren (grote zilverreiger *Casmerodius albus* en kleine zilverreiger *Egretta garzetta*). Enkele van deze soorten stevenen overigens, na een periode van voorspoed, weer af op hun verdwijning uit Nederland (kramsvogel *Turdus pilaris*, buidelmee *Remiz pendulinus*, roodmus *Carpodacus erythrinus*). In sommige gevallen speelt het uitzetten van vogels, eventueel

in het aangrenzende buitenland, een rol bij het behoud van bijna uitgestorven wilde populaties (ooievaar *Ciconia ciconia*) of nieuwe (hernieuwde) vestigingen (slechtvalk *Falco peregrinus*, oehoe *Bubo bubo*, raaf *Corvus corax*).

Wanneer wordt gekeken naar de aantalsontwikkeling, zien we de grootste achteruitgang bij heidevogels, weidevogels en vogels van gevarieerd bouwland. Met name habitatverandering, klimaatopwarming en intensieve vormen van landbouw en visserij zorgen voor deze achteruitgang. Langeafstandstrekkingen doen het gemiddeld genomen veel slechter dan standvogels en deeltrekkers. Verschillende soorten dagroofvogels zijn in de jaren 1960 afgenomen door indirecte vergiftiging via DDT en andere middelen, maar namen



in de jaren 1970 en 1980 weer sterk toe. Vervolgens zijn de aantallen gestabiliseerd (buizerd *Buteo buteo*) dan wel licht afgenomen (bruine kiekendief *Circus aeruginosus*, havik *Accipiter gentilis*, sperwer *A. nisus*) (BIJLSMA ET AL. 2001). Onder de in aantal toenemende broedvogelsoorten bevinden zich relatief veel bosvogels en moerasvogels, evenals exoten (VAN DIJK ET AL. 2000-2008). In het algemeen is de regionale broedvogelbevolking aan het homogeniseren: de Nederlandse regio's verliezen hun karakteristieke broedvogelsoorten en gaan qua samenstelling steeds meer op elkaar lijken (VAN TURNHOUT ET AL. 2007).

Tijdens de trektijd en/of in de winter kunnen zich 10.000 tot 100.000 vogels ophouden in een 5x5km-hok, inciden-

teel zelfs meer. Het betreft slaappleaatsen van talrijke soorten (bv. spreeuw *Sturnus vulgaris*), hoogwatervluchtpleaatsen van wadvogels (bv. bonte strandloper *Calidris alpina*) en foerageer- en rustpleaatsen van talrijke watervogels (bv. kolgans *Anser albifrons*). Zulke gebieden liggen met name in het Waddengebied, waterrijke graslandpolders (vooral Friesland en het Rivierengebied), het IJsselmeergebied en het Deltagebied (VAN ROOMEN ET AL. 2000-2008, SOVON 1987). Het beeld buiten de broedtijd verschilt in gunstige zin van dat bij broedvogels; er zijn sinds 1980 ongeveer 95 soorten voor het eerst in Nederland vastgesteld. Dit zegt op zich weinig; het betreft hier dwaalgasten. Toegenomen determinatiekennis, sterk verbeterde optische apparatuur, meer vrije tijd en toegenomen organisatie van vogelaars vormen hiervoor de belangrijkste oorzaken. Enkele soorten zijn louter als nieuw op de lijst gekomen doordat bij nader onderzoek bleek dat ze niet meer moeten worden beschouwd als ondersoort, maar als aparte soort (VAN DEN BERG & BOSMAN 2001, CDNA 2001-2008). Ook bij algemenere soorten is het beeld echter gunstiger dan bij broedvogels. Bij tellingen sinds de jaren 1980 zijn bij winter- en watervogels meer toenames gevonden (55% van de soorten) dan bij broedvogels (45%). Positieve ontwikkelingen overheersen vooral bij verschillende ganzen, eenden, steltlopers en zangvogels, waarbij factoren als algehele populatietoename, habitatverandering en klimaatopwarming belangrijk zijn.

Determinatie

JONSSON 1994, SVENSSON ET AL. 2000, 2010.

◀◀
Ijsvogel
Alcedo atthis

▲
Roodborst
Erithacus rubecula

◀◀
Steenuil
Athene noctua

