

Ciliaten

van de Veenweide
en
geschiedenis
van de
“Kleyne diertgens”

Willem van Raamsdonk

Ciliaten van de Veenweide en Geschiedenis van de “Kleyne diertgens”

auteur: Willem van Raamsdonk

druk: Drukkerij “Modern” Bennekom, Nederland.

ISBN 978-90-812048-1-1

Voor het eerst gepubliceerd in 2007 door W. van Raamsdonk.

te Bennekom; wvraams1@xs4all.nl; www.protozoa.nl

Niets uit deze uitgave mag worden vermenigvuldigd en/of openbaar gemaakt door middel van druk, microfilm of op welke andere wijze danook zonder voorafgaande toestemming van de auteur.

Inhoud

Voorwoord	7
Wat is een Ciliaat?	9
Veenweide in Klarenbeek	25
Litostomatea	31
Oligohymenophorea	45
Heterotrichea	71
Spirotrichea	77
Karyorelictea, Nassophorea, Prostomatea, Phyllopharyngea	97
Afkortingen bij tekeningen	106
Ciliaten door de eeuwen	109
Ciliaten, geschiedenis in figuren	122
Bijlagen	133
Bekijken van Ciliaten	136
Literatuur en Websites	139
Index	145

Voorwoord

Voor veel mensen houdt de kennis van Ciliaten op bij het Pantoffeldier. Dat is jammer, je kan zoveel meer beleven met deze groep van organismen, en dat kan al met betrekkelijk weinig hulpmiddelen. Voor het bekijken van Ciliaten heb je genoeg aan een schep slootwater, een eenvoudig microscoop, object- en dekglasjes en eventueel wat behangsellijm; maar dat is misschien toch niet alles. Je wil natuurlijk ook graag weten wat er zoal in het microscopisch preparaat passeert. Hiervoor zijn uitstekende boekjes zoals van Patterson¹ of van Streble en Krauter². Vooral Patterson's "Free-living freshwater Protozoa" is een belangrijk boek, niet alleen wegens de duidelijke afbeeldingen en beschrijvingen van de ciliaten, maar vooral wegens de eenvoudige en effectieve determinatie sleutels. Er is echter weinig aandacht voor anatomie en functioneren van ciliaten. Ook over de vindplaatsen is de informatie schaars; en hoe ciliaten aan hun wetenschappelijke en maatschappelijke status zijn gekomen, daarover wordt in beide boeken nauwelijks gerept. Voor de geïnteresseerde leek is er op deze gebieden ook in het Nederlands weinig te vinden. Om enigszins in deze leemten te voorzien is dit boek gemaakt.

De opzet van dit boek is als volgt:

In het hoofdstuk "Wat is een Ciliaat?", passeren een aantal belangrijke aspecten de revue over cellulaire organisatie en functioneren van een Ciliaat.

Daarna volgt, in kort bestek, een bespreking van de Veenweide in Klarenbeek, en de Ciliaten die daar verzameld zijn. De Ciliaten zijn gedetermineerd tot op het niveau van het geslacht. Om zover te komen zijn geen bijzondere hulpmiddelen nodig en er wordt geen beroep gedaan op specialistische kennis. Het is een niveau dat elke amateur kan bereiken. Om te determineren tot op het niveau van de soort is vaak een uitgebreide laboratoriumuitrusting nodig en die is helaas niet voor iedereen beschikbaar. In dit boek komen 60 geslachten van de Klarenbeekse Veenweide aan de orde, elk met een korte tekst en een schematische tekening. De bedoeling is dat tekst en tekening van dienst zijn bij identificatie van levende, ongekleurde ciliaten. Op de bijgeleverde DVD zijn een aantal van deze ciliaten in "levende lijve" te zien.

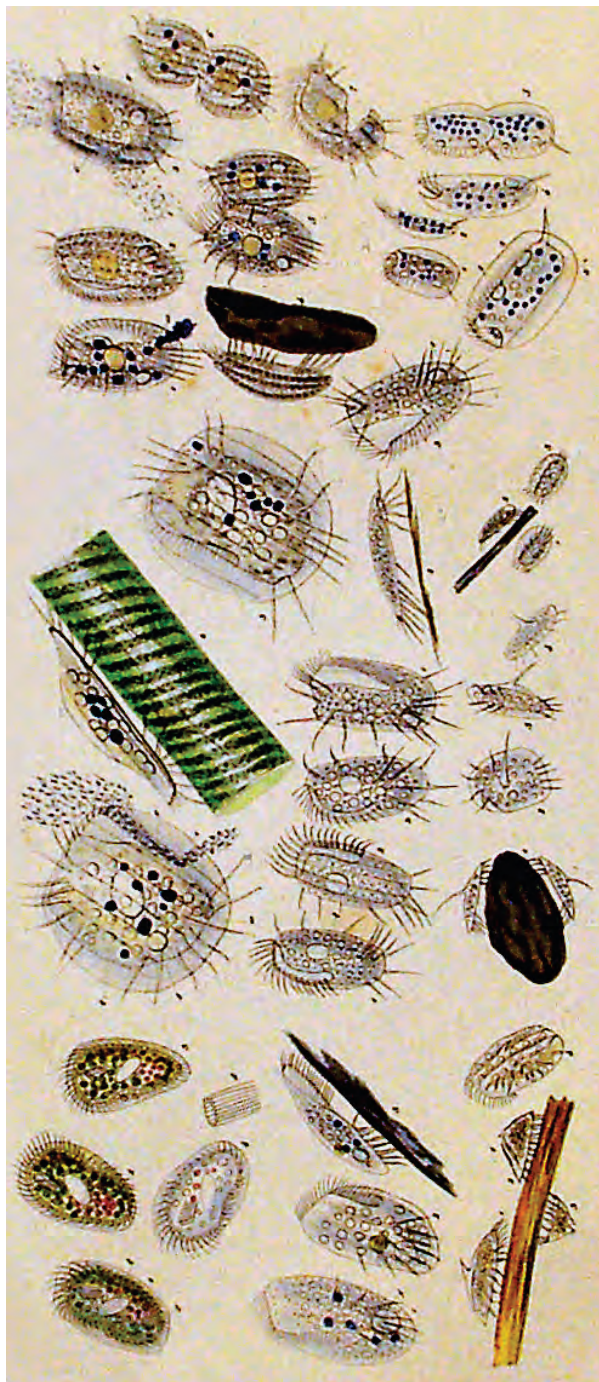
Dit boek eindigt met 2 hoofdstukken over de geschiedenis van de ciliatologie. Zonder microscoop zouden Ciliaten niet bestudeerd kunnen worden. Daarom is een geschiedenis van de ciliatologie ook een geschiedenis van de microscopie. De combinatie is bij uitstek Hollands, immers Anthonie van Leeuwenhoek (Delftenaar) en Christiaan Huygens (Hagenaar) stonden aan de basis van de microscopie, ze hebben als eersten over Ciliaten gepubliceerd en ze verzamelden materiaal in de West-Hollandse Veenweide. In deze hoofdstukken is verder te lezen dat de ciliatologie langzamerhand is uitgegroeid tot een wetenschap met uitstraling naar andere disciplines van fundamentele en toegepaste wetenschap.

¹ Patterson D.J. 1996. Free-living Freshwater Protozoa. UNSW Press, Sydney..

² Streble H. ; Krauter D. 2002. Das Leben im Wassertropfen. Kosmos, Stuttgart.



Uit Pritchard, 1834.



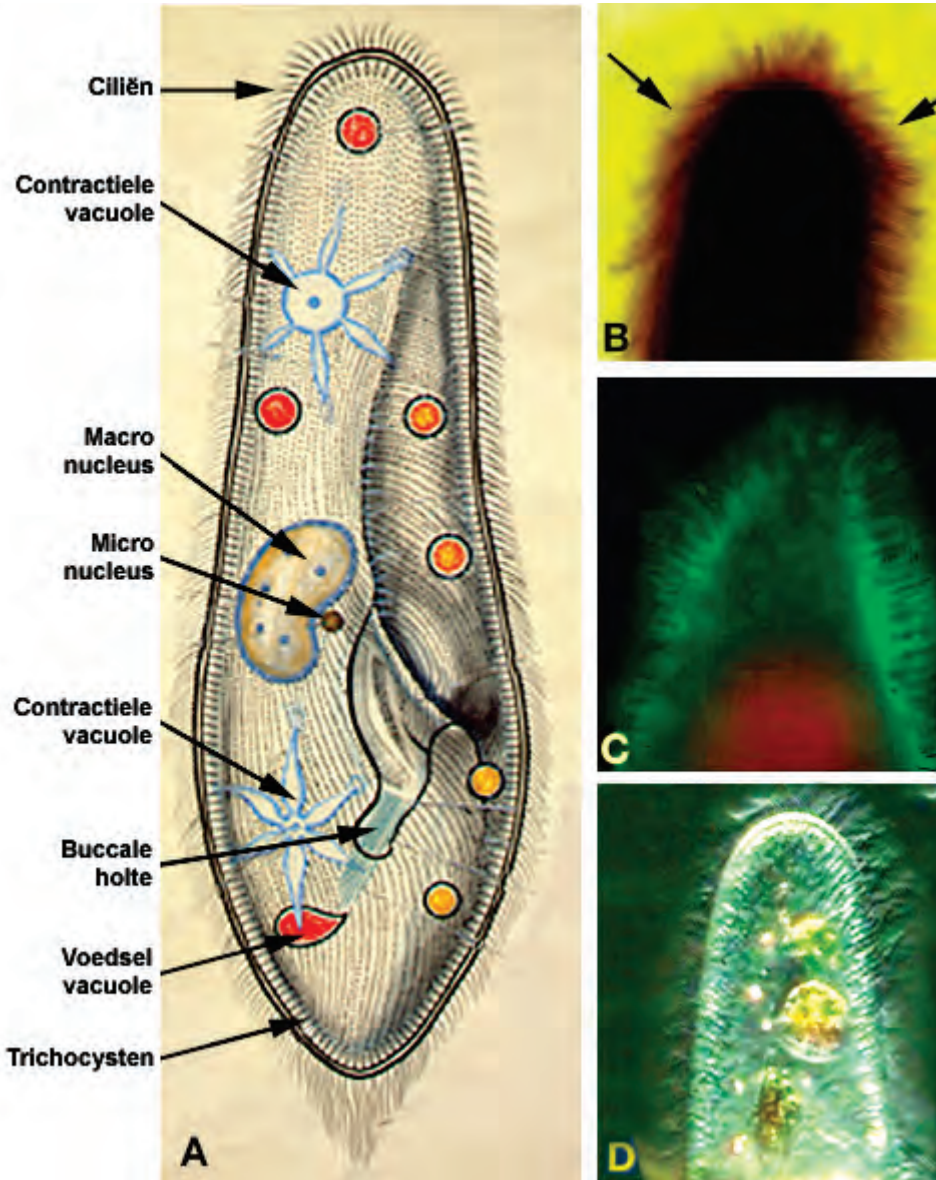
Ciliaten zijn ééncellige organismen met twee kernen: een micronucleus voor geslachtelijke voortplanting en een macronucleus voor regulatie van overige huishoudelijke activiteiten. Het celoppervlak is in meer of mindere mate bedekt met haar-achtige stucturen: de ciliën. Verspreiding van ciliën over het oppervlak van de cel is in het algemeen karakteristiek voor de soort. Ciliën zijn in gebruik bij voortbeweging, voedselverwerving en ze werken tevens als mechano- en chemo-sensoren. Een ciliaat kan daardoor zijn gedrag aanpassen aan chemische of mechanische signalen vanuit de omgeving.

Ciliaten hebben een celmond, met meestal een zeer gespecialiseerde structuur voor opname en het naar binnenwerken van voedsel. Voor de waterhuishouding en instandhouding van osmotische waarde van het cytoplasma beschikken ciliaten van het zoete water over contractiele vacuolen waarmee ze water uit de cel verwijderen.

Ciliaten zijn zeer complexe organismen; onder de ééncelligen zijn ze verreweg het hoogst ontwikkeld.

(Links, tekeningen van ciliaten uit Ehrenberg, 1838; Plaat XLII) .

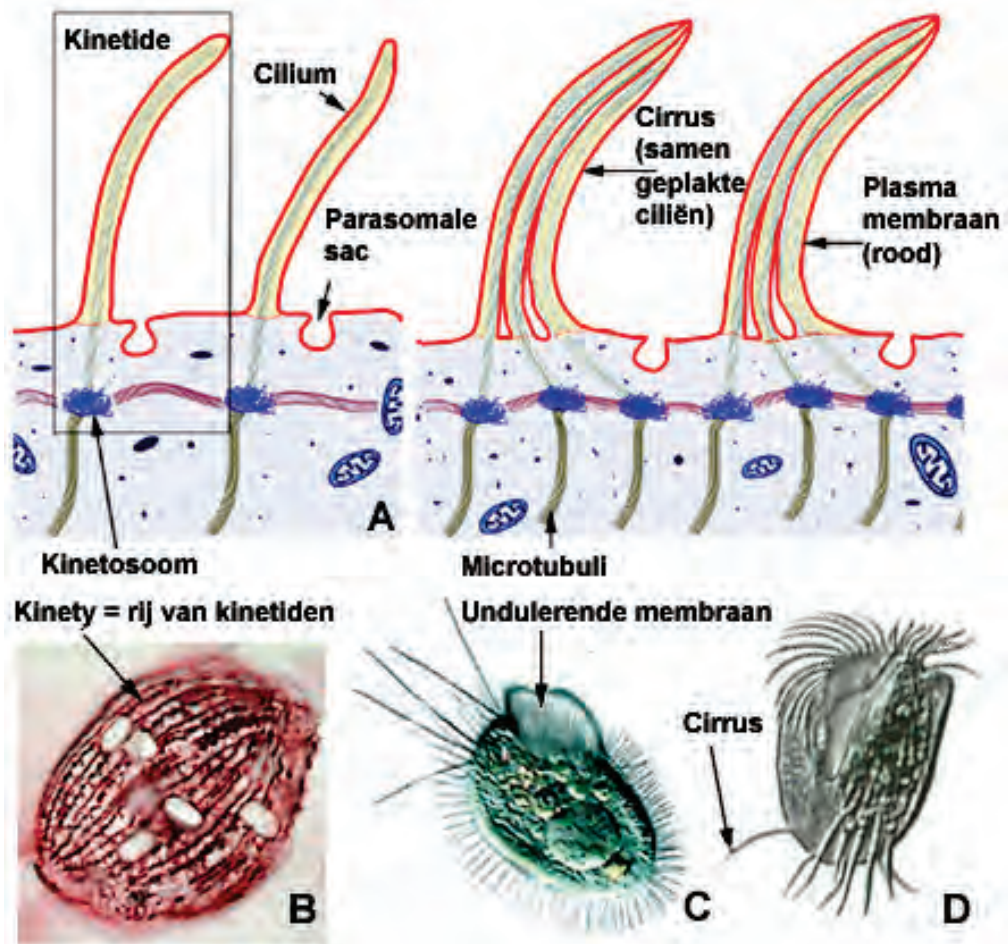
Paramecium, het pantoffeldiertje.



Paramecium is misschien wel het meest bekend van alle ciliaten. De linker figuur (A) toont een schema van de anatomie van Paramecium. Een paar methoden om ciliën zichtbaar te maken worden geïllustreerd in de rechter figuren: B, kleuring met ijzerhaematoxyline, standaard licht-microscopie; C, kleuring met anti-tubuline, fluorescentie-microscopie; D, ongekleurd, interferentiecontrast-microscopie.

(Schema naar: <http://www.biologie.hu-berlin.de/~zoologie/>).

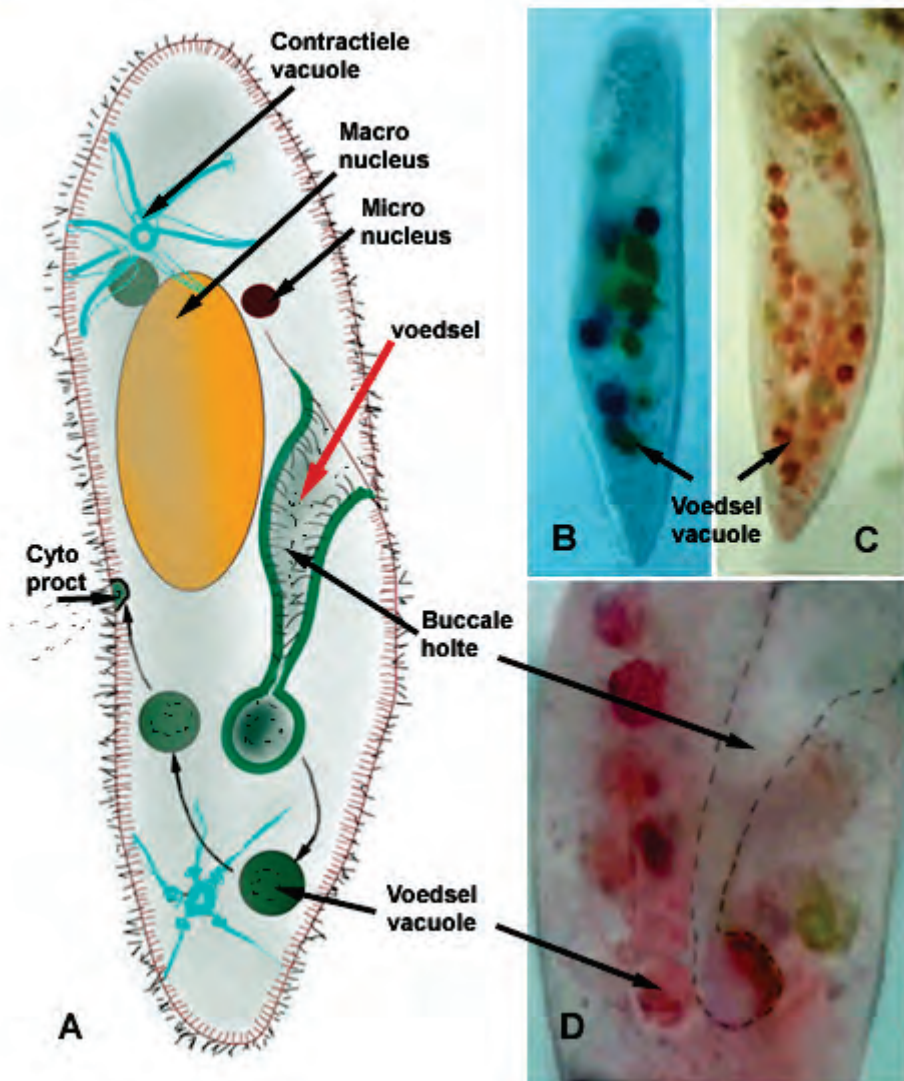
Organisatie van ciliën.



Een cilium is aan zijn basis verankerd in een kinetosoom, dat op zijn beurt verknoopt is in een intracellulair netwerk van microtubuli. Samen met nog enkele structuren vormen cilium en kinetosoom een kinetide. Dit is één van de belangrijkste functionele eenheden in de celcortex. Kinetiden zijn zodanig met elkaar verbonden dat ze gecoördineerd werken bij onder andere de voortbeweging. Kinetiden zijn vaak in rijen georganiseerd, zo'n rij wordt kiny genoemd. Een aantal ciliën kunnen verkleven tot een stevige cirrus of zelfs tot een undulerende membraan (een waaivormige uitstulping van de plasmamembraan met verkleefde ciliën als versteviging en ondersteuning, zoals de baleinen van een parapluie). Organisaties en posities van ciliën, cirri and undulerende membranen, zijn belangrijke karakteristieken in de systematiek van ciliaten.

N.B.: Cilia zijn multifunctionele organellen, ze worden gebruikt bij voortbeweging, voedselverwerving en ze bevatten receptoren voor het opvangen van mechanische en chemische signalen uit de omgeving (Pan et al., 2005).

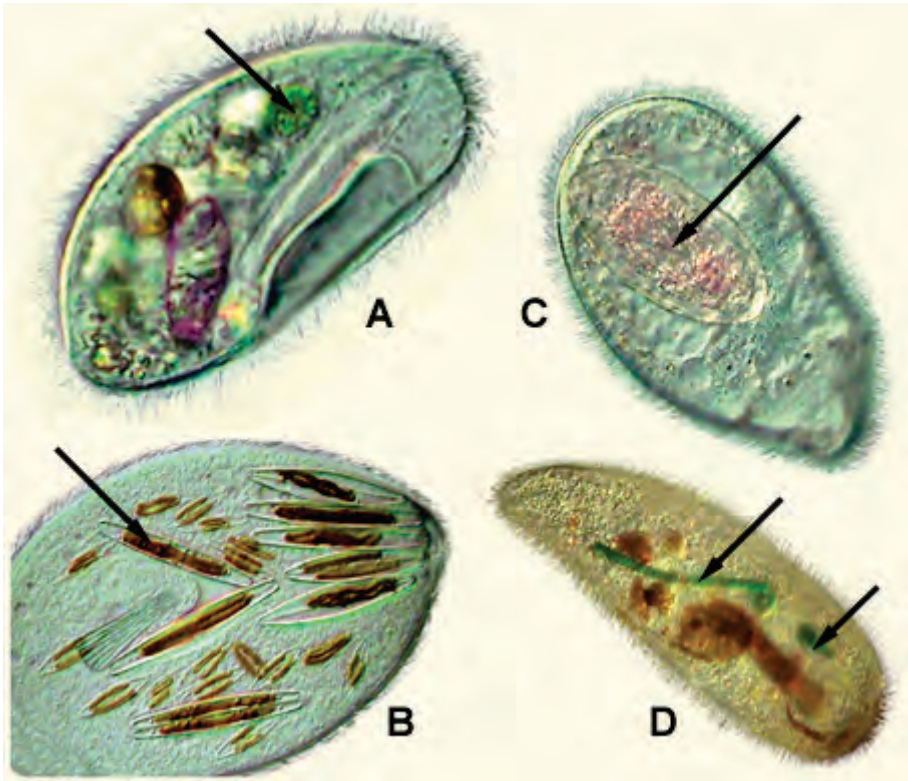
A, schema celcortex; B, Coleps, zilverkleuring; C, Pleuronema, interferentiecontrast; D, Euplotes, interferentiecontrast.

Voedselvacuolen.

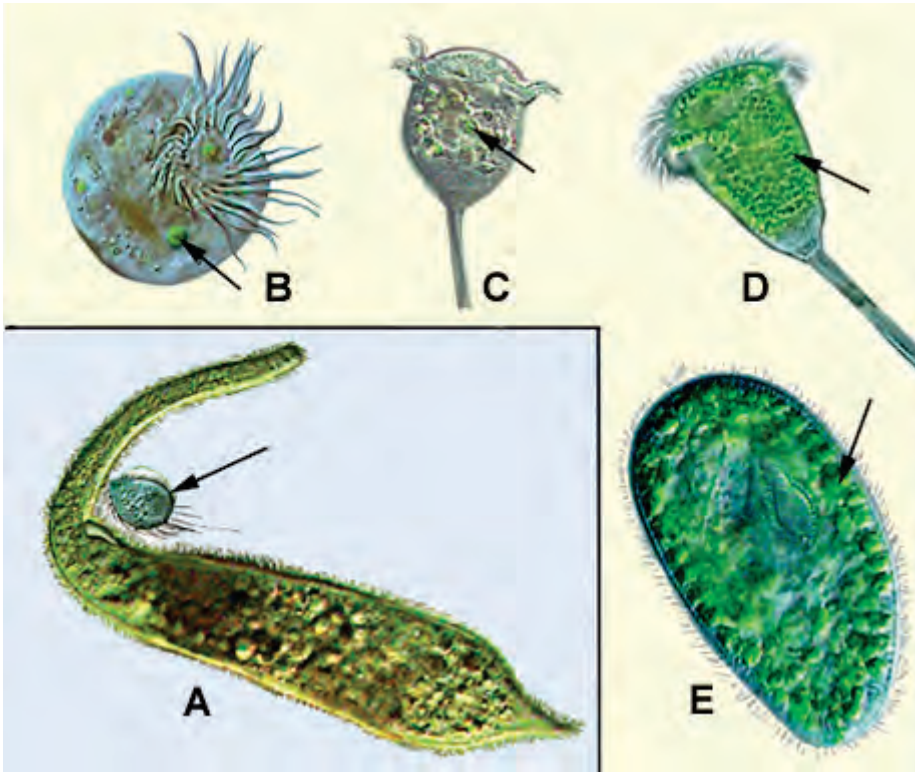
Bij *Paramecium* wordt voedsel (meestal bacteriën en kleine algjes) door ciliën naar de celmond gewapperd. Het voedsel komt dan in de buccale holte (ook wel cytopharynx genoemd) en wordt daar verder gewapperd. Het uiteinde van de buccale holte snoert af en wordt dan tot een zogenaamde voedselvacuole, die een reis door het cytoplasma maakt naar de cytoproct (=celanus). Tijdens de reis wordt het voedsel in de vacuole verteerd. Onverteerd materiaal wordt bij de cytoproct naar buiten gewerkt.

A, Schema *Paramecium*; B, C, kleuring van voedselvacuolen met respectievelijk methyleenblauw en neutraal rood. D. detail van buccale holte (kleuring, neutraal rood).

Voedselvacuolen.



De meeste ciliaten zijn transparant en in veel gevallen is de inhoud van de voedselvacuolen te zien. Soms is het zelfs mogelijk om de inhoud te determineren. Bepaalde aspecten van de ecologische betekenis van ciliaten, bijvoorbeeld de plaats van ciliaten in “voedselwebs”, zijn dan direct te bepalen. In deze figuur is te zien dat *Lembadion* (A) zich onder andere voedt met algen (pijl); *Chilodonella* (B) heeft zich te goed gedaan met een aantal diatomeeën (pijl); *Ophryoglena* (C) heeft een compleet raderdiertje geconsumeerd (pijl) en *Nassula* (D) heeft draadvormige blauwalgen naar binnengewerkt (pijlen). Veel ciliaten zijn niet kieskeurig wat hun voedsel betreft, ze eten alles wat in hun leefomgeving leeft, mits de afmeting van het voedsel zo is dat het de celmond kan passeren. Naast voedseldeeltjes met een relatief aanzienlijke afmeting eten bijna alle ciliaten ook bacteriën. Wellicht is om die reden het najaar een goede periode om ciliaten te vangen. Door bladafval en daarop volgende rotting van bladeren is er op de bodem van sloten een rijke bacterie-populatie, en dus veel ciliaten-voedsel.

Voedselopname.

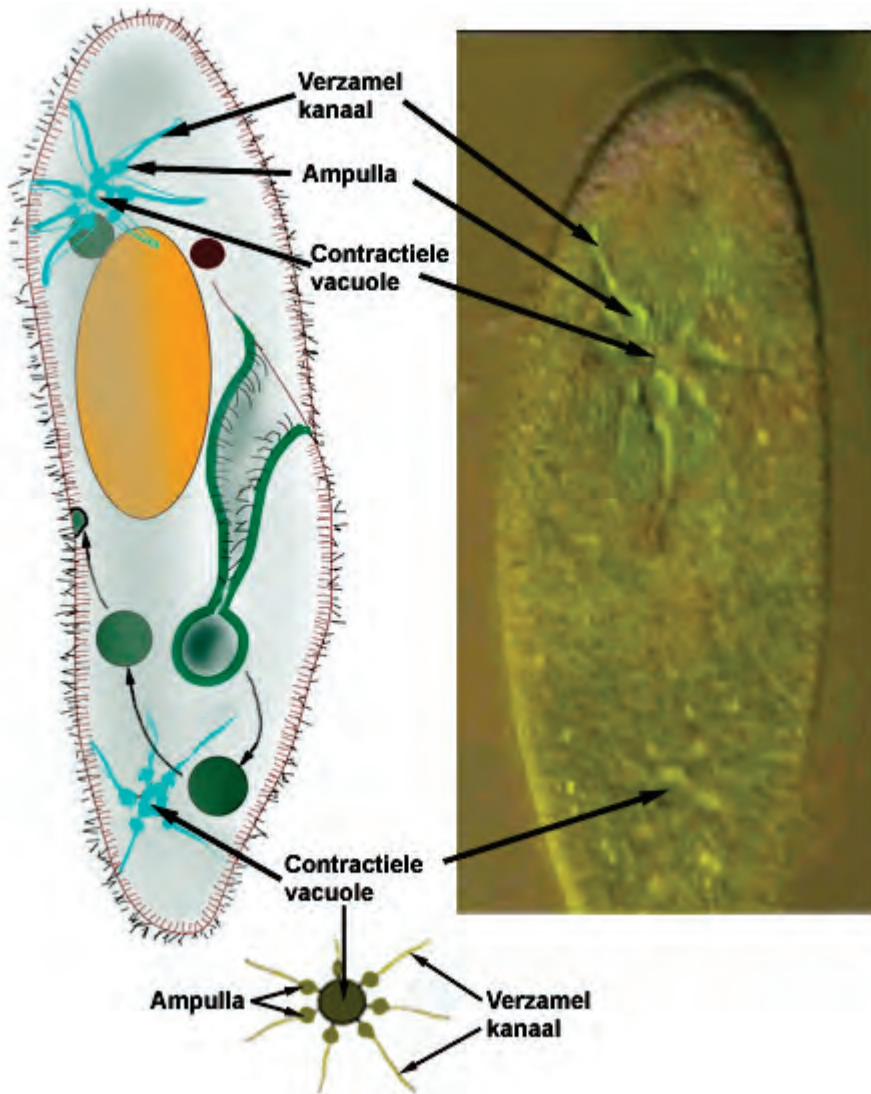
Naar de wijze waarop ciliaten voedsel verwerven onderscheidt men onder andere “Filter feeders” en “Swallowers”. Filter feeders kunnen door wapperende bewegingen van undulerende membranen of membranellen kleine deeltjes uit het water concentreren in het gebied van de celmond. Andere filter feeders, zoals Vorticella en Strobilidium, hebben ciliën of membranellen in een krans gerangschikt. Bij gecoördineerde bewegingen ontstaat een draaikolk waarmee voedseldeeltjes in het mondgebied samengebracht worden. Vervolgens gaan de deeltjes via de buccale holte naar een voedselvacuole. Bij filter feeders zijn de voedseldeeltjes klein, met afmetingen tot $5\ \mu\text{m}$, het zijn meestal bacteriën en algjes.

Swallowers zijn predatoren. Met mechanische of chemische middelen wordt een prooi geïmmobiliseerd, gedood, en vervolgens vrijwel in z’n geheel naar binnen gewerkt op de manier zoals een amoebe voedsel opneemt. Swallowers kunnen grote prooien naar binnen werken.

A. Dileptus (een swallower) staat op het punt een Cycloidium (pijl) te verschalken. (Zie R. Arbus; www.microscopy-uk.org).

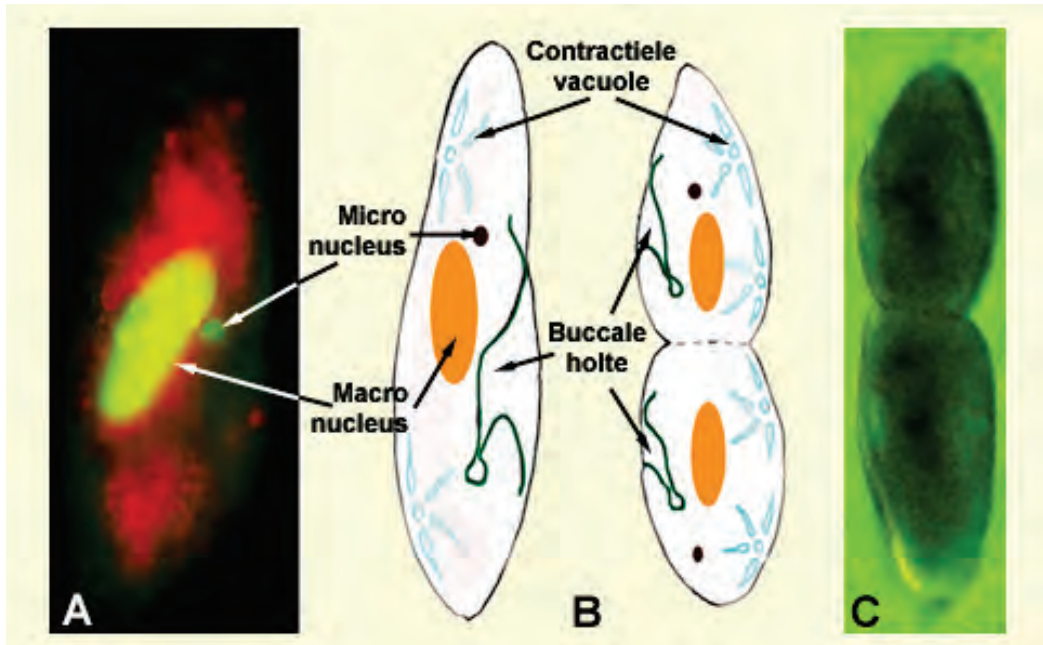
Strobilidium(B), Vorticella(C), Vorticella(D), en Paramecium bursaria(E) zijn filter feeders. De pijlen wijzen naar kleine algjes. Zolang de algjes niet zijn verteerd is hun fotosynthetische activiteit tot voordeel van de ciliaat. Er is dan dus symbiose tussen alg en ciliaat.

Contractiele vacuole



Zoetwater-ciliaten hebben één of meerdere contractiele (of pulserende) vacuolen, waarmee water uit de cel naar de omgeving wordt geperst. De contractiele vacuolen vervullen een essentiële rol bij handhaving van de osmotische waarde van het cytoplasma. Aantal, afmeting en positie van contractiele vacuolen zijn vaak karakteristiek voor een soort. Zo heeft bijvoorbeeld *Chilodonella* een groot aantal zeer kleine en verspreidliggende contractiele vacuolen, terwijl *Paramecium* er twee heeft, één aan de voorkant en één aan de achterkant van de cel. Het is nog steeds niet geheel duidelijk hoe contractiele vacuolen werken. Bij *Paramecium* wordt door een onbekend mechanisme water uit het cytoplasma in verzamelkanalen gebracht. Vandaar gaat het naar de ampullae en dan verder naar het blaasvormige centrum. Als de blaas vol is wordt water via een pore in de plasmamembraan naar buiten geperst. Vervolgens wordt de blaas weer gevuld vanuit verzamelkanalen en ampullae. Contractiele vacuolen zijn zeer actief, bij *Paramecium* wordt in 1 tot 2 uur een hoeveelheid water uitgeperst overeenkomend met het totale celvolume!

Asexuele voortplanting



Ciliaten kunnen zich door sexuele processen vermeerderen, maar het meest voorkomend is vermeerdering door asexuele voortplanting. Hierbij deelt de cel in twee identieke helften en vervolgens groeit elke helft uit tot de afmeting van de moedercel.

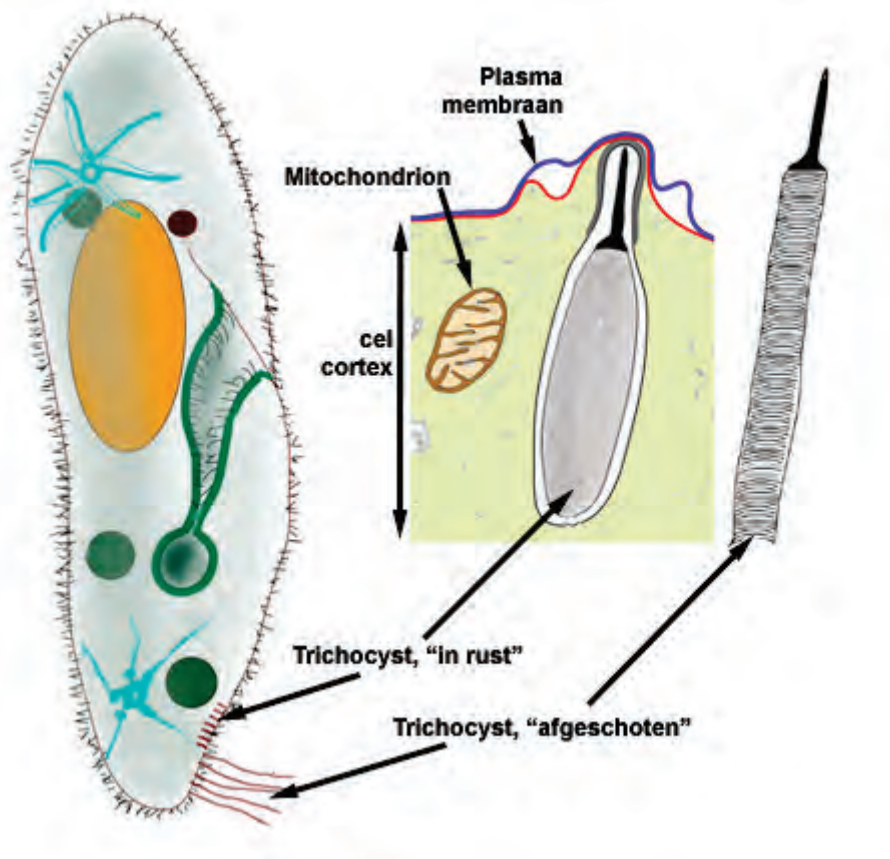
Voorafgaande aan de deling dupliceert elk onderdeel van de cel. In het geval van *Paramecium* (zie figuur B) is er halverwege de deling reeds een verdubbeling van de macro- en de micro-nucleus, buccale holte en van de contractiele vacuolen.

A. Volwassen *Paramecium*, kleuring acridine oranje, fluorescentiemicroscopie.

B. Schema van deling.

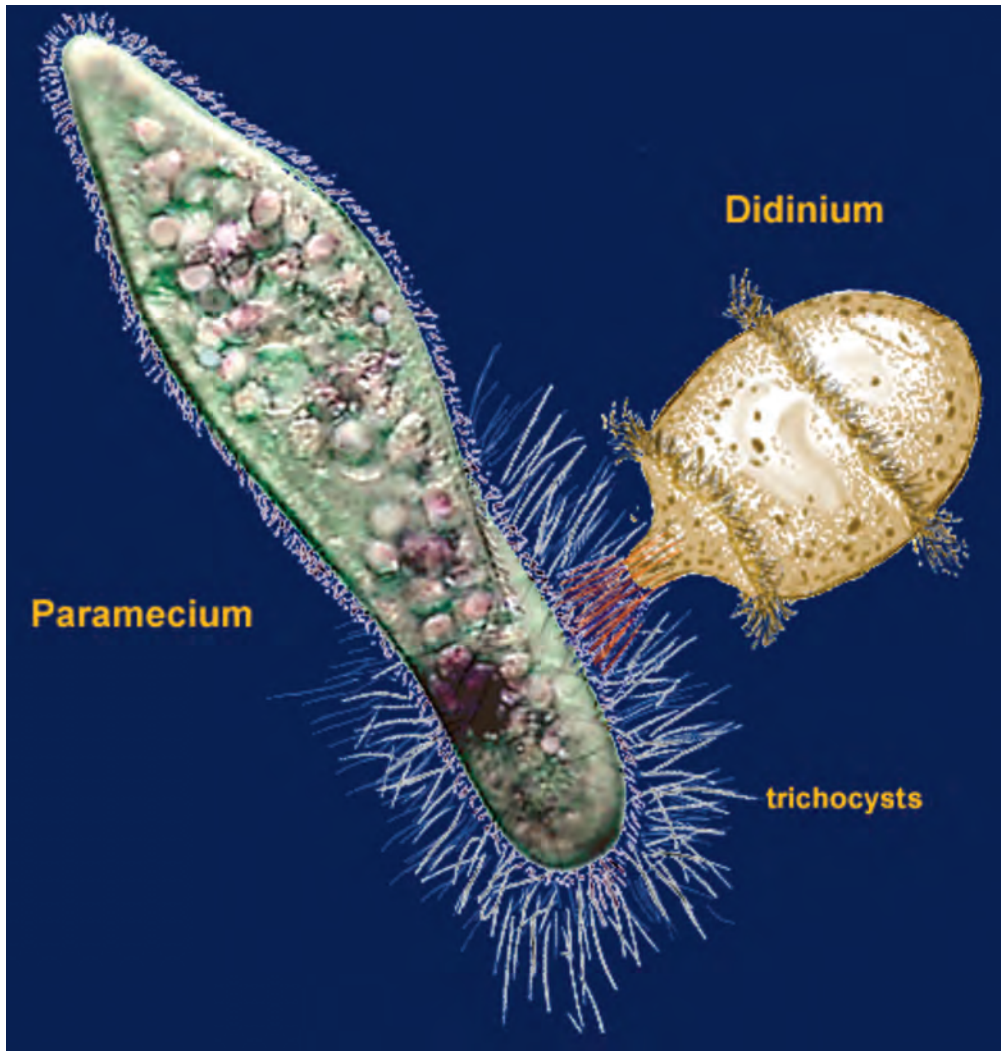
C. Delende *Paramecium*, haematoxiline kleuring, lichtmicroscopie.

Aanval en verdediging



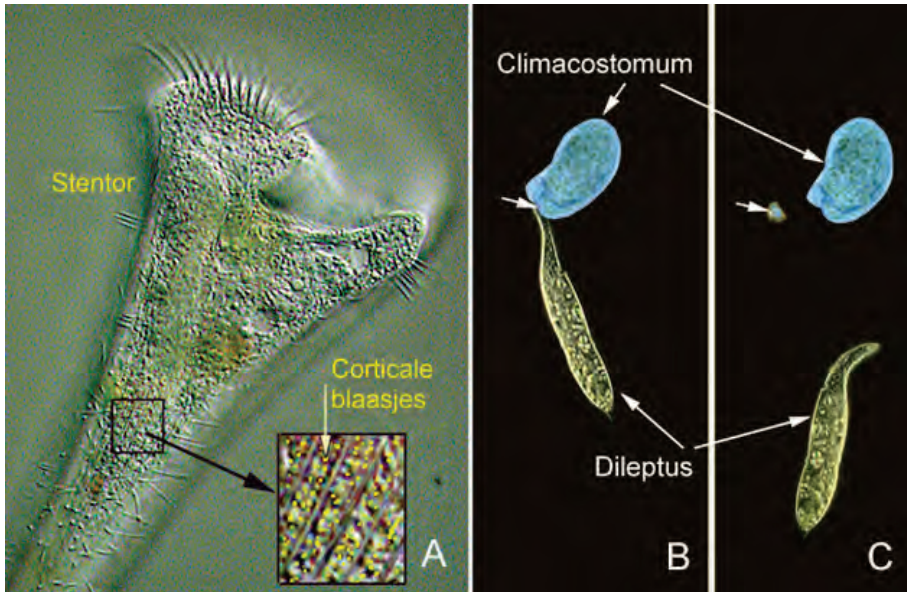
Extrusomen zijn organellen, die gelocaliseerd zijn in de cortex. Tot extrusomen worden gerekend: mucocysten, toxicysten en trichocysten. Als een ciliaat in ongunstige omstandigheden geraakt, komt uit mucocysten een stof, die bijdraagt aan de vorming van een cyste. Dit is een inert overlevingsstadium dat enigszins ongevoelig is voor omgevingsfactoren. Onder gunstige omstandigheden kan de ciliaat weer “ontwaken”. Uit toxicysten komt na chemische of mechanische stimulering een enzym vrij (onder andere zure fosfatase), waarmee een prooi geïmmobiliseerd en zelfs gedeeltelijk opgelost wordt. De prooi is vervolgens gereed voor consumptie. Met trichocysten beschikken ciliaten over een orgaan waarmee een prooi of vijand beschoten kan worden. Een trichocyst lijkt op een harpoen: het is een pijl aan een draadje. Bij mechanische stimulering schiet de pijl met kracht uit z'n omhullingen en kan dan een nabij gelegen organisme (prooi of vijand) lek schieten. Bij de actie blijft de pijl aan het draadje, de lengte van het draadje is 30 tot 40 μm . Het afschieten van pijlen kan ook dienen om een ciliaat op een bepaalde plaats te verankeren. De verdeling van extrusomen over de cortex is meestal karakteristiek voor een soort.

(Schema van trichocyst naar Jahn et al., 1949).

Aanval en verdediging

In deze figuur (gebaseerd op een tekening van Otto Jirovec, Univ. Praag) valt Didinium een Paramecium aan. Didinium, de predator, probeert met het afvuren van trichocysten een Paramecium lek te schieten. Als reactie op de mechanische stimulering schiet Paramecium ook trichocysten af. Zo zijn predator en prooi hier verwickeld in een “total shoot out”. Na een aanval heeft Didinium al zijn trichocysten verbruikt. Het duurt 30 tot 60 minuten tot Didinium weer voldoende trichocysten heeft aangemaakt om een volgend Paramecium aan te vallen.

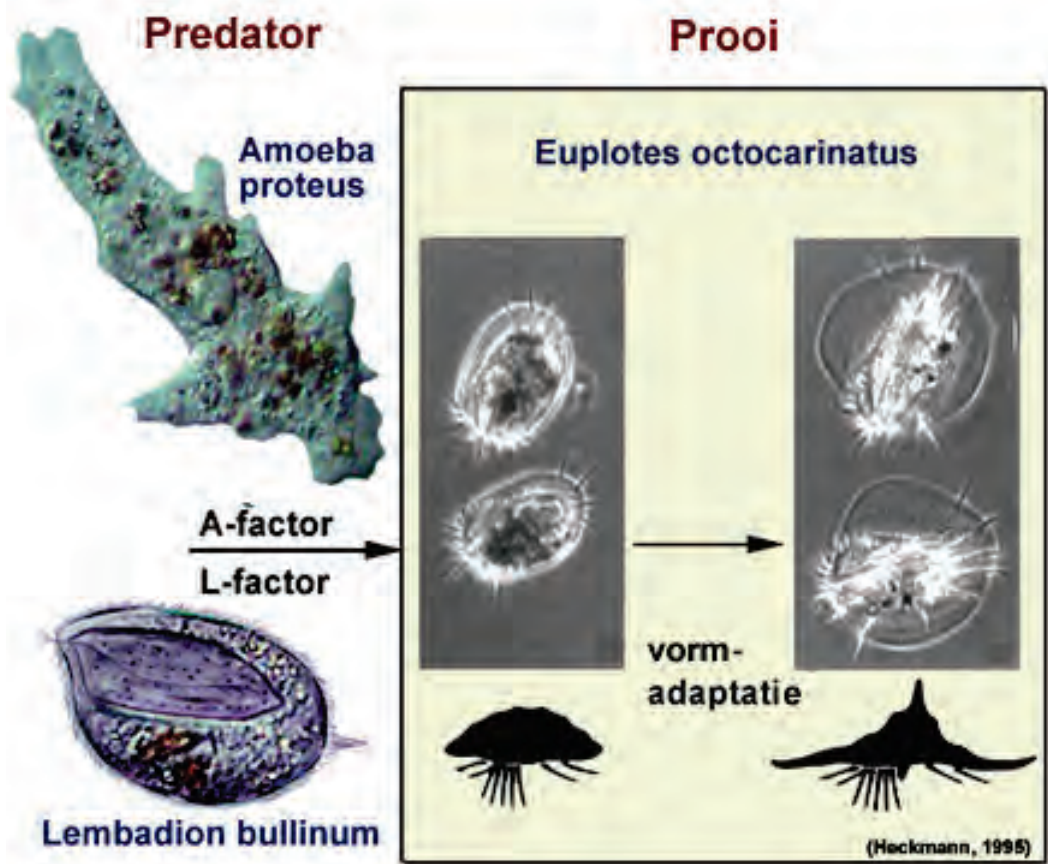
Aanval en verdediging



Heterotriche ciliaten, zoals Stentor en Climacostomum, hebben gepigmenteerde en ongepigmenteerde corticale blaasjes, die een toxine bevatten (in deze gevallen een resorcinol derivaat). Bij een aanval door een predator, zoals Dileptus, komt het toxine vrij. Predator en prooi zijn beide gevoelig voor het toxine, maar de predator is ongeveer 100 keer gevoeliger dan de prooi, en de predator zal dan ook eerder een afwerende reactie vertonen. Voor de prooi werkt het toxine dus als een niet geheel ongevaarlijke verdediging.

De gepigmenteerde blaasjes zijn niet alleen belangrijk wegens de toxische inhoud, ze zijn ook gevoelig voor licht: het zijn dus “lichtsensors”. Als de sensors licht detecteren dan worden bewegingen van ciliën zodanig aangepast dat de ciliaat van het licht weg beweegt. (Fabczak et al., 2005).

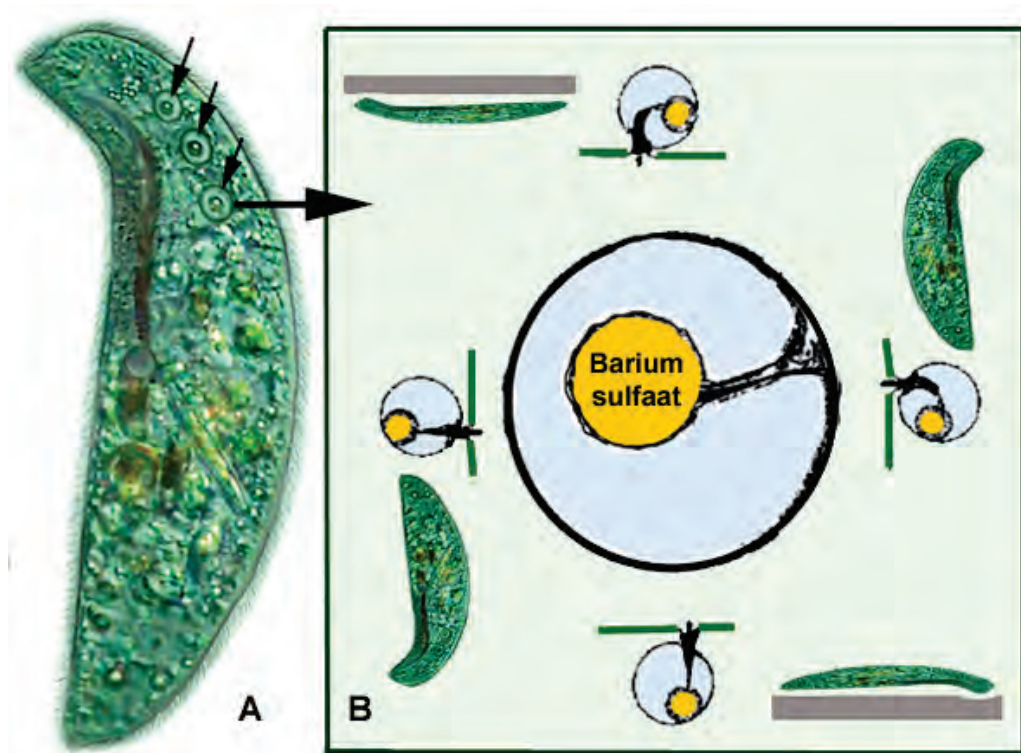
A. Stentor, inset corticale blaasjes (geel). B. Dileptus valt een Climacostomum aan. C. Dileptus trekt zich terug nadat Climacostomum toxine heeft afgegeven. Climacostomum is tijdens de aanval beschadigd. (figuren B, C gebaseerd op Miyake et al., 2003).



Bij een aantal protozoa is vastgesteld dat ze stoffen (kairomonen) afscheiden die door andere protozoa gedetecteerd kunnen worden. De detectie van een kairoomoon kan leiden tot aanpassing van, bijvoorbeeld, de vorm van de protozo. In de figuur wordt dit mechanisme geïllustreerd. Amoebe proteus en Lembadion bullinum zijn beide predators op Euplotes octocarinatus. De Amoebe en Lembadion scheiden een stof af, respectievelijk de A-factor en de L-factor, beiden zijn kairomonen. Euplotes is in staat om de A- of L-factor te detecteren en reageert dan door een verandering van celvorm (vorm-adaptatie). Door de vormverandering zijn Lembadion en Amoebe proteus minder goed in staat om Euplotes te verschalken (Euplotes past niet meer in de mond van Lembadion! en door de veranderde, platte en stekelige vorm is Euplotes minder aantrekkelijk voor Amoebe proteus). Vorm-adaptatie is dus een verdedigingsmechanisme van Euplotes.

(Heckmann, 1995; Kopp, 2003; Thesis Un. Minich. Figuren van Euplotes, uit Heckmann, 1995).

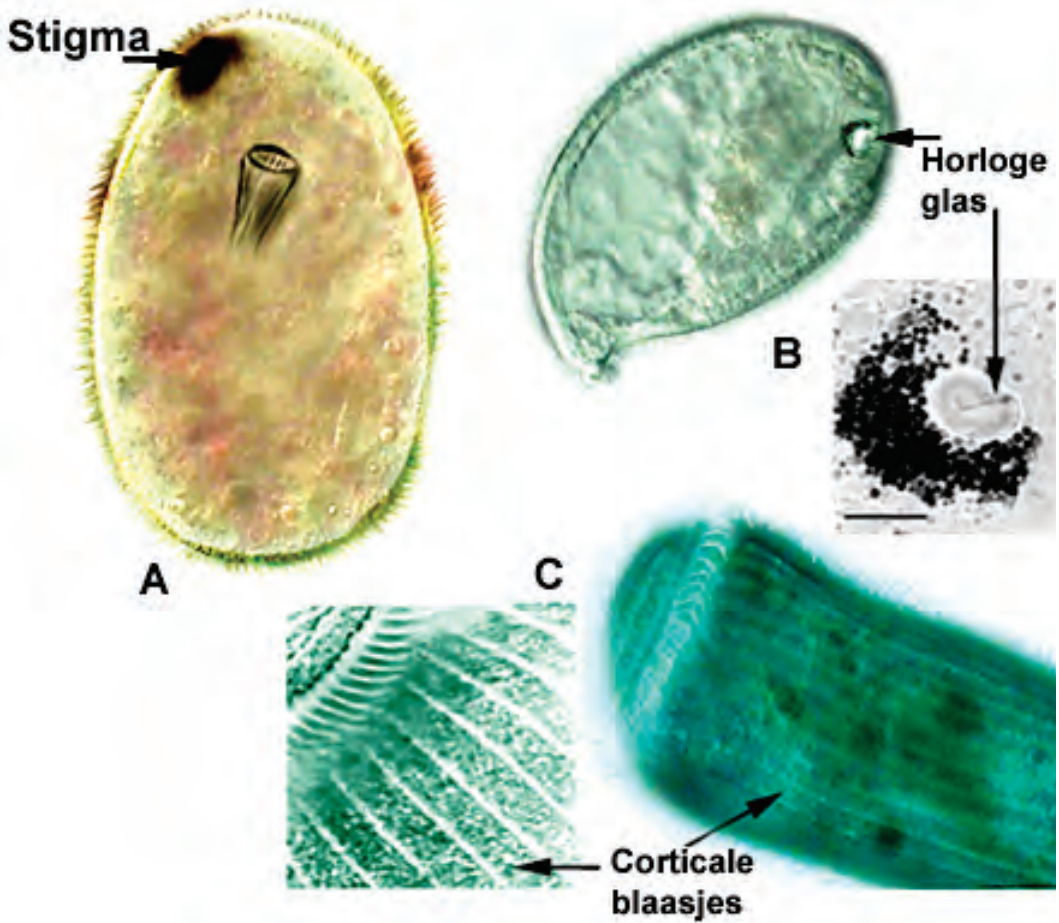
Zintuigen



Zintuigen voor aanraking of tast, reuk en evenwicht behoren tot de basisuitrusting van bijna alle dierlijke organismen en evolutionair gezien behoren die zintuigen danook tot de aller oudste. Ciliaten reageren op mechanische prikkels en hebben dus tastzin; ze kunnen stoffen in het water, zoals kairomonen, detecteren, hetgeen te vergelijken is met reukzin en het is te verwachten dat ze ook evenwichtzin zouden hebben. Dat is inderdaad het geval. Het meest uitgesproken zien we dit bij *Loxodes* (A). Deze ciliaat bevat organellen (Müller bodies, pijlen in A) elk bestaande uit een blaasje met daarin een kristal met een relatief hoog soortelijk gewicht (bariumsulfaat kristal). Het kristal is gehecht aan een cilium. Zoals in B geïllustreerd wordt, zal bij veranderingen van orientatie van de ciliaat de plaats waar het (zwarte) kristal de wand van het blaasje raakt ook veranderen; tevens verandert de buiging van het cilium. De richting waarin het cilium buigt en de plaats waar het kristal tegen de wand van het blaasje komt geeft *Loxodes* informatie over z'n orientatie in het water. De “Müller bodies” lijken zowel wat betreft functie maar ook bouw, sterk op evenwichtsorganen in hogere organismen zoals zoogdieren.

(Neugebauer et al., 1998; Hemmersbach en Häder, 1999; Figuur B is uit: Neugebauer en Machemer, 1997).

Zintuigen



Veel ciliaten zijn lichtgevoelig en hebben speciale organellen om licht te detecteren. Het waarnemen van licht leidt bijna altijd tot een motorische reactie, bijvoorbeeld een zodanige verandering in de slag van de ciliën dat de ciliaat van het licht weg beweegt.

A. *Nassula*. de pijl wijst naar lichtgevoelige blaasjes (stigma).

B. *Ophryoglena* met een lichtgevoelige, heldere en enigszins bolle structuur die bekend staat als “watch glass” (horloge glas). (inset is uit Kuhlmann, 1998).

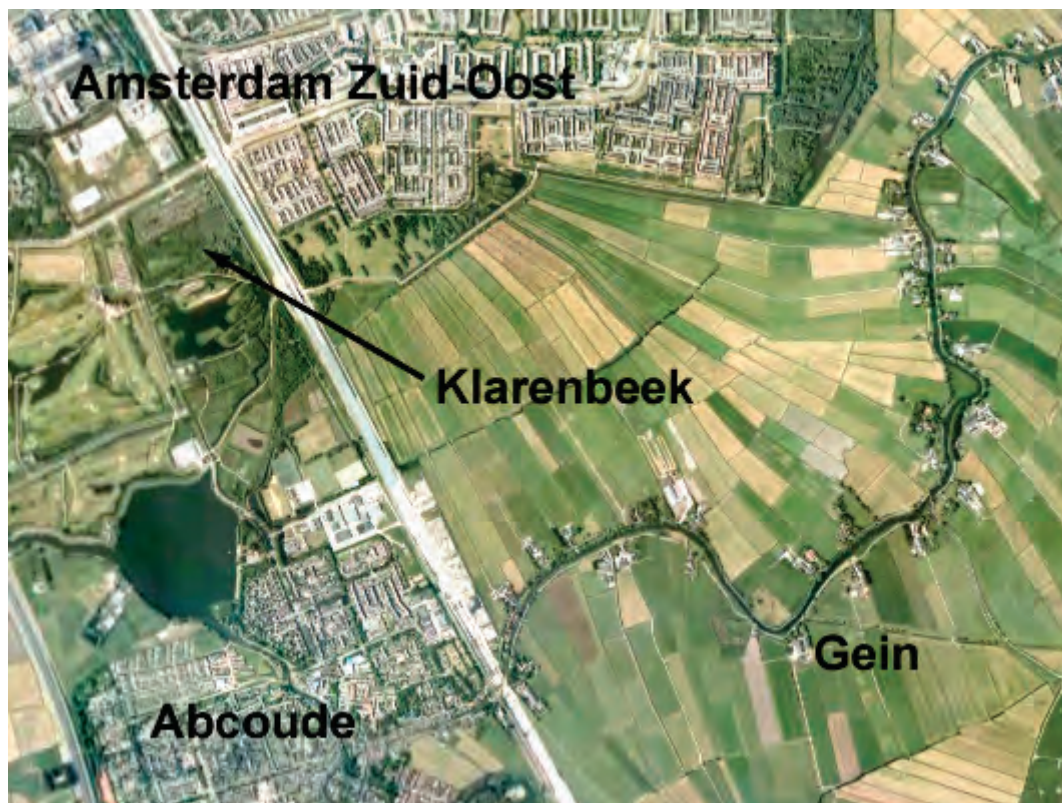
C. *Stentor coeruleus*, licht gevoelige corticale blaasjes in rijen gelegen tussen de kineties. Inset: detail van blaasjes (naar Kuhlmann, 1998).



Veenweide van Klarenbeek

Ciliaten die in dit hoofdstuk voorkomen, zijn verzameld in de veenweide van Klarenbeek, een klein natuurterrein aan de rand van Amsterdam Zuid-Oost. Klarenbeek maakt deel uit van een veenweidegebied, dat zich uitstrekt vanaf Weesp in het noorden tot rond Rotterdam in het zuiden. Dit gebied, bekend als het “Groene Hart”, staat in de nota “Ruimte” van het ministerie van Volkshuisvesting, Ruimtelijke Ordening en Milieu, beschreven als één van onze nationale landschappen met belangrijke cultuurhistorische waarden. Zijn faam dankt dit gebied vooral aan pitoreske veenstromen zoals Gein, Angstel, Waver en Winkel, de veenplassen van Utrecht en Zuid-Holland en de natuurgebieden, waarvan het Naardermeer wellicht het bekendste is. In het Groene Hart zijn diverse natuurterreinen in ontwikkeling. Voor de ciliatologen is het interessant dat bij Berkel, tussen Delft en Rotterdam, terrein aan de natuur teruggeven wordt waar Anthonie van Leeuwenhoek zo’n 350 jaar geleden ciliaten en andere micro-organismen verzamelde, het gebied waar een uiterst belangrijke tak van wetenschap, de microbiologie, zijn wortels heeft.

Klarenbeek is één van de vele, maar tevens één van de meest bijzondere natuurgebieden in het Groene Hart. Dat komt omdat er in Klarenbeek een veenweide te zien is, zoals die in vroegere tijden heeft bestaan: een ruige natte weide, sloten met rietkragen en knotwilgen afgewisseld met elzenbosjes. Het gebied oogt authentiek, als je er binnenloopt, lijkt het alsof je teruggaat in de tijd; Klarenbeek is als het ware een levend natuurhistorisch erfgoed.

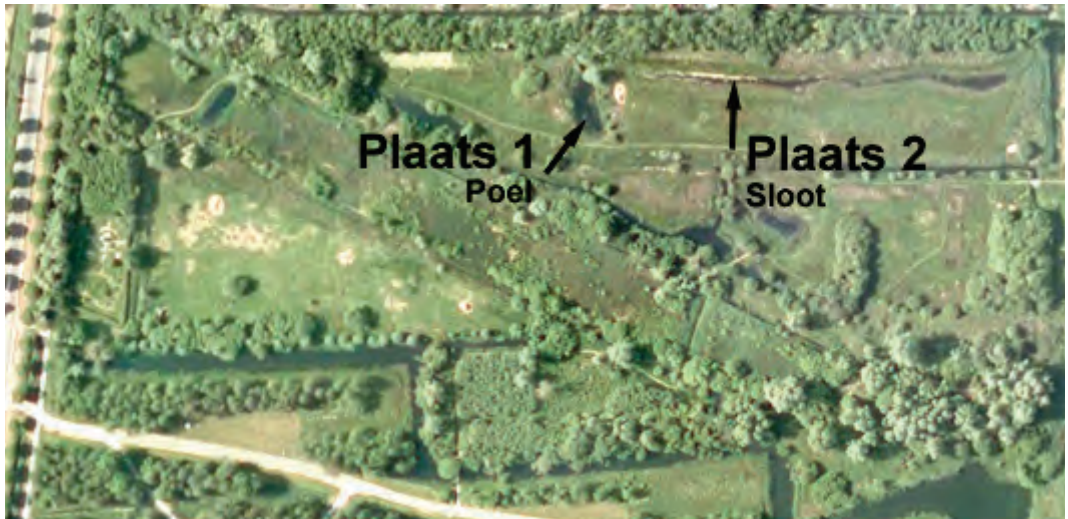


Natuurterrein Klarenbeek, ingeklemd tussen Amsterdam Zuid-Oost en Abcoude; een “voorpost van het Groene Hart”. (uit GoogleEarth, op 7.6 km hoogte).

Door z'n ligging, pal tegen de stedelijke bebouwing van Amsterdam, heeft het unieke mogelijkheden om aan grote groepen van de bevolking cultuurhistorische waarden van het West-Nederlandse landschap te tonen.

Verzamelpaatsen

Op twee plaatsen in Klarenbeek zijn watermonsters genomen. De verzamelpaatsen zijn aangegeven op onderstaande kaart. Plaats 1 is een ondiepe poel met een oppervlak van ongeveer 200 m². De poel is gevuld met kwel en regenwater, er zijn geen verbindingen met ander oppervlakte water. De andere verzamelpaats, plaats 2, ligt op ongeveer 50 m van plaats 1. Het is een willekeurige gekozen plek in een ondiepe veenweide sloot, die verbindingen heeft met ander oppervlakte water. De sloot is enkele meters breed. Voorzover bekend worden poel en sloot niet uitgebaggerd.



*Verzamelpaats 1 (Poel) en verzamelpaats 2 (Sloop) in Klarenbeek.
(uit GoogleEarth, 650 m hoogte).*

De watermonsters uit poel en sloot zijn genomen in voorjaar, zomer, herfst en begin winter 2006. Er is nagegaan of er verschil in waterkwaliteit is, en er is microscopisch onderzoek gedaan naar de ciliatenpopulaties in sloot en poel.

De kwaliteit van het water in sloot en poel verschilt (tabel 1, bijlage). In de sloot is het water veel harder dan in de poel, het scheelt een factor 2. Zowel in de sloot als in de poel waren de concentraties fosfaat, nitraat en nitriet laag. De hoeveelheid opgeloste zuurstof was in water van de poel hoger dan in de sloot. In beide gevallen gaat het om ondiep helder water, het ligt daarom voor de hand om te veronderstellen dat de relatief ongunstige verhouding tussen zuurstof productie en zuurstof consumptie in de sloot veroorzaakt wordt door een hoge concentratie bacteriën. Hoewel er geen tellingen verricht zijn, was duidelijk dat in slootwater veel meer ciliaten (bacterie-eters) aanwezig waren dan in de poel, voor groenalgen (producenten van zuurstof) geldt het omgekeerde.

Deze waarnemingen passen goed bij de geconstateerde verschillen in hoeveelheden opgeloste zuurstof. Wat betreft de zuurgraad was er weinig verschil tussen poel- en slootwater.



Sloot (linker kolom) en poel (rechter kolom) in de vier jaargetijden; van boven naar beneden: voorjaar, zomer, herfst en winter.



Detail van verzamelplaatsen op 31 mei 2006. Links, sloot; rechts, poel.

In sloot en poel zijn vertegenwoordigers van 60 ciliaten-geslachten aangetroffen (tabel 2, bijlage). Daarvan zijn er 10 alleen in de poel en 6 alleen in de sloot (cursief in tabel 2, bijlage) waargenomen.

Litostomatea



- | | | |
|--|---------------------|--------------------|
| 1 Amphileptus | 5 Lagynophrya | 9 Mesodinium |
| 2 Dileptus | 6 Litonotus cygnus | 10 Spathidium |
| 3 Enchelyodon | 7 Litonotus lamella | 11 Trachelophyllum |
| 4 Lacrymaria uitgestrekt
en gecontraheerd | 8 Loxophyllum | |

Litostomatea zijn roofciliaten. Ze jagen op algen, flagellaten, ciliaten (ook van de zelfde soort, het zijn dus kannibalen) en zelfs raderdiertjes.

De prooien zijn beweeglijk en divers in afmeting. Dat betekent dat de rovers goede en snelle zwemmers zijn en een mondveld hebben dat aan de afmeting van de prooi aangepast kan worden.

In het mondveld treffen we relatief lange ciliën aan, in combinatie met een instrumentarium voor het doden van prooidieren: trichocysten (organellen van waaruit een soort harpoen afgeschoten kan worden) en vaak toxicysten (organellen waaruit een giftige stof vrij kan komen; het gif doodt en lyseert de prooi). Trichocysten en toxicysten kunnen door mechanische prikkel maar soms ook door chemische prikkeling geactiveerd worden. Toxicysten komen alleen voor in het mondveld, trichocysten kunnen we behalve in het mondveld ook elders in het celoppervlak aantreffen.

Bij de mond en rondom de daarop aansluitende cytopharynx liggen trichieten. Dit zijn lange cytoskelet staafjes die parallel aan elkaar liggen en de cytopharynx verstevigen. De trichieten vormen een zogenaamd clathrum, in zo'n structuur kunnen trichieten uitelkaar wijken en daarmee de cytopharynx verwijden, maar ook dicht tegen elkaar liggen waardoor de cytopharynx een nauwe opening is. Dus anders dan bij vele andere ciliaten vormen de trichieten geen starre structuur, zoals we bijvoorbeeld kennen van de cyrtos bij *Nassula*.

Bij de meeste vertegenwoordigers van de Litostomatea ligt het mondveld aan het voorste uiteinde van de cel, bij het andere uiteinde ligt een contractiele of pulserende vacuole (in de engelse literatuur tegenwoordig aangeduid als "water expelling vesicle": WEV).

Vaak zijn er meerdere kleine contractiele vacuolen.

De macronucleus is meestal in delen opgesplitst, soms is de splitsing niet volledig en vormt zich een snoer met op regelmatige afstanden verdikkingen.

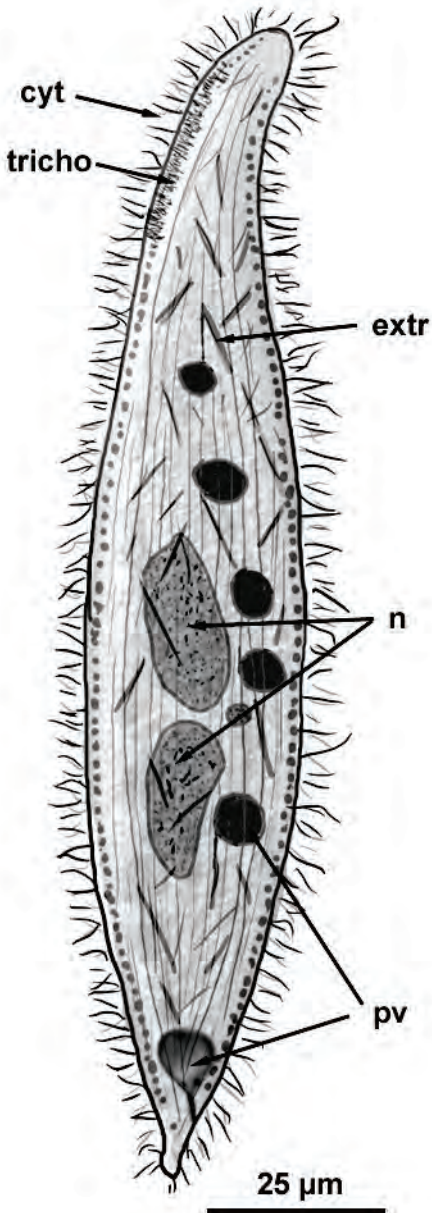
Amphileptus

Subclass Haptoria Corliss, 1974

Order Pleurostomatida Schewiakoff, 1896

Family Amphileptidae Bütschli, 1889

Genus *Amphileptus*TM Ehrenberg, 1830



Amphileptus is een snelzwemmende en bewegelijke predatore ciliaat. Hij jaagt onder andere op sessiele ciliaten zoals *Vorticella*. Het mondgebied ligt aan de ventrale, convexe zijde.

De mondopening is langwerpig en sterk vervormbaar. *Amphileptus* kan daardoor prooien van diverse afmetingen naar binnen werken. In het mondgebied liggen talrijke trichocysten.

Het gehele celoppervlak is bedekt met in rijen geordende ciliën.

De macronucleus ligt in centrum van de cel als 2 tot soms wel 4 losse delen met daar tussen de micronucleus.

Er zijn meerdere contractiele vacuolen.

In het cellichaam zijn voedselvacuolen en een groot aantal naaldvormige extrusomen te zien.

Lengte 200 tot 400 µm.

Ref. internet:

<http://starcentral.mbl.edu/microscope/>

<http://www.nies.go.jp/chiiki1/protoz/identific.htm>

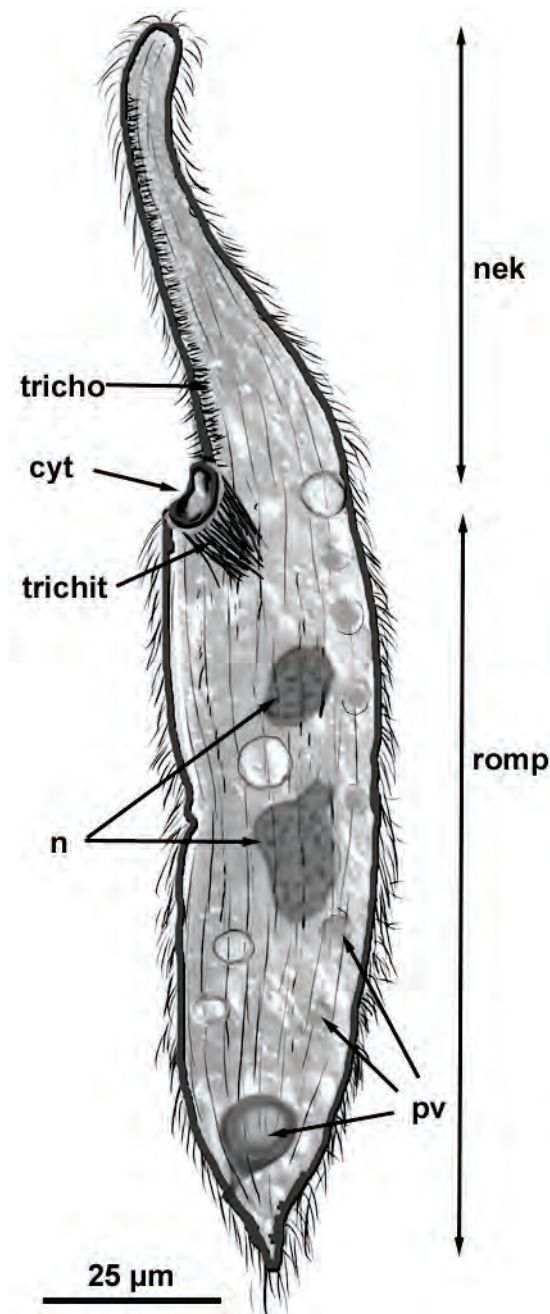
Dileptus

Subclass Haptoria Corliss, 1974

Order HaptoridaTM Corliss, 1974

Family Trachelidae Ehrenberg, 1838

Genus Dileptus Dujardin, 1840



Dileptus valt op door morfologie en zwemgedrag. De cel heeft een romp en een bewegelijk nekgebied. Op de overgang tussen nek en romp ligt de celmond. Tijdens het zwemmen zwaait de nek heen en weer alsof hij de omgeving afzoekt naar een prooi. Bij nadering van een prooi worden trichocysten afgeschoten en bij daaropvolgend contact met de prooi komt een giftige stof vrij uit de toxicysten die rond de mond gelegen zijn. De giftige stof doodt de prooi en veroorzaakt zelfs lysis van de celmembraan van het prooidier. De cytopharynx is omgeven door trichieten. Het gehele celoppervlak is bedekt met in rijen geordende ciliën.

De macronucleus in het centrum van de cel, is te zien als losse delen of soms als een lange sliert met kort daarbij de micronucleus.

Meerdere kleine contractiele vacuolen zijn gerangschikt in een rij langs de rugzijde. Aan het uiteinde van de romp ligt een grote terminale contractiele vacuole. Dileptus is een predator op kleine ciliaten, flagellaten en algen.

Lengte 300 tot 600 μm

Ref. internet:

<http://starcentral.mbl.edu/microscope/>

<http://www.nies.go.jp/chiiki1/protoz/identi-c.htm>

<http://research.plattsburgh.edu/ciliates/bigpicture.asp?bigpic=251>

<http://www.microscopy-uk.org.uk/mag/artnov00/dinnertime.html>

Desert for Dileptus, consumptie van Cyclidium door Dileptus; op

<http://www.microscopy-uk.org.uk/mag/artapr01/dileptus2.html>

Enchelyodon

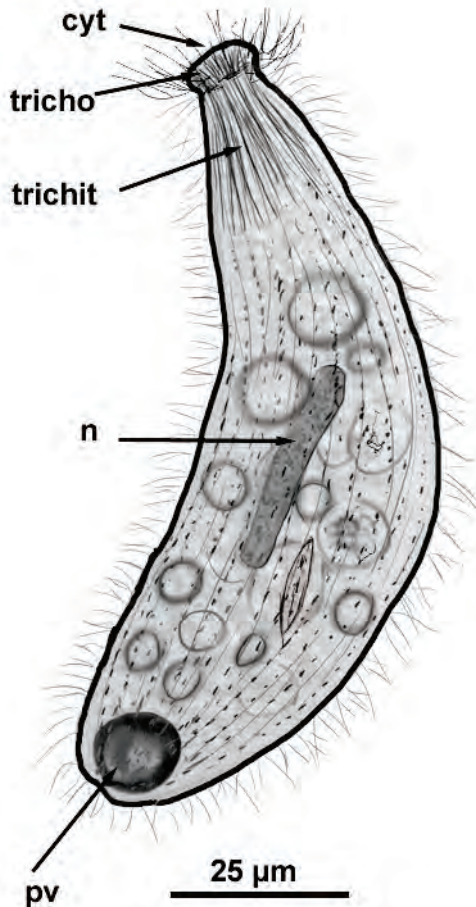
Subclass Haptoria Corliss, 1974

Order HaptoridaTM Corliss, 1974

Family Enchelyodontidae Foissner et al., 2002

Genus EnchelyodonTM Claparède &

Lachmann, 1859



Enchelyodon is een cilindervormige of soms flesvormige, bewegelijke, predatore ciliaat, die jaagt op algen flagellaten en kleine ciliaten. De mond ligt aan het snuitvormige uiteinde, en is omgeven door trichocysten en lange ciliën.

Rond de cytopharynx liggen trichieten, die afhankelijk van de afmeting van de prooi dicht opeen liggen of uit elkaar wijken.

Ciliën zijn in rijen gerangschikt over het gehele celoppervlak.

Een langwerpige macronucleus ligt in het centrum van de cel.

De contractiele vacuole is terminaal gelegen.

Lengte 150 tot 250 μm

Ref. internet:

<http://starcentral.mbl.edu/microscope/>

<http://www.nies.go.jp/chiiki1/protoz/identi-c.htm>

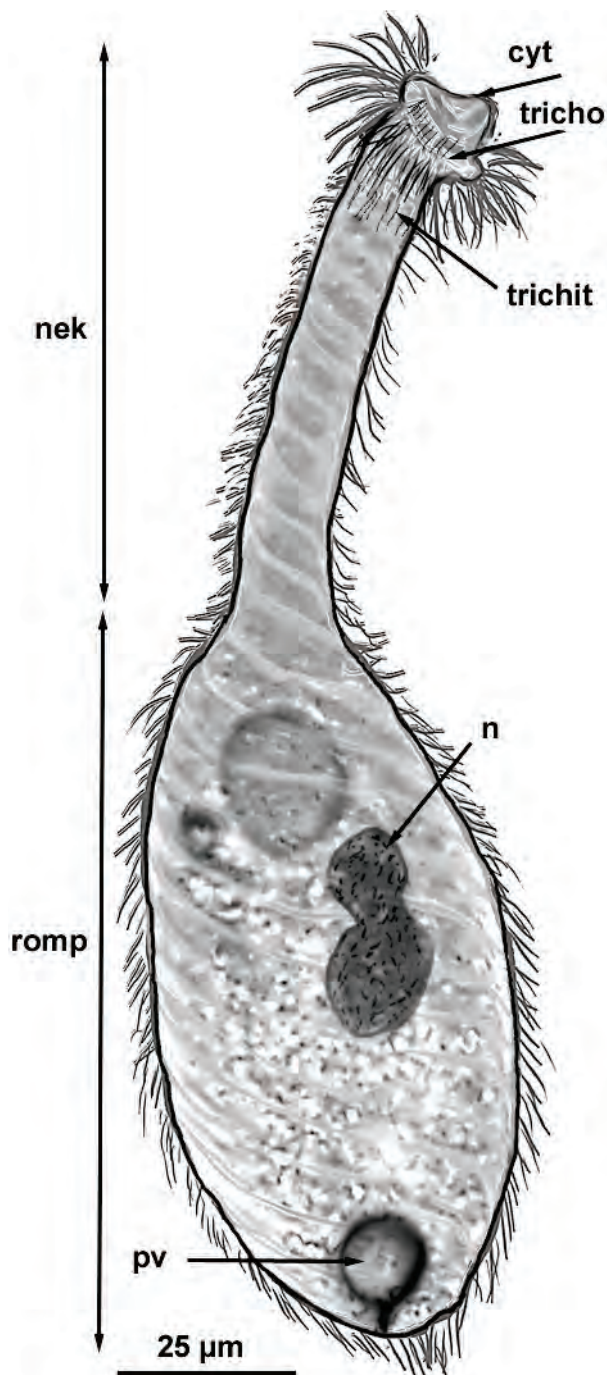
Lacrymaria

Subclass Haptoria Corliss, 1974

Order HaptoridaTM Corliss, 1974

Family Lacrymariidae de Fromentel, 1876

Genus LacrymariaTM Bory de St. Vincent, 1826



Bij Lacrymaria onderscheidt men een romp deel en een uiterst bewegelijke nek, die bij zoeken naar een prooi voortdurend heen en weer zwaait. Het meest opvallend is de vervormbaarheid. Lacrymaria kan in slechts enkele ogenblikken van een zeer lange uitgerekte en dunne ciliaat worden tot een bijna bolronde cel met een zeer korte nek; de lengte verandert dan van ruim 1200 μm tot 150 μm !

De mond ligt aan het uiteinde van de nek, en is omgeven door trichocysten en een krans van lange cilën. Rond de cytopharynx ligt een krans van trichieten.

Er is één macronucleus maar door insnoering lijkt het soms of er twee macronuclei in het midden van de romp liggen.

Cilën zijn over de gehele cel spiraalgewijs gerangschikt.

De contractiele vacuole ligt terminaal in het romp gedeelte.

Lacrymaria is een predator op kleine ciliaten, flagellaten en amoeben.

Ref. internet:

<http://starcentral.mbl.edu/microscope/>

<http://www.nies.go.jp/chiiki1/protoz/identi-c.htm>

<http://www.microscopy-uk.org.uk/mag/indexmag.html?http://www.microscopy-uk.org.uk/mag/artapr00/rhlac2.html>

http://www.gutenberg.org/files/18320/18320-h/18320-h.htm#Lacrymaria_lagenula

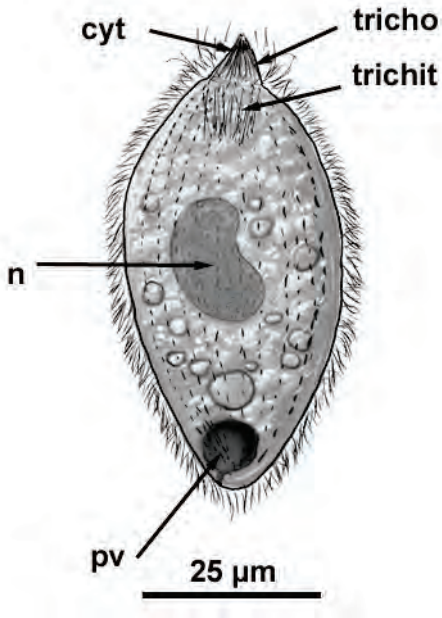
Lagynophrya

Subclass Haptoria Corliss, 1974

Order HaptoridaTM Corliss, 1974

Family Trachelophyllidae Kent, 1882

Genus Lagynophrya Kahl, 1927



Lagynophrya is een predatore ciliaat, die leeft op de bodem van sloten tussen half vergane bladeren en detritus. Het cellichaam is langwerpig met aan het ene uiteinde een puntige korte snuit met trichocysten en een krans van lange ciliën rond de mond.

Rond mond en cytopharynx ligt een krans van lange trichieten, die afhankelijk van de afmeting van de prooi dicht opeen liggen of uiteen wijken.

Aan het andere uiteinde ligt de contractiele vacuole. Het cellichaam is volledig bedekt met dicht opeenstaande korte ciliën. De eivormige macronucleus ligt centraal in de cel; soms is de macronucleus gesplitst in 2 delen.

Lengte 70 – 90 μm

Ref. internet:

<http://starcentral.mbl.edu/microscope/>

<http://www.nies.go.jp/chiiki1/protoz/identific.htm>

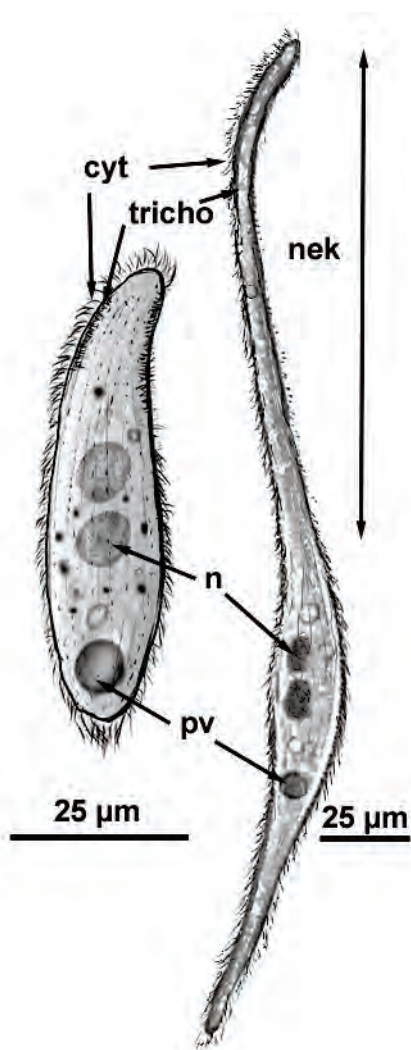
Litonotus

Subclass Haptoria Corliss, 1974

Order Pleurostomatida Schewiakoff, 1896

Family Litonotidae Kent, 1882

Genus *Litonotus*TM Wrzesniowski, 1870



Vertegenwoordigers van het geslacht *Litonotus* behoren tot de meest voorkomende ciliaten. Ze zijn predators op algen, flagellaten en kleine ciliaten en leven tussen resten van planten op de bodem van sloten. Alle vertegenwoordigers kunnen vrij sterk van vorm veranderen, van langgerekt tot gedrongen kort. Daarnaast zijn er kleine soorten zoals *Litonotus lamella* (in de figuur links) en zeer grote soorten met als uitschieter *Litonotus cygnus* (rechts in de figuur).

De mond ligt in het nekgebied aan de convexe, ventrale zijde, en strekt zich uit over ongeveer een derde van de cel. De mond is omgeven door vrij lange ciliën en een gebied met trichocysten.

In het algemeen is de macronucleus opgesplitst in 2 delen. De contractiele vacuule ligt terminaal.

Door zijn enorme afmeting is *Litonotus cygnus* makkelijk te herkennen, de kleinere *Litonotus*-soorten zijn vrij moeilijk uit elkaar te houden.

Ref. internet:

<http://starcentral.mbl.edu/microscope/>

<http://www.nies.go.jp/chiiki1/protoz/identi-c.htm>

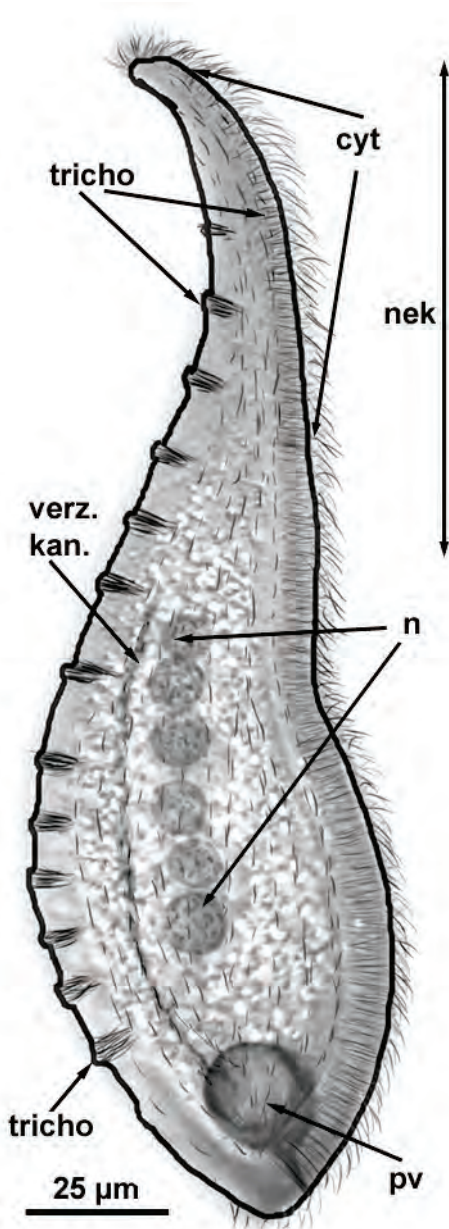
Loxophyllum

Subclass Haptoria Corliss, 1974

Order Pleurostomatida Schewiakoff, 1896

Family Litonotidae Kent, 1882

Genus Loxophyllum Dujardin, 1841



Loxophyllum, ook wel golvend blad genoemd, is zijdelings sterk afgeplat. Zijn bijnaam dankt deze ciliaat aan de eigenschap dat hij buitengewoon flexibel is, en zich elegant golvend over het substraat (meestal detritus op de bodem van een sloot) beweegt, op zoek naar een prooi. Loxophyllum is predator op algen, ciliaten, en zelfs raderdiertjes.

De mond strekt zich uit over een groot deel van de nek aan de convexe (bolle) ventrale zijde. Rond de mond liggen trichocysten en betrekkelijk lange ciliën. Aan de dorsale, concave (holle) zijde liggen trichocysten in bundeltjes, die er enigszins wrachtig uitzien. Aan deze “wratten” is Loxophyllum direct herkenbaar.

De macronucleus ziet er uit als slinger met bolronde verdikkingen op regelmatige afstand.

Er is een terminaal gelegen contractiele vacuole die verbonden is met een langgerekt verzamelkanaal langs de dorsale zijde.

Lengte 350 tot 500 µm

Ref. internet:

<http://starcentral.mbl.edu/microscope/>

<http://www.nies.go.jp/chiiki1/protoz/identi-c.htm>

<http://www.wwa-fs.bayern.de/datenufakten/Biologie/wimpertier.htm>

http://www.gutenberg.org/files/18320/18320-h/18320-h.htm#Cothurnia_crystallina

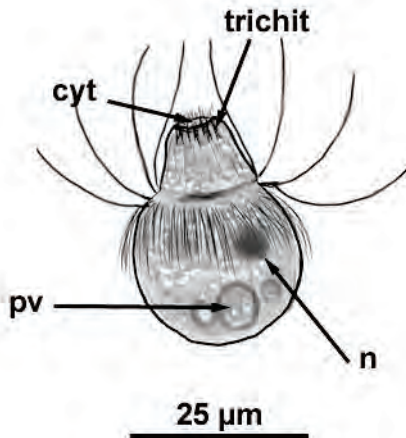
Mesodinium

Subclass Haptoria Corliss, 1974

Order Cyclotrichida Jankowski, 1980

Family Mesodiniidae Jankowski, 1980

Genus MesodiniumTM Stein, 1862



Mesodinium is een kleine maar, door de wijze van voortbewegen, goed herkenbare ciliaat.

Het cellichaam wordt door een insnoering, of groeve, verdeeld in een voor- en achterzijde. In de groeve liggen twee rijen van lange stijve cilien die radiaal georiënteerd zijn. Cilien van de ene rij zijn achterwaarts gericht en liggen dicht tegen de achterzijde van het cellichaam. In de andere rij staan cilien wijd uit naar voren gericht.

Bij de voortbeweging maken deze cilien gelijktijdig een slag naar achteren, alsof ze een roeibeweging maken. De ciliaat beweegt zich door deze karakteristieke “roe-activiteit” schokkerig voorwaarts.

De mond ligt op het brede snuitvormige uiteinde van het voorste deel van het cellichaam. De trichieten (cytoskelet-staafjes) rond cytopharynx en mond steken enigszins naar buiten waardoor het lijkt alsof er kleine tentakels rond de mond liggen.

De macronucleus ligt centraal in het achterste gedeelte. De contractiele vacuole ligt soms dichtbij de groeve, maar meestal achterin het cellichaam.

Lengte 20 tot 40 μm

Ref. internet:

<http://starcentral.mbl.edu/microscope/>

<http://www.nies.go.jp/chiiki1/protoz/identi-c.htm>

<http://protist.i.hosei.ac.jp/PDB/Images/Ciliophora/>

<http://www.gutenberg.org/files/18320-h/18320-h.htm>

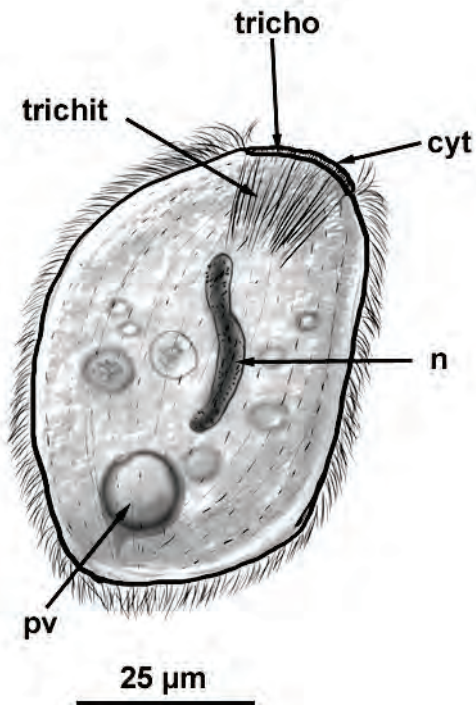
Spathidium

Subclass Haptoria Corliss, 1974

Order HaptoridaTM Corliss, 1974

Family Spathidiidae Kahl in Doflein & Reichenow, 1929

Genus SpathidiumTM Dujardin, 1841



Spathidium, ook wel zwaarddiertje genoemd, is een snelle zwemmer, die jaagt op ciliaten van verschillende afmetingen. De brede mond, omgeven door trichocysten, wordt samen met de aansluitende cytopharynx verstevigd door een stelsel van trichieten (staafjes). De staafjes kunnen dicht bij elkaar liggen, maar bij het verslinden van een grote prooi wijken ze uiteen en vergroten dan het mondveld en verwijden de cytopharynx.

De cel is zijdelings afgeplat.

De macronucleus is lintvormig en ligt in het centrum van de cel. Er is één contractiele vacuole.

Lengte 100 tot 150 µm.

Ref. internet:

<http://starcentral.mbl.edu/microscope/>

<http://www.nies.go.jp/chiiki1/protoz/identi-c.htm>

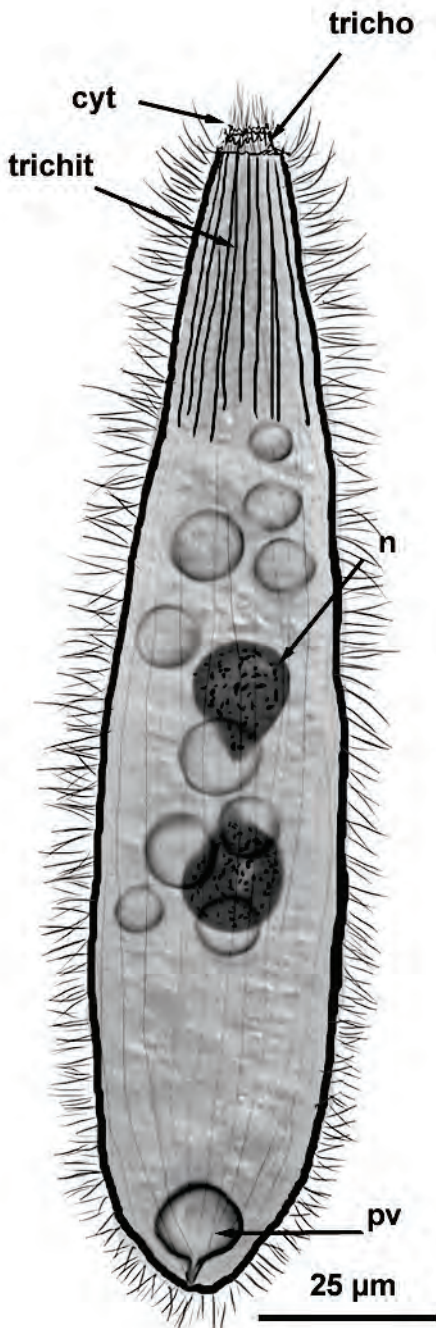
Trachelophyllum

Subclass Haptoria Corliss, 1974

Order HaptoridaTM Corliss, 1974

Family Trachelophyllidae Kent, 1882

Genus TrachelophyllumTM Claparède & Lachmann, 1859



Trachelophyllum is een traag zwemmende ciliaat die in de detritus van sloten jaagt op kleine ciliaten en flagellaten; maar Trachelophyllum eet ook algen. De mond ligt aan het snuitvormige uiteinde van de cel. Trichocysten liggen op de grens van mond en cytopharynx. De cytopharynx is omgeven door trichieten.

Het gehele cellichaam is bedekt met in parallelle rijen geordende ciliën.

De macronucleus bestaat uit twee delen. De contractiele vacuole ligt terminaal.

Lengte 250 tot 500 μm

Ref. internet:

<http://starcentral.mbl.edu/microscope/>

<http://www.nies.go.jp/chiiki1/protoz/identific.htm>

Oligohymenophorea



- | | | | | |
|----------------|-------------|--------------------------|--------------------------|---------------------------------------|
| 1 Balanonema | 5 Cyclidium | 9 Paramecium (caudatum) | 12 Pleuronema | 16 Urocentrum |
| 2 Cinetochilum | 6 Frontonia | 10 Paramecium (bursaria) | 13 Tetrahymena | 17 Vaginicola |
| 3 Colpidium | 7 Glaucoma | 11 Platynema | 14 Thuricola | 18 Vorticella (sessiel en vrijlevend) |
| 4 Cristigera | 8 Lembadion | | 15 Trichodina (op Hydra) | |

In Klarenbeek komen vertegenwoordigers voor van 4 van de 6 onderklassen van de Oligohymenophorea: Peniculia, Hymenostomatia, Scuticociliatia en Peritrichia met als voorbeeld respectievelijk Paramecium, Tetrahymena, Balanionema en Vorticella.

De meeste ciliaten uit deze klasse voeden zich met algen en bacteriën. Ze hebben een betrekkelijk klein mondgebied, de aansluitende cytopharynx is nooit voorzien van verstevingen zoals we die kennen van bijvoorbeeld Nassula. Wel zijn er in het mondgebied actief bewegende ciliën, membranellen of undulerende membranen die de kleine voedseldeeltjes de mond in wapperen.

Bij dit gedrag van voedselverwerving passen verschillende leefwijzen. Er zijn soorten die altijd een vrij levend bestaan leiden en andere die meestal vastgehecht aan een substraat leven (zoals Vorticella) en alleen een korte periode na deling of bij ongunstige omstandigheden vrij rondzwemmen. Er zijn zelfs soorten die in een zelfgemaakt kokertje (lorica) leven, zoals Thuricola en Vaginicola. De bewegingen van de ciliën die in een krans rond de mond staan, zijn bij die soorten voldoende om de kleine voedseldeeltjes te bemachtigen.

Het is niet verwonderlijk dat de soorten die van bacteriën leven, voorkomen in niet al te schoon of verontreinigd zuurstof-arm water.

In deze klasse zijn er ook vertegenwoordigers met een “grote mond” zoals Lembadion, zij kunnen behalve algen en bacteriën ook groter voedsel verschalken. Lembadion is zelfs in staat om een Euplotes naar binnen te werken. In het algemeen geldt dat de voedselspecificiteit vrij gering is, datgene wat in de mond past wordt geconsumeerd.

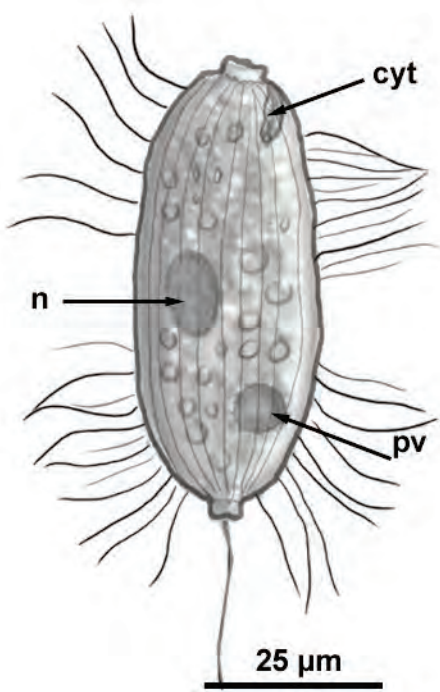
Balanonema

Subclass Scuticociliatia (Small, 1967)

Order Philasterida Small, 1967

Family Loxocephalidae Jankowski, 1964

Genus Balanonema Kahl, 1931



Balanonema is enigszins dorso-ventraal afgeplat, maar lijkt overigens op een worst die aan beide uiteinden is dichtgeknoopt. Aan achterzijde is er één lang staartcilium.

Ciliën zijn vrij lang maar er zijn er niet zoveel. Karakteristiek is afwezigheid van ciliën rond het midden van de cel ter hoogte van de macronucleus.

Er is een onopvallend mondveld.

De macronucleus ligt nabij het midden van de cel; de contractiele vacuole is in achterste helft van de cel.

Lengte 40 tot 50 μm

Ref. internet:

<http://starcentral.mbl.edu/microscope/>

<http://www.nies.go.jp/chiiki1/protoz/identi-c.htm>

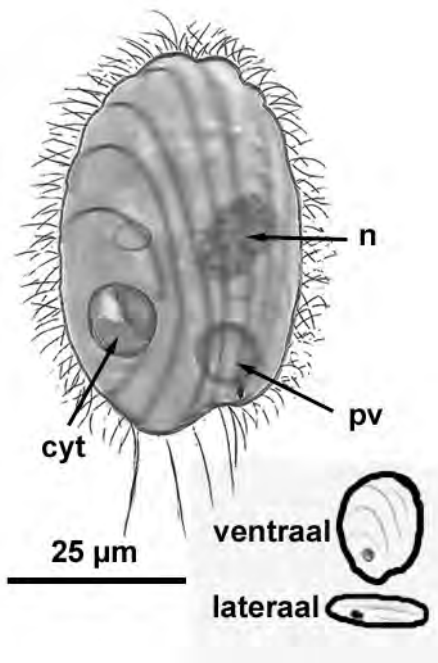
Cinetochilum

Subclass Scuticociliatia (Small, 1967)

Order Philasterida Small, 1967

Family Cinetochilidae Perty, 1852

Genus CinetochilumTM Perty, 1849



Cinetochilum is dorso-ventraal afgeplat (zie schema rechts onder in de figuur).

De mond met 3 duidelijke membranellen ligt aan de platte ventrale zijde in de achterste helft van cel.

Opvallend zijn ovaal verlopende richels rond mondveld en de 3 tot 5 lange ciliën aan de achterzijde van de cel.

De macronucleus ligt centraal in de cel en de contractiele vacuole ligt bijna terminaal, ongeveer ter hoogte van de celmond.

Cinetochilum is een bacterie-eter

Lengte 30 tot 40 μm

Inset: ventraal en lateraal aanzicht, mondveld aangegeven met donkere stip.

Ref. internet:

<http://starcentral.mbl.edu/microscope/>

<http://www.nies.go.jp/chiiki1/protoz/identific.htm>

Colpidium

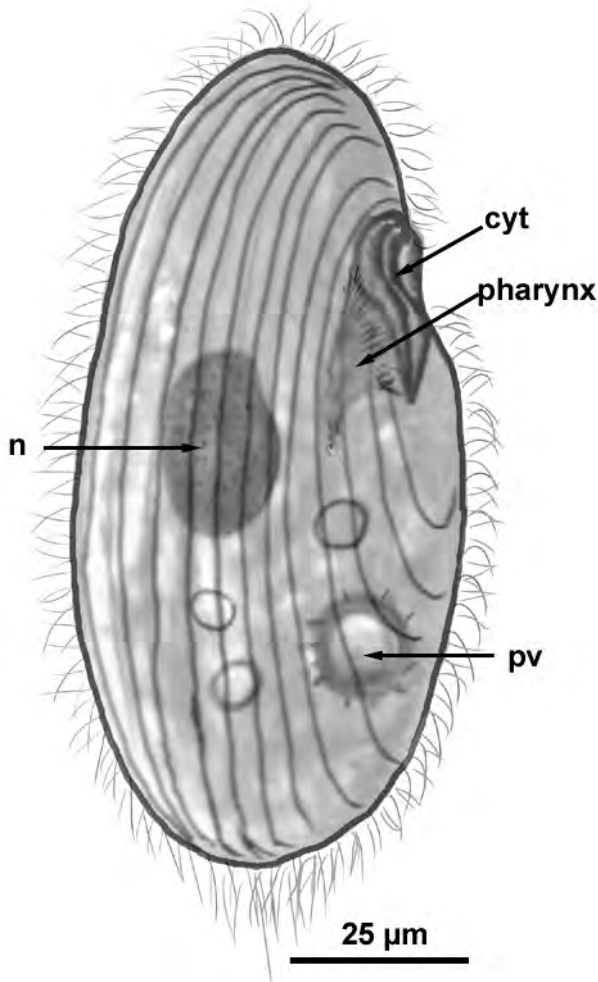
Subclass Hymenostomatia Delage & Hérourard, 1896 - hymenostome ciliates

Order HymenostomatidaTM Delage & Hérourard, 1896

Suborder Tetrahymenina Fauré-Fremiet in Corliss, 1956

Family Turaniellidae Didier, 1971

Genus Colpidium Stein, 1860



Colpidium lijkt op Tetrahymena. De twee leven in elkaars omgeving: het zijn bacterie-eters in voedselrijk, enigszins zuurstofarm water.

Bij Colpidium wijkt het voorste deel van de cel soms iets naar ventraal (de zijde van de celmond). In de celmond zijn met enige moeite twee undulerende membranen te zien. De ciliën liggen in wijde concentrische cirkels gerangschikt rond het mondgebied.

De macronucleus ligt centraal in de cel. De contractiele vacuole ligt meestal in het achterste deel van de cel, niet ver van de celanus.

Lengte 55 tot 70 μm

Ref. internet:

<http://starcentral.mbl.edu/microscope/>

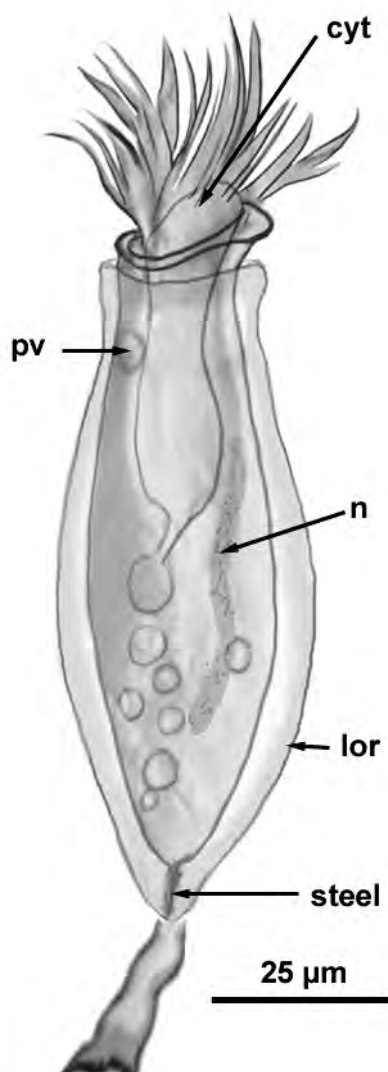
<http://www.nies.go.jp/chiiki1/protoz/identi-c.htm>

Cothurnia

Subclass Peritrichia Stein, 1859

Order Sessilida Kahl, 1933

Genus Cothurnia Ehrenberg, 1831



Cothurnia leeft in een doorzichtige koker, de lorica. De cel kan zich geheel terugtrekken in de lorica en vouwt dan de membranellen rond de mond naar binnen. Bij voedselverwerving strekt de cel zich en spreidt een krans van membranellen uit. De bewegingen van de membranellen veroorzaken een draaikolk waarmee kleine voedseldeeltjes, algen en bacteriën, naar het mondbed worden getrokken. Soms zijn zoveel voedselvacuolen met algen gevuld dat de cel groen lijkt.

Het cellichaam is met een korte steel verbonden met de bodem van de lorica. De lorica zelf is ook gesteeld en dit is een kenmerk waaraan Cothurnia makkelijk te herkennen is.

De macronucleus is worstvormig en ligt centraal in de cel. Zoals bij andere ciliaten die in een lorica leven, ligt de contractiele vacuule dicht onder het mondveld.

Lengte lorica 70 tot 90 μm

Ref. internet:

<http://starcentral.mbl.edu/microscope/>

<http://www.nies.go.jp/chiiki1/protoz/identi-c.htm>

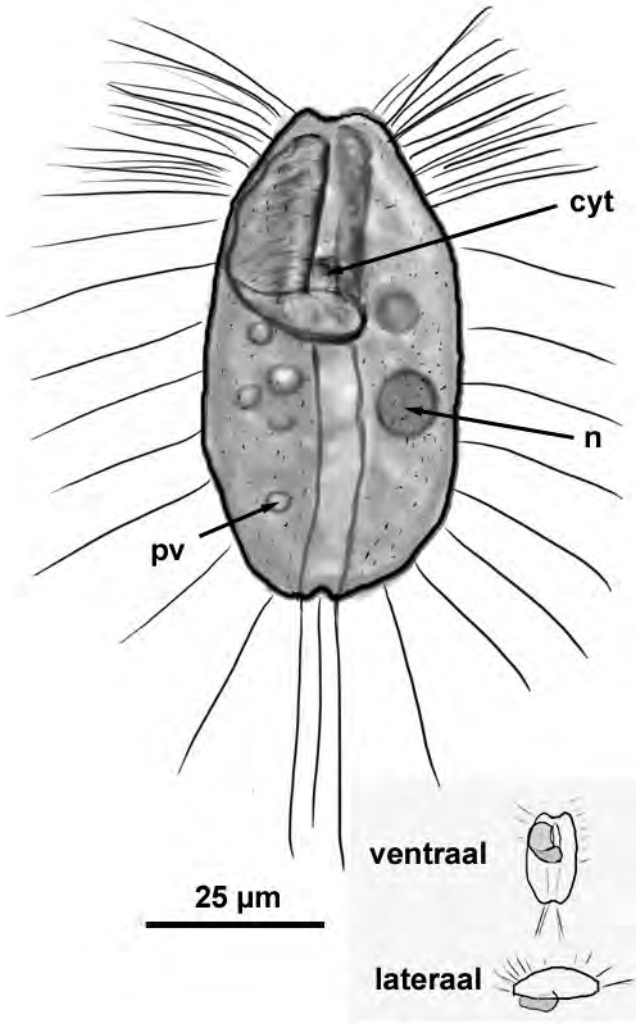
Cristigera

Subclass Scuticociliatia (Small, 1967)

Order Pleuronematida Fauré-Fremiet in Corliss, 1956

Family Cyclidiidae Ehrenberg, 1838

Genus *Cristigera* Roux, 1899



Cristigera is een kleine, dorso-ventraal sterk afgeplatte ciliaat (zie inset). Zoals bij andere ciliaten is de celmond aan de ventrale zijde. Aan de uiterste voorzijde van de cel zijn geen ciliën, aan de achterzijde liggen één of meer lange ciliën. De ciliaat valt op door de verdeling van de somatische ciliën. Vooraan liggen ciliën dicht opeen, en aan de achterkant liggen ze vrij ver uit elkaar. *Cristigera* is verder te herkennen aan de grote, gebogen membranel rond het mondveld (zie grijze structuur in de inset) en de groeve die aan de ventrale zijde van voor naar achteren loopt.

De ronde macronucleus ligt centraal in de cel.

De contractiele vacuole ligt aan de achterzijde.

Cristigera is een bacterie-eter en komt voor in voedselrijk, enigszins zuurstofarm water.

Lengte 30 tot 50 µm

Ref. internet:

<http://starcentral.mbl.edu/microscope/>

<http://www.nies.go.jp/chiiki1/protoz/identi-c.htm>

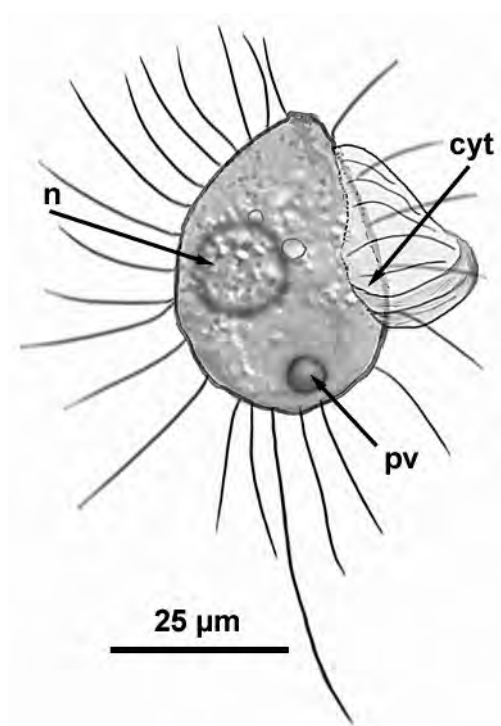
Cyclidium

Subclass Scuticociliatia (Small, 1967)

Order Pleuronematida Fauré-Fremiet in Corliss, 1956

Family Cyclidiidae Ehrenberg, 1838

Genus *Cyclidium*TM O.F. Müller, 1786



Cyclidium is een kleine ciliaat, die misschien wel het beste aan z'n gedrag is te herkennen. Hij schiet pijlsnel door het water, komt abrupt tot stilstand en spreidt de ciliën en een grote, rond de mondgelegen, membranel uit. In deze ruststand wordt voedsel (bacteriën) verzameld, de cel is dan goed te determineren. Na een korte rusttijd schiet hij naar een andere plaats. De verplaatsingen gaan zo snel dat de bewegende cel bijna niet te identificeren is, er is slechts te zien dat het een kleine, dorso-ventraal afgeplatte ciliaat is.

De membranel rond de mond begint aan de voorzijde van de cel en komt tot voorbij het midden. De ronde macronucleus ligt centraal in de cel. De contractiele vacuole ligt aan de achterzijde. Aan het achtereinde van de cel is een lang cilium.

Lengte 20 tot 35 µm

Ref. internet:

<http://starcentral.mbl.edu/microscope/>

<http://www.nies.go.jp/chiiki1/protoz/identi-c.htm>

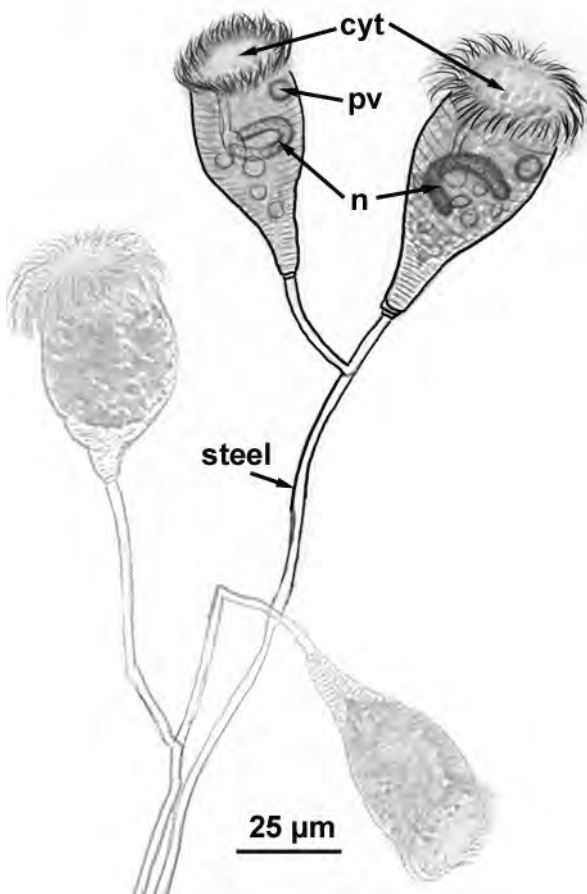
Epistylis

Subclass Peritrichia Stein, 1859

Order Sessilida Kahl, 1933

Family Epistylididae Kahl, 1933

Genus EpistylisTM Ehrenberg, 1830



Epistylis is een peritriche ciliaat, die op het eerste gezicht misschien verward kan worden met Vorticella of Carchesium. Epistylis, heeft evenals andere peritrichen, een klokvormig cellichaam op een steel, maar de steel heeft geen spasmonema, en kan dus niet verkorten. Anders dan bij Vorticella, is de steel vertakt. Epistylis is dus een kolonie-vormer.

In ongunstige omstandigheden kan Epistylis zich losmaken van de steel en begint dan een vrijlevend bestaan tot hij elders zich op een substraat vasthecht. In vrijlevende toestand zijn er, zoals bij Vorticella, ciliënkransen rond het mondveld en aan de achterzijde van de cel; in sessiele (vastgehechte) toestand zijn er alleen rond het mondveld ciliën.

De worstvormige macronucleus ligt centraal in de cel. De contractiele vacuole ligt dicht onder het mondveld.

Lengte klok 75 tot 150 µm

Ref. internet:

<http://starcentral.mbl.edu/microscope/>

<http://www.nies.go.jp/chiiki1/protoz/identi-c.htm>

Frontonia

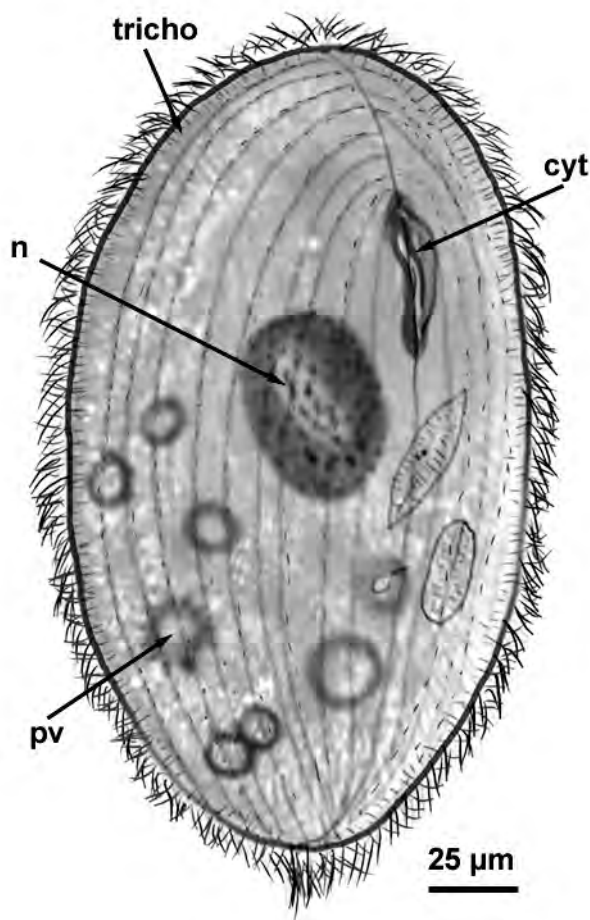
Subclass Peniculia Fauré-Fremiet in Corliss, 1956

Order PeniculidaTM Fauré-Fremiet in Corliss, 1956

Suborder Frontoniina Small & Lynn, 1985

Family FrontoniidaeTM Kahl, 1926

Genus FrontoniaTM Ehrenberg, 1838



Frontonia is een opvallend donkere, enigszins dorso-ventraal afgeplatte ciliaat. Evenals de verwante Paramecium, beweegt hij zich rustig voor- en achteruit zwemmend tussen planten en detritus. Andere overeenkomsten met Paramecium zijn de rijen trichocysten in de celcortex en de contractiele vacuolen met aanvoerkanalen en ampullae. De celmond is in de voorste helft van de cel. Bij nauwkeurige inspectie zijn er enkele wapperende membranellen in de celmond te onderscheiden.

Deze ciliaat eet behalve bacteriën en kleine algjes ook relatief grote diatomeën. De bolronde macronucleus ligt centraal in de cel.

Lengte 150 tot 300 μm

Ref. internet:

<http://starcentral.mbl.edu/microscope/>

<http://www.nies.go.jp/chiiki1/protoz/identi-c.htm>

Glaucoma

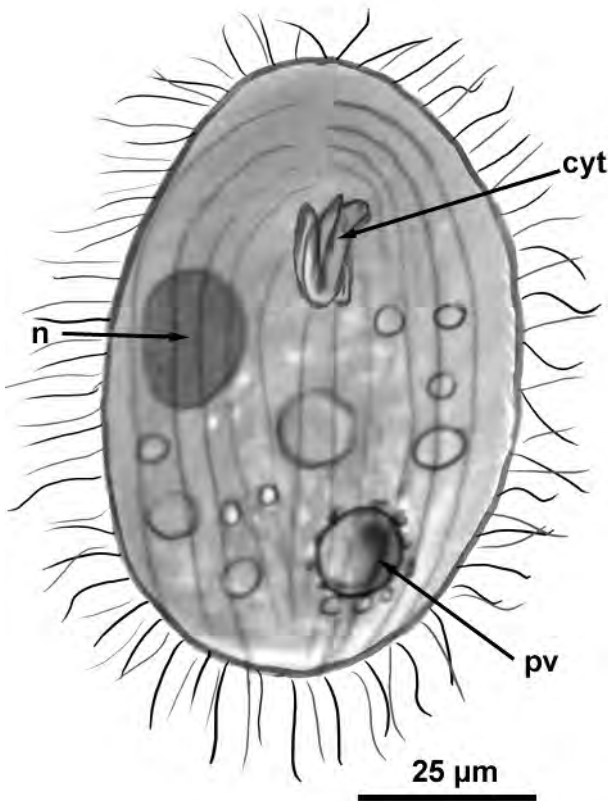
Subclass Hymenostomatia Delage & Hérourard, 1896 - hymenostome ciliates

Order HymenostomatidaTM Delage & Hérourard, 1896

Suborder Tetrahymenina Fauré-Fremiet in Corliss, 1956

Family Glaucomidae Corliss, 1971

Genus GlaucomaTM Ehrenberg, 1830



Glaucoma is een nauwe verwant van Tetrahymena. Bij Glaucoma zijn de membranelen in het mondb gebied groter en beter te onderscheiden dan bij Tetrahymena. Ook de celvorm verschilt: bij Tetrahymena is de cel enigszins peervormig en bij Glaucoma ovoid.

De celmond ligt in de voorste helft van de cel en de contractiele vacuole in de achterste helft. De bolronde macronucleus ligt centraal in de cel.

De ciliën zijn gelijkmatig verdeeld over het oppervlak, ze zijn allemaal van gelijke lengte.

Glaucoma is een bacterie-eter. Hij komt voor in voedselrijk of zelfs vuil, zuurstofarm water

Lengte 50 tot 80 μm

Ref. internet:

<http://starcentral.mbl.edu/microscope/>

<http://www.nies.go.jp/chiiki1/protoz/identi-c.htm>

Lembadion

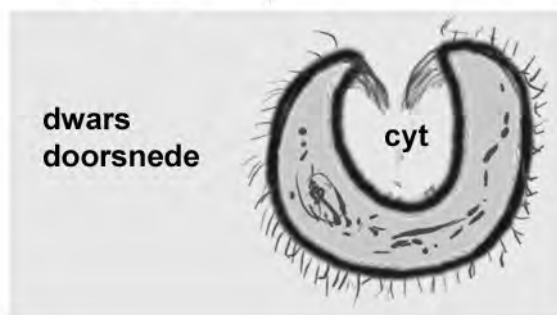
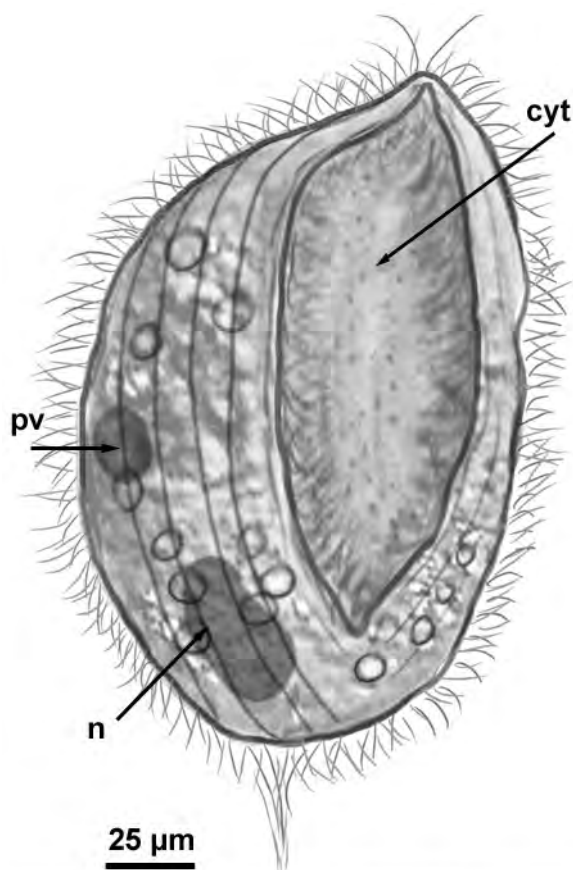
Subclass Peniculia Fauré-Fremiet in Corliss, 1956

Order PeniculidaTM Fauré-Fremiet in Corliss, 1956

Suborder Frontoniina Small & Lynn, 1985

Family Lembadionidae Jankowski in Corliss, 1979

Genus LembadionTM Perty, 1849



Lembadion is een buitengewoon fraaie ciliaat, die door z'n gedrag nauwelijks te verwarren is met andere ciliaten. Hij zwemt roterend rond de lengte-as en schept met het grote cytostoom kleine, maar ook grote organismen zoals Euplotes, uit het water. Langs de randen van het cytostoom ligt een krans van lange ciliën. Als een organisme in het cytostoom is gevangen, sluiten de lange ciliën het cytostoom af zodat de prooi niet kan ontsnappen (zie inset).

De niervormige macronucleus ligt in de achterste helft van de cel. De contractiele vacuole ligt dorsaal. De lange ciliën aan de achterzijde liggen dichtbij elkaar en vormen een soort staart.

Lembadion eet bacteriën, algen, Diatomeën, en Ciliaten.

Lengte 120 tot 200 μm

Ref. internet:

<http://starcentral.mbl.edu/microscope/>

<http://www.nies.go.jp/chiiki1/protoz/identi-c.htm>

Paramecium bursaria

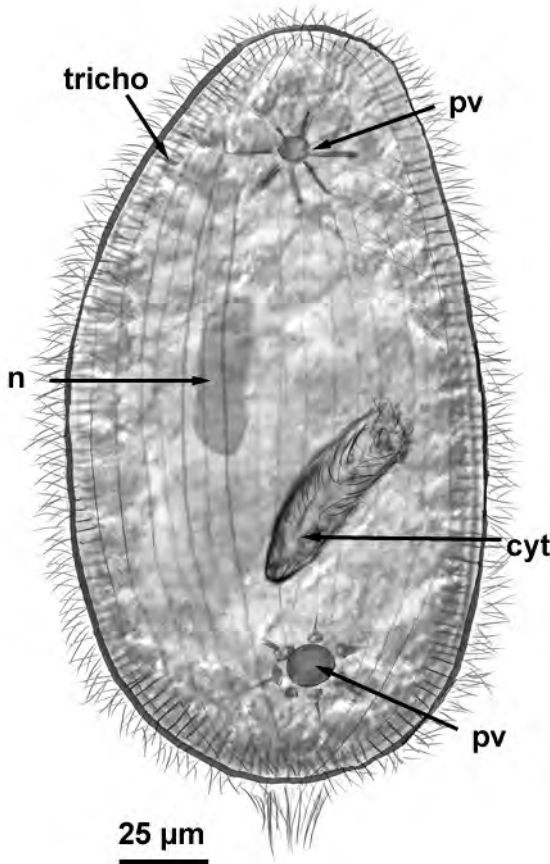
Subclass Peniculia Fauré-Fremiet in Corliss, 1956

Order PeniculidaTM Fauré-Fremiet in Corliss, 1956

Suborder Parameciina Jankowski in Small & Lynn, 1985

Family ParameciidaeTM Dujardin, 1840

Genus ParameciumTM O.F. Müller, 1773



Paramecium bursaria is goed herkenbaar aan de groene algen in de vacuolen. De algen worden bij ongunstige omstandigheden verteerd, maar zolang dat niet het geval is doen ze aan fotosynthese en de producten van deze activiteit worden door *P. bursaria* als voedsel gebruikt. De algen zijn dus symbionten. *Bursaria* lijkt in veel opzichten op *Paramecium caudatum*, aan beide uiteinden van de cel ligt een contractiele vacuole, in de cortex liggen trichocysten, en de ciliën zijn gelijkmatig over het oppervlak verdeeld. Aan de achterzijde is een bundeltje van vrij lange ciliën. De macronucleus ligt centraal in de cel. De celmond ligt in de achterste helft van de cel, maar niet ver van het midden.

Lengte 80 tot 150 µm

Ref. internet:

<http://starcentral.mbl.edu/microscope/>

<http://www.nies.go.jp/chiiki1/protoz/identi-c.htm>

Paramecium caudatum

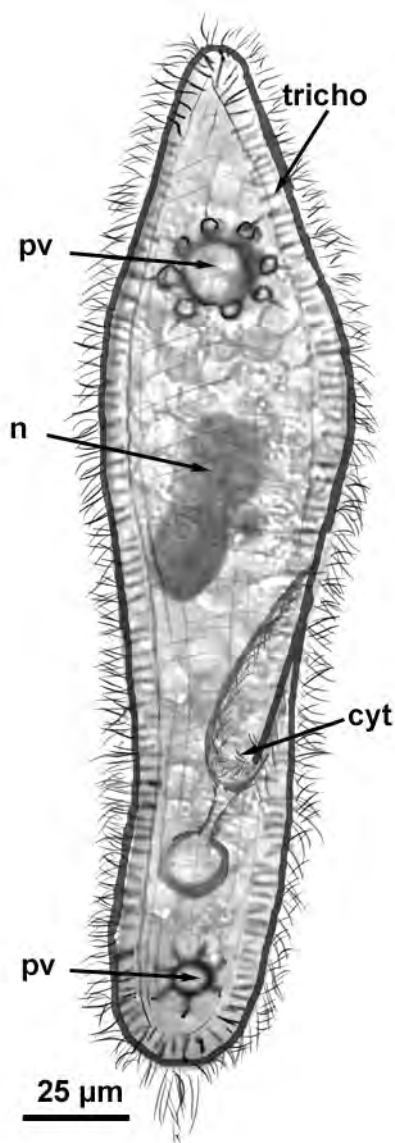
Subclass Peniculia Fauré-Fremiet in Corliss, 1956

Order PeniculidaTM Fauré-Fremiet in Corliss, 1956

Suborder Parameciina Jankowski in Small & Lynn, 1985

Family ParameciidaeTM Dujardin, 1840

Genus ParameciumTM O.F. Müller, 1773



Paramecium caudatum, het pantoffeldiertje, is misschien wel de bekendste ciliaat. In uiterlijk en gedrag lijkt hij op *Frontonia*. *P. caudatum* beweegt zich rustig roterend rond z'n lengte-as voort tussen detritus en resten van planten. *P. caudatum* leeft in voedselrijk en enigszins zuurstofarm water, en voedt zich met bacteriën maar ook met kleine alges.

Aan beide uiteinden van de cel ligt een contractiele vacuole, in de cortex liggen trichocysten, en de ciliën zijn gelijkmatig over het oppervlak verdeeld.

De macronucleus ligt centraal in de cel; de mondopening ligt in de achterste helft van de cel niet ver van het midden.

Aan de achterzijde is een bundeltje van lange ciliën, verder is het celoppervlak gelijkmatig bedekt met ciliën van gelijke lengte.

De oudste fossiele overblijfselen van *Paramecium* dateren uit het Krijt van Canada (meer dan 65 miljoen jaar geleden!).

Lengte 150 tot 250 μm

Ref. internet:

<http://starcentral.mbl.edu/microscope/>

<http://www.nies.go.jp/chiiki1/protoz/identific.htm>

<http://www.bio.umass.edu/biology/conn.river/parameci.html>

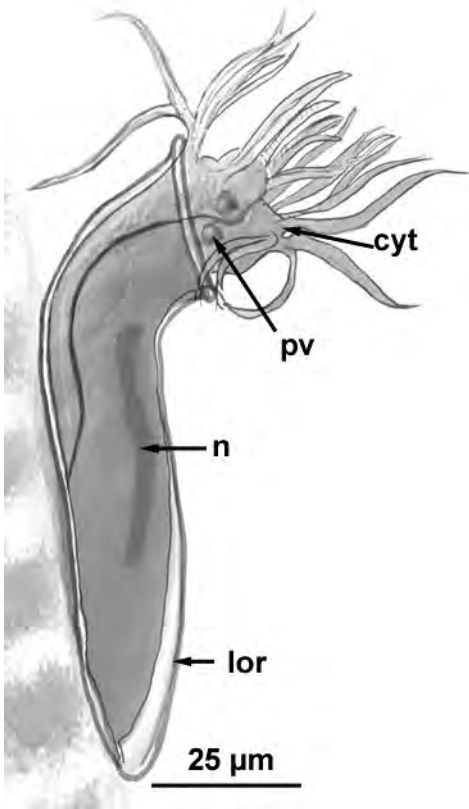
Platycola

Subclass Peritrichia Stein, 1859

Order Sessilida Kahl, 1933

Family Vaginicolidae de Fromentel, 1874

Genus *Platycola* Kent, 1882



Platycola leeft meestal met twee individuen in een doorzichtig, zelfgemaakt kokertje, of lorica. De lorica is sierlijk gebogen en is met de lange zijde aan een substraat geplakt. *Platycola* kan zich, zoals andere ciliaten met een lorica, terugtrekken in de koker. De krans van membranellen rond het mondveld is dan naar binnen gevouwen. *Platycola* kan zich ver uitstrekken, zodat het mondveld buiten de lorica komt, de membranellen worden dan uitgevouwen en het verzamelen van voedsel kan beginnen. De bewegingen van de membranellen veroorzaken een draaikolk waarin voedseldeeltjes naar en uiteindelijk in de mond verdwijnen.

Zoals bij andere peritriche ciliaten is de kern worstvormig, de contractiele vacuole ligt dicht onder het mondveld.

Platycola is een typische “filter feeder” en voedt zich met bacteriën en kleine algjes.

Lengte lorica 60 tot 150 μm

Ref. internet:

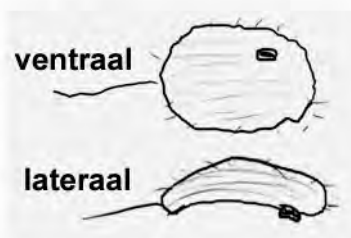
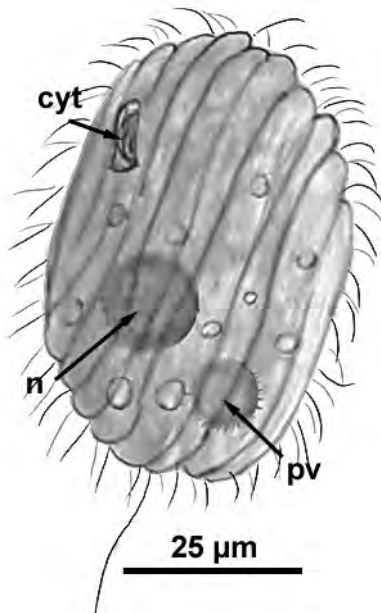
<http://starcentral.mbl.edu/microscope/>

<http://www.nies.go.jp/chiiki1/protoz/identific.htm>

Platynema

Subclass Scuticociliatia (Small, 1967)

Genus Platynematum Kahl, 1935



Platynema is een kleine, platte ciliaat. Zoals bij alle ciliaten ligt de celmond ventraal (donkere structuur in de inset). Platynema is te herkennen aan de van voor naar achter, enigszins schuin verlopende richels en aan het lange cilium aan de achterzijde.

In het mondveld zijn met enige moeite drie membranellen te zien.

De centraal gelegen macronucleus is bolrond.

De contractiele vacuole ligt bij de achterzijde.

Platynema is een bacterie-eter en leeft in voedselrijk, enigszins zuurstofarm water.

Lengte 40 tot 60 μm

Ref. internet:

<http://starcentral.mbl.edu/microscope/>

<http://www.nies.go.jp/chiiki1/protoz/identi-c.htm>

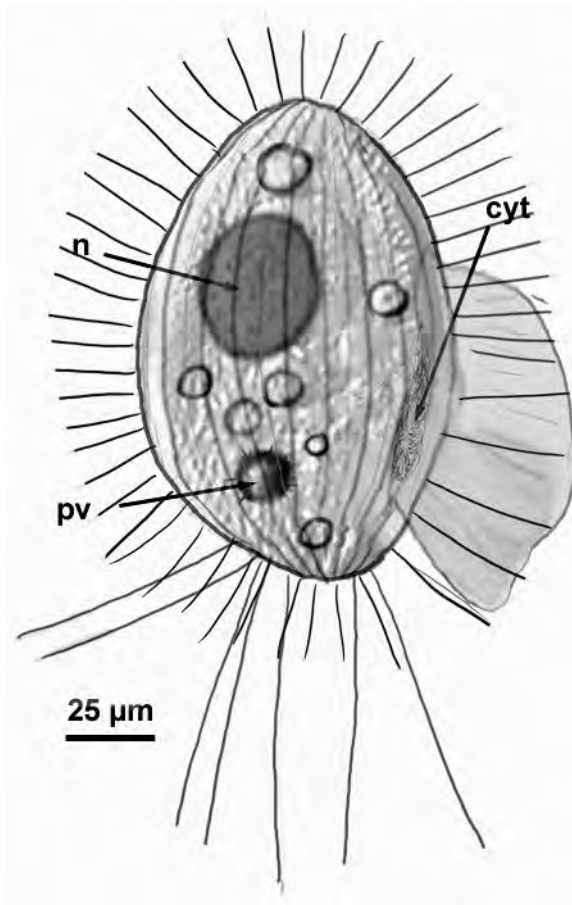
Pleuronema

Subclass Scuticociliatia (Small, 1967)

Order Pleuronematida Fauré-Fremiet in Corliss, 1956

Family PleuronematidaeTM Kent, 1881

Genus *Pleuronema*TM Dujardin, 1836



Pleuronema lijkt in veel opzichten, zowel wat betreft uiterlijk als gedrag, op *Cyclidium*. *Pleuronema* is veel groter, zwemt sneller en wisselt evenals *Cyclidium* zwemactiviteit af met rust. In stilstand worden de lange ciliën uitgespreid en de omvangrijke undulerende membraan vouwt uit en begint te wapperen. Met deze acties worden voedseldeeltjes, bacteriën en algjes, naar en in de celmond gebracht. Na enige tijd volgt dan weer een snelle verplaatsing. Voedselvererving is er alleen in stilstand.

Pleuronema is meer eivormig dan *Cyclidium*.

De bolronde macronucleus ligt centraal. De contractiele vacuole ligt in de achterste helft van de cel.

Lengte 50 tot 100 μm

Ref. internet:

<http://starcentral.mbl.edu/microscope/>

<http://www.nies.go.jp/chiiki1/protoz/identi-c.htm>

Tetrahymena

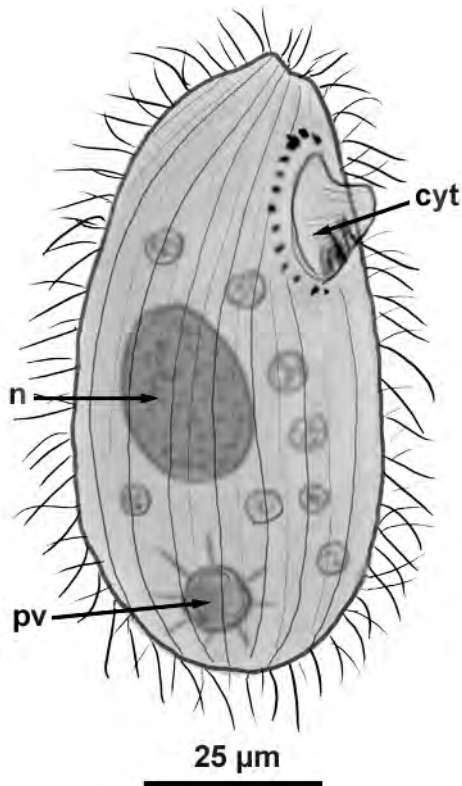
Subclass Hymenostomatia Delage & Hérourard, 1896 - hymenostome ciliates

Order HymenostomatidaTM Delage & Hérourard, 1896

Suborder Tetrahymenina Fauré-Fremiet in Corliss, 1956

Family TetrahymenidaeTM Corliss, 1952

Genus TetrahymenaTM Furgason, 1940



Tetrahymena behoort met Paramecium tot de meest bekende ciliaten. Beide organismen zijn makkelijk in grote hoeveelheden te kweken hetgeen zeker heeft bijgedragen tot populariteit als laboratoriumdieren.

Tetrahymena is een ei- tot peervormige, bacterie-etende ciliaat die voorkomt in voedselrijk, verontreinigd en enigszins zuurstofarm water. In het mondveld liggen drie membranen, in samenwerking met een undulerende membraan wordt hiermee voedsel naar binnen gewapperd.

De bolronde macronucleus ligt centraal. De contractiele vacuole ligt dichtbij het achtereinde van de cel.

Lengte 60 tot 100 μm

Ref. internet:

<http://starcentral.mbl.edu/microscope/>

<http://www.nies.go.jp/chiiki1/protoz/identi-c.htm>

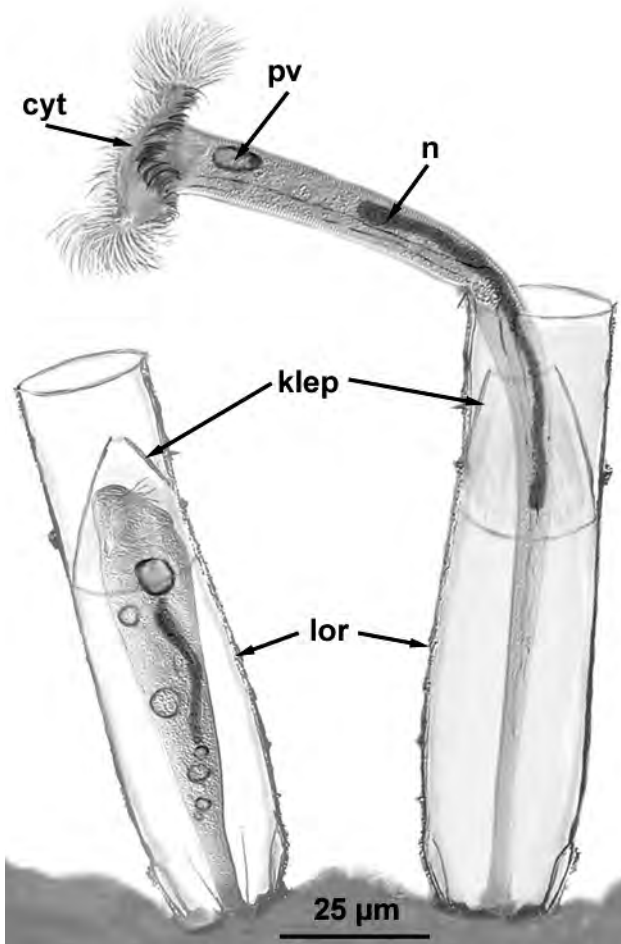
Thuricola

Subclass Peritrichia Stein, 1859

Order Sessilida Kahl, 1933

Family Vaginicolidae de Fromentel, 1874

Genus *Thuricola* Kent, 1881



Thuricola is misschien wel de meest bijzondere ciliaat. Hij behoort tot de peritrichen die alleen of met twee individuen in een kokertje of lorica leven. In de lorica is een klep, waarmee de lorica afgesloten wordt wanneer *Thuricola* zich terugtrekt. Als de cel zich uitstrekt duwt hij de klep open, het voorste deel van de cel met het mondveld komt naar buiten en het verzamelen van voedsel kan beginnen. Evenals andere peritriche ciliaten is *Thuricola* een “filter feeder”. De bewegingen van de membranellen rond de mond veroorzaken een draaikolk waarmee voedseldeeltjes naar en in de mond worden gebracht. De organisatie in de cel lijkt op die bij andere peritrichen: er is een centraal gelegen worstvormige kern en een contractiele vacuole dicht onder het mondveld.

Thuricola maakt zelf de lorica met klep, het is de enige ciliaat die zo’n ingenieus bouwsel maakt om zich tegen vijanden te beschermen.

Lengte lorica 100 tot 200 μm

Ref. internet:

<http://starcentral.mbl.edu/microscope/>

<http://www.nies.go.jp/chiiki1/protoz/identi-c.htm>

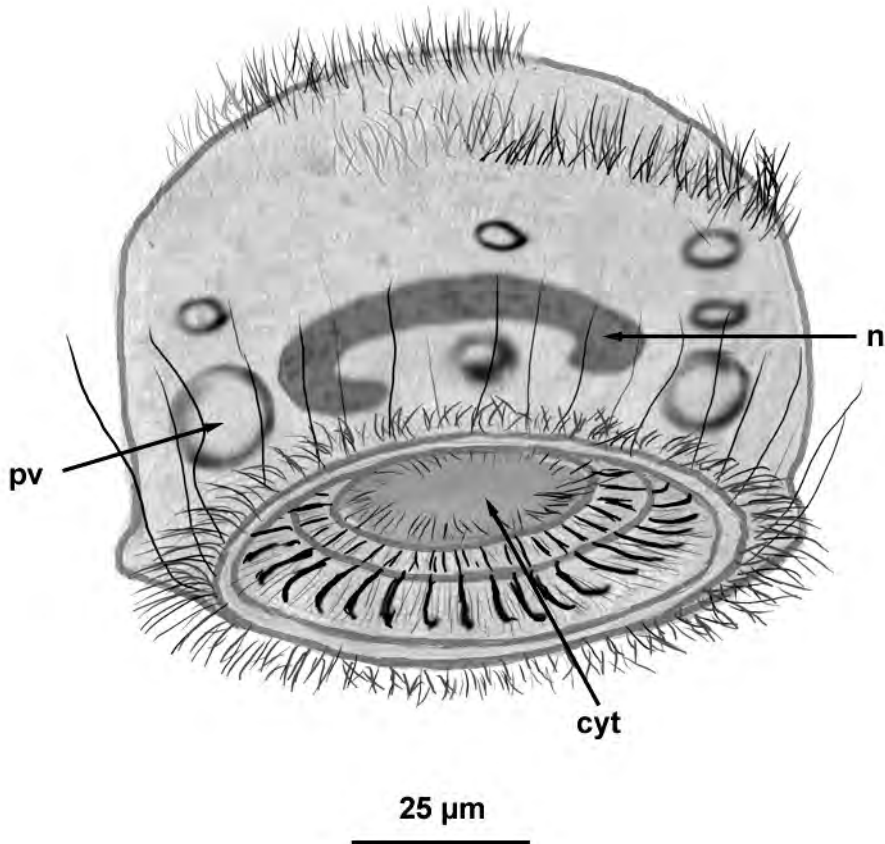
Trichodina

Subclass Peritrichia Stein, 1859

Order Mobilida Kahl, 1933

Family Trichodinidae Claus, 1874

Genus *Trichodina*TM Ehrenberg, 1830



Trichodina is een vrijlevende peritriche ciliaat, die enigszins lijkt op een larve of telotroch van een peritrich als *Vorticella*. Zowel aan de voorzijde als achterzijde zijn kransen van ciliën. Er is een centraal gelegen worstvormige kern en een contractiele vacuole dicht bij het mondveld.

Trichodina leeft als ectoparasiet op, onder andere, *Hydra*.

Lengte 50 tot 75 μm

Ref. internet:

<http://starcentral.mbl.edu/microscope/>

<http://www.nies.go.jp/chiiki1/protoz/identi-c.htm>

Urocentrum

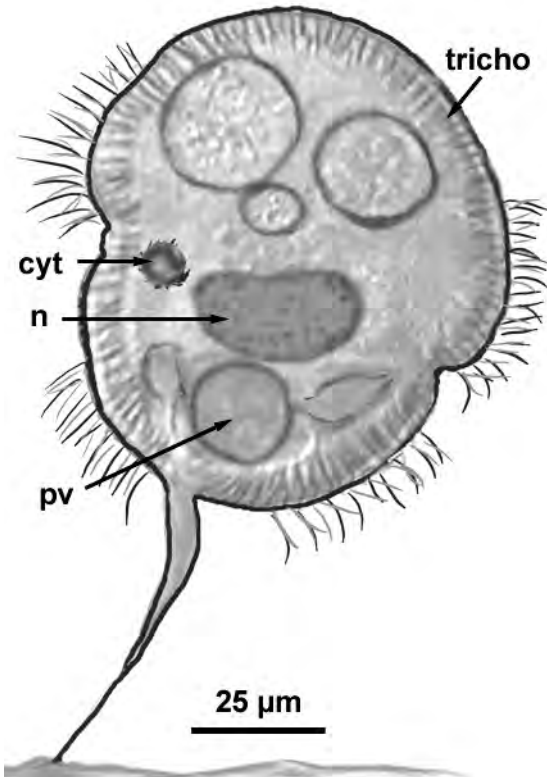
Subclass Peniculia Fauré-Fremiet in Corliss, 1956

Order PeniculidaTM Fauré-Fremiet in Corliss, 1956

Suborder Parameciina Jankowski in Small & Lynn, 1985

Family Urocentridae Claparède & Lachmann, 1858

Genus UrocentrumTM Nitzsch, 1827



Urocentrum is door uiterlijk, maar vooral door gedrag nauwelijks te verwarren met andere ciliaten. De cel beweegt met grote snelheid tollend door het water; waarbij vaak het dikke caudale cilium als enige goed te zien is. Het cellichaam is ter hoogte van de equator ingesnoerd. Boven en onder de equator ligt een brede band met ciliën. In de buurt van de equator en aan de voorkant van de cel zijn geen ciliën. In de gehele celcortex zijn trichocysten zichtbaar. In dit opzicht lijkt Urocentrum op Paramecium.

De celmond ligt in de buurt van de equator. De grote contractiele vacuole met opvallende aanvoerkanalen ligt dichtbij het caudale cilium.

De macronucleus ligt centraal in het cellichaam.

Urocentrum is een bacterie-eter van het voedselrijke, enigszins zuurstofarme water.

Lengte 50 tot 100 μm

Ref. internet:

<http://starcentral.mbl.edu/microscope/>

<http://www.nies.go.jp/chiiki1/protoz/identi-c.htm>

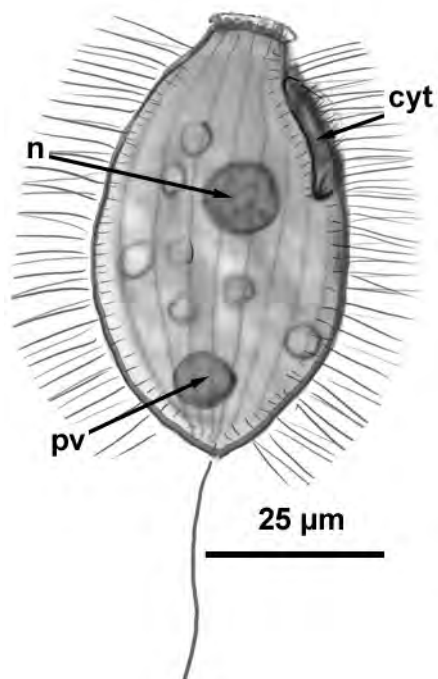
Uronema

Subclass Scuticociliatia (Small, 1967)

Order Philasterida Small, 1967

Family Uronematidae Thompson, 1964

Genus UronemaTM Dujardin, 1841



Uronema is een kleine ellipsoïd-vormige ciliaat, met een opvallend lang caudaal cilium. Volgens sommige onderzoekers fungeert dit cilium als een tastzintuig. In de voorste helft van de cel ligt de celmond, met daar in een goed zichtbare undulerende membraan. De macronucleus ligt centraal in de cel en de contractiele vacuole is caudaal gelegen.

Het cellichaam is met uitzondering van de platte voorzijde homogeen bezet met ciliën. Uronema is een bacterie-eter. Hij komt voor in enigszins zuurstofarm, verontreinigd water.

Lengte 30 tot 50 μm

Ref. internet:

<http://starcentral.mbl.edu/microscope/>

<http://www.nies.go.jp/chiiki1/protoz/identific.htm>

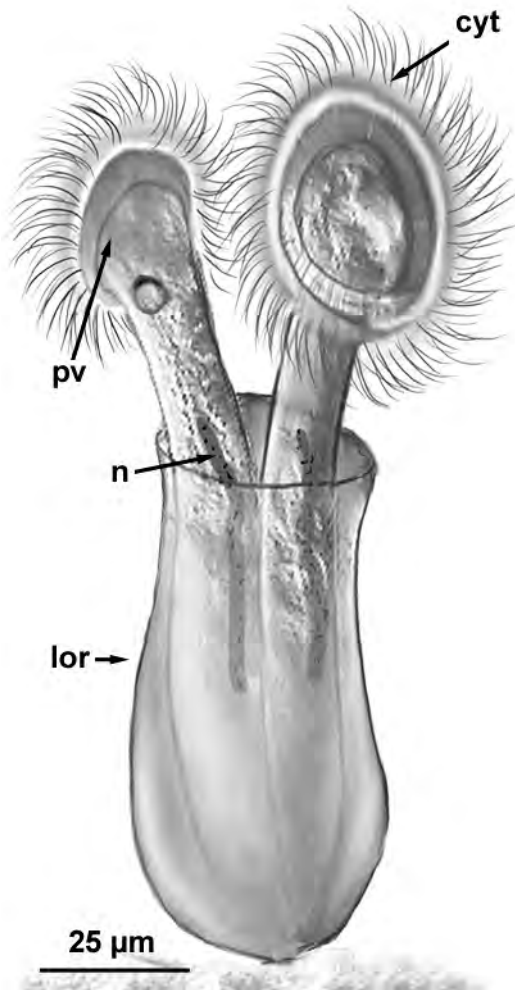
Vaginicola

Subclass Peritrichia Stein, 1859

Order Sessilida Kahl, 1933

Family Vaginicolidae de Fromentel, 1874

Genus *Vaginicola*TM Lamarck, 1816



Vaginicola behoort tot ciliaten, die meestal met twee individuen vastgehecht in een omhulsel leven. Het omhulsel, de lorica, is doorzichtig en wordt door de cellen geproduceerd. Door zich te verkorten verdwijnen de cellen in de lorica. De ciliën-kraans is dan naar binnen gevouwen en er wordt geen voedsel verzameld. Na enige tijd strekken de cellen zich uit en het mondveld komt buiten de lorica, vervolgens vouwen de ciliënkranen uit en het verzamelen van voedsel kan beginnen. *Vaginicola* is een effectieve “filterfeeder”, die behalve bacteriën vooral veel kleine algjes verzameld, zoveel zelfs dat het cellichaam geheel groen lijkt.

Vaginicola heeft alleen rond het mondveld ciliën. De langwerpige macronucleus ligt centraal in de cel. De contractiele vacuole ligt dicht onder het mondveld.

Lengte lorica 80 tot 120 µm

Ref. internet:

<http://starcentral.mbl.edu/microscope/>

<http://www.nies.go.jp/chiiki1/protoz/identi-c.htm>

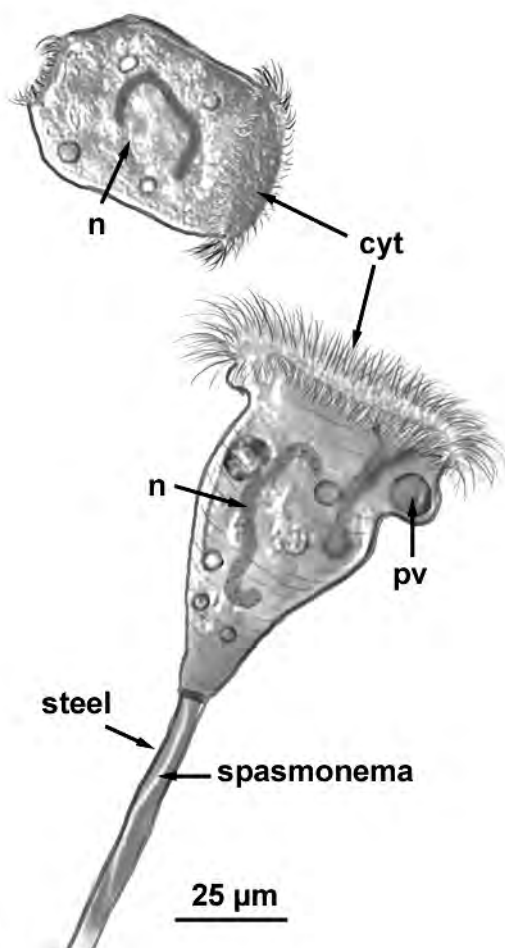
Vorticella

Subclass Peritrichia Stein, 1859

Order Sessilida Kahl, 1933

Family Vorticellidae Ehrenberg, 1838

Genus *Vorticella*TM Linnaeus, 1767



Vorticella leeft meestal sessiel, via een steel vastgehecht aan een substraat. In ongunstige omstandigheden maakt het cellichaam zich los van de steel en begint een vrijzwemmend bestaan. Ook bij deling ontstaat een vrijzwemmend individu (larve of telotroch genoemd; links boven in de figuur) dat na enige tijd op een geschikte plaats vasthecht. De telotroch heeft ciliën rond het mondveld, maar ook een ciliënkrans aan de achterzijde van de cel. De steel bevat een spasmonema dat zich kan verkorten met een snelheid van wel 8 cm per seconde! Met de snelle contractie kan de cel wellicht een aanval door een predator vermijden.

De cel heeft een opvallend langgerekte, worstvormige macronucleus.

De contractiele vacuole ligt dicht onder het mondveld. Vorticella is een buitengewoon effectieve “filter feeder” die in verontreinigd water kan leven.

Lengte klok 50 tot 150 μm

Ref. internet:

<http://starcentral.mbl.edu/microscope/>

<http://www.nies.go.jp/chiiki1/protoz/identi-c.htm>

Heterotrichea



Het cellichaam van *Heterotrichea* kan buitengewoon snel verkorten van een langgerekte tot een bijna bolronde cel. Het omgekeerde, de verandering van bolrond naar langgerekt gaat veel langzamer.

Er zijn soorten die een sessiel leven (vastgehecht aan een substraat) afwisselen met een vrijzwemmende leefwijze, anderen zijn altijd vrijzwemmend. De meeste komen voor in niet al te schoon water.

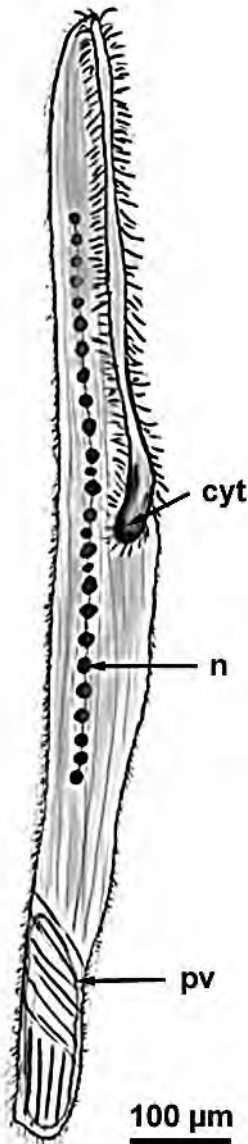
De *Heterotrichea* zijn de enige ciliaten waarbij deling van de macronucleus tot stand komt door microtubuli die buiten de kern gelegen zijn. Bij de meeste ciliaten (de *Intramacronucleata*) liggen microtubuli die betrokken zijn bij deling van de macronucleus in de kern. Bij andere ciliaten, zoals de *Karyorelictea*, deelt de macronucleus nooit. Ciliaten vertonen dus aanzienlijke verschillen in de manieren waarop de macronucleus gevormd wordt. De oorzaken, voordelen, nadelen en mechanismen die met de verschillende strategieën van kernvermeerdering samenhangen, zijn nog onbekend.

Spirostomum

Order HeterotrichidaTM Stein, 1859 - heterotrichs

Family Spirostomidae Stein, 1867

Genus SpirostomumTM Ehrenberg, 1833



Wegens z'n langgerekte, cilindrische celvorm zou men Spirostomum wellicht verwarren met een worm, maar anders dan een worm zwemt Spirostomum afwisselend voor en achteruit. Af en toe contraheert de cel, soms wel tot een kwart van z'n maximale lengte. De verkortingssnelheid kan wel 120 mm per seconde zijn! Aan het uiteinde van de cel ligt een grote vacuole die bij celcontractie wordt leeggedrukt. In gecontraheerde toestand is goed te zien dat de ciliën spiraalgewijs over het gehele celoppervlak gerangschikt zijn.

Het mondveld loopt vanaf de voorkant tot de mondopening, in het midden van de cel. De macronucleus ziet eruit als een lang kralensnoer.

Spirostomum leeft in een bacterie-rijke omgeving, en wordt daar soms in grote hoeveelheden dichtbij elkaar aangetroffen. Behalve bacteriën eet Spirostomum ook kleine alges.

Lengte 300 tot 4000 μm .

Ref. internet:

<http://starcentral.mbl.edu/microscope/>

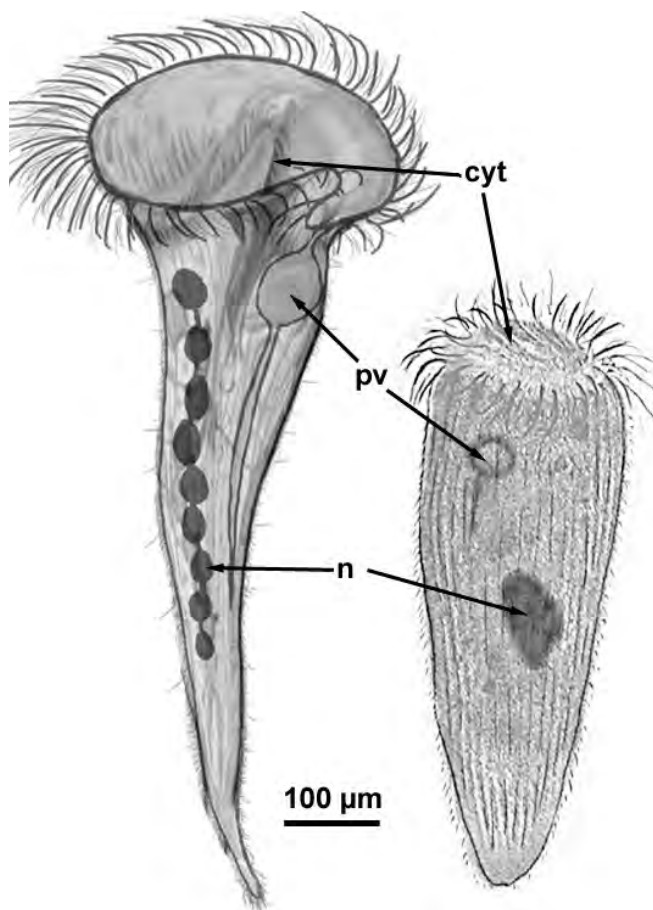
<http://www.nies.go.jp/chiiki1/protoz/identific.htm>

Stentor

Order HeterotrichidaTM Stein, 1859 - heterotrichs

Family Stentoridae Carus, 1863

Genus StentorTM Oken, 1815



Stentor behoort tot de bekendste en makkelijk herkenbare ciliaten. Dat komt waarschijnlijk niet alleen door de grote afmeting maar ook omdat veelvoorkomende soorten van het geslacht Stentor fraai gekleurd zijn. Bijvoorbeeld *S. coeruleus* is blauw en *S. igneus* rose en *S. polymorphus* is groen vanwege de grote hoeveelheid naar binnen geslokte algen waarmee *S. polymorphus* in symbiose leeft. Stentor is meestal vastgehecht aan een substraat, maar naast de sessiele vorm (links) wordt Stentor ook vrijzwemmend aangetroffen (rechts). De bewegingen van de membranellen in het mondveld zijn zo gecoördineerd dat er een draaikolk ontstaat waardoor voedseldeeltjes de mond in worden gezogen.

De membranellen in het mondveld zijn opvallend groter dan de somatische ciliën, die in rijen over de rest van het oppervlak liggen. De macronucleus lijkt een lang kralensnoer. De contractiele vacuole heeft één, soms twee lange verzamelkanalen.

Corticale blaasjes in *S. coeruleus* bevatten een blauw-groen pigment: Stentorine. Het is een giftige stof die bij een aanval door een predator vrij komt en de predator afschrikt of zelfs kan doden.

Lengte 300 tot 1000 μm .

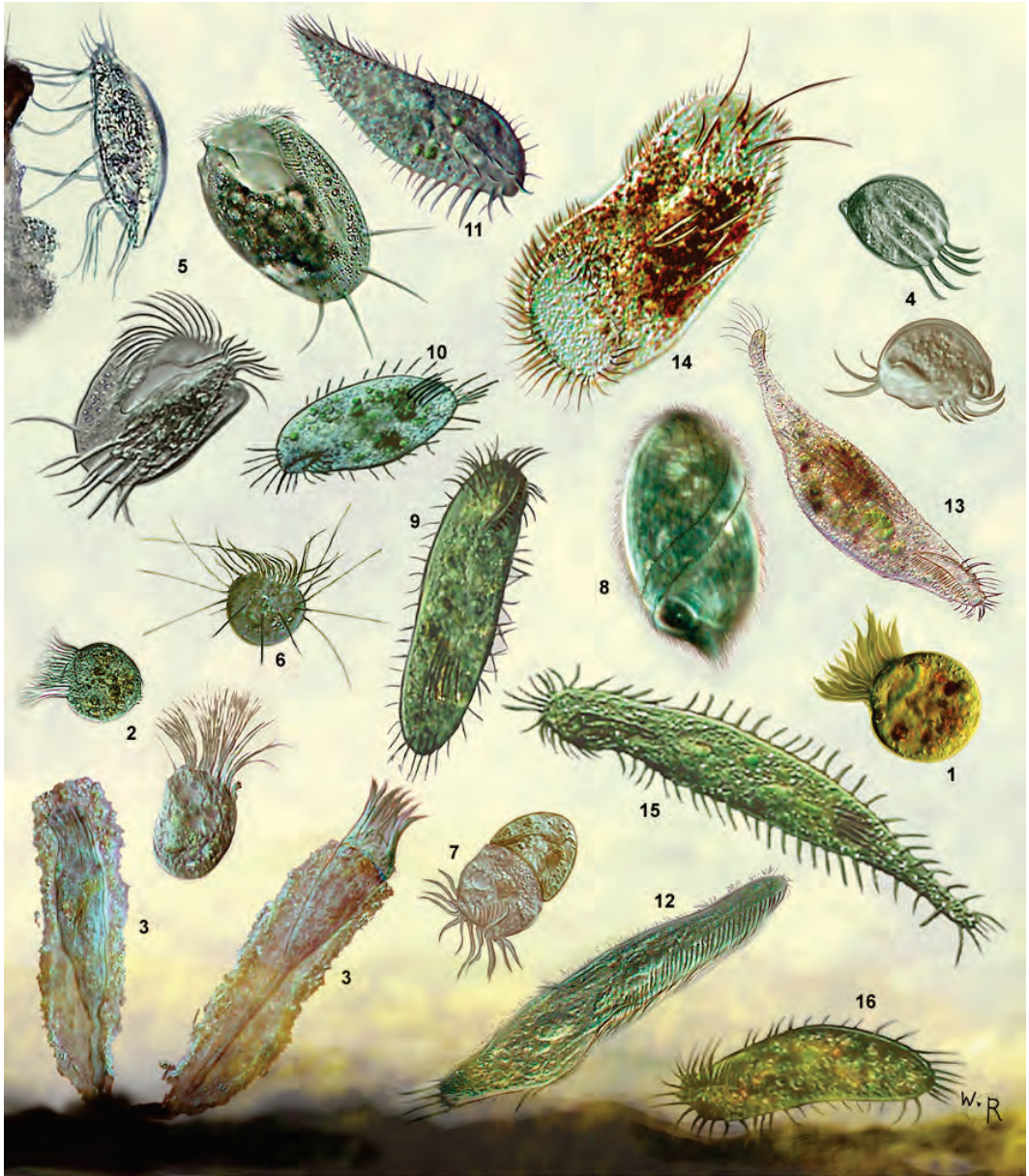
Ref. internet:

<http://starcentral.mbl.edu/microscope/>

<http://www.nies.go.jp/chiiki1/protoz/identi-c.htm>

≠ Miyake A.1; Harumoto T.2; Iio H.1. 2001. Defence function of pigment granules in *Stentor coeruleus*. *European Journal of Protistology*, 37, 77-88.

Spirotrichea



- | | | | |
|-------------------|---------------|-----------------|------------------|
| 1 Strobilidium | 5 Euplotes | 9 Holosticha | 13 Strongylidium |
| 2 Strombidinopsis | 6 Halteria | 10 Oxytricha | 14 Stylonychia |
| 3 Tintinnidium | 7 Strombidium | 11 Paruroleptus | 15 Urosoma |
| 4 Aspidisca | 8 Brachonella | 12 Stichotricha | 16 Urostyla |

Spirotrichea hebben opvallende grote membranellen (gefuseerde ciliën) langs de linker zijde van het mondveld. Verspreid over het cellichaam zijn er cirren, soms gerangschikt in rijen of spiralen, soms in een onregelmatig patroon en in enkele gevallen zijn cirren geheel afwezig. Bij een aantal Spirotriche ciliaten, de Hypotrichia, zijn er alleen cirren aan de ventrale zijde, dat is de kant waar het mondveld ligt. De membranellen rond het mondveld en de cirren dienen voor de voortbeweging maar ze worden ook gebruikt bij het vangen van een prooi.

Onder de Spirotrichen komen soorten voor die een vastzittend leven in een lorica leiden. Het zijn de enige ciliaten waarvan betrekkelijk veel fossiel materiaal is gevonden.

De groep is zo heterogeen in uiterlijk dat het de vraag is of de klasse niet opgesplitst moet worden.

Aspidisca

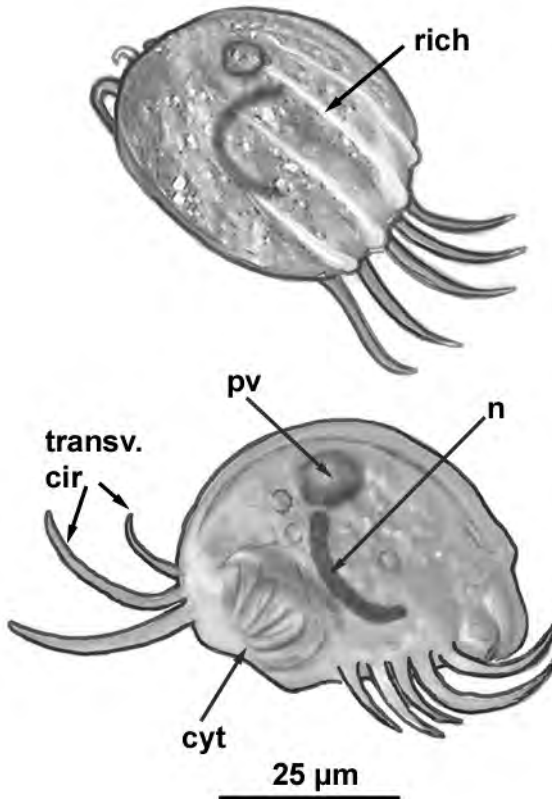
Subclass Hypotrichia Stein, 1859

Order Euplotida Small & Lynn, 1985

Suborder EuplotinaTM Small & Lynn, 1985

Family Aspidiscidae Ehrenberg, 1838

Genus AspidiscaTM Ehrenberg, 1831



Aspidisca is een kleine vrij-levende ciliaat, die soms zwemt maar meestal over substraten loopt. Hiervoor gebruikt hij cirri, die zoals bij alle Hypotrichen, slechts aan de ventrale zijde voorkomen. Aspidisca is goed herkenbaar aan de richels die van voor naar achter over de dorsale kant van cel verlopen.

Het is een bacterie-eter maar soms worden ook kleine alges geconsumeerd. Hij komt voor in verontreinigd water. Als Aspidisca aanwezig is in actief slib van waterzuiveringsinstallaties wordt dat gezien als aanwijzing dat het zuiveringsproces goed verloopt en stabiel is.

De worstvormige macronucleus ligt centraal in de cel. De contractiele vacuule ligt dorsaal.

Lengte 30 tot 60 µm.

Ref. internet:

<http://starcentral.mbl.edu/microscope/>

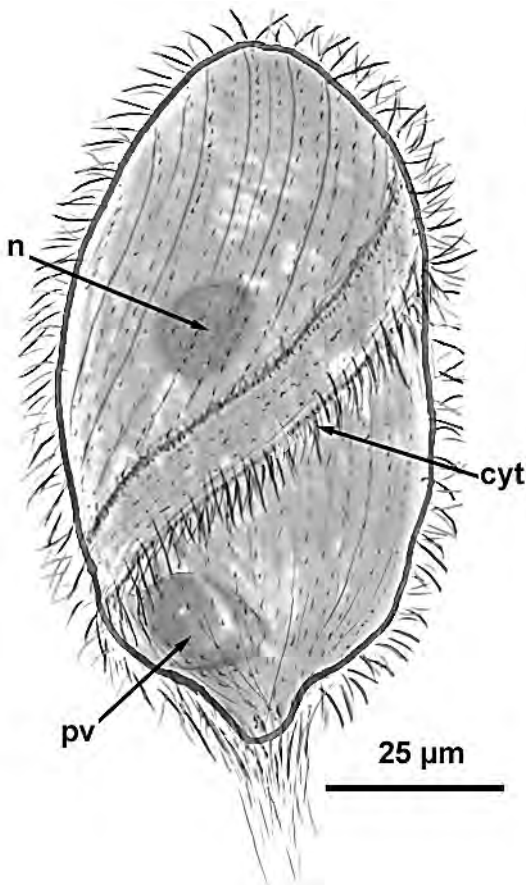
<http://www.nies.go.jp/chiiki1/protoz/identi-c.htm>

Brachonella

Order Armophorida Jankowski, 1964

Family Metopidae Kahl, 1927

Genus Brachonella Jankowski, 1964



Brachonella heeft een uiterlijk, dat opvalt door de spiraalvormige membranellenkrans rond de celmond.

Cilën zijn gelijkmatig over het celoppervlak verdeeld en zijn gelijk van lengte met uitzondering van de ciliën aan de achterkant, die iets langer zijn en in een staartvormige bundel liggen.

De bolronde macronucleus ligt centraal in de cel. De contractiele vacuole ligt bij het caudale einde.

Brachonella is een ciliaat van het stilstaande voedselrijke water met veel bacteriën.

Lengte 80 tot 150 μm.

Ref. internet:

<http://starcentral.mbl.edu/microscope/>

<http://www.nies.go.jp/chiiki1/protoz/identi-c.htm>

Euplotes

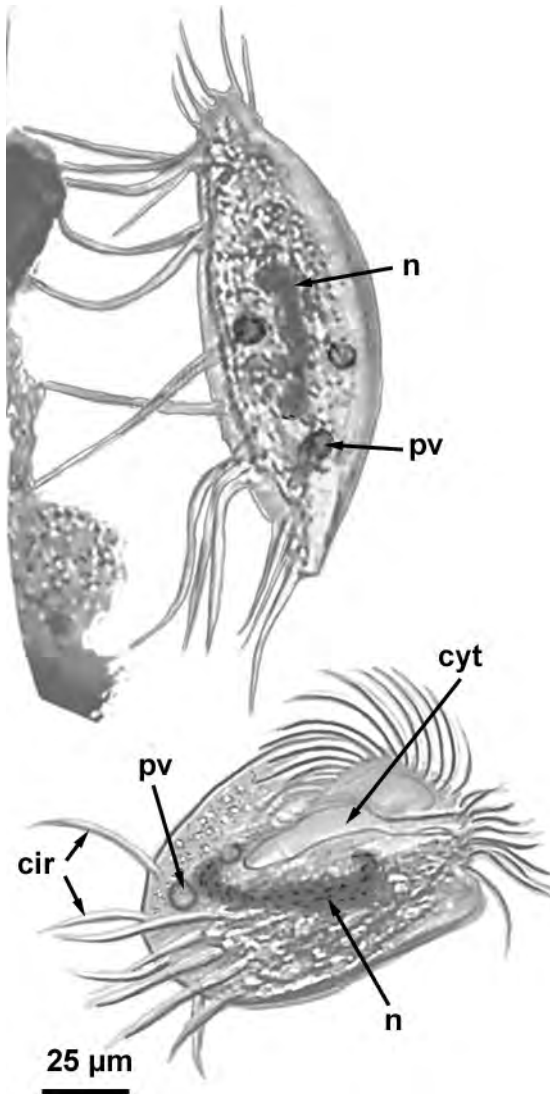
Subclass Hypotrichia Stein, 1859

Order Euplotida Small & Lynn, 1985

Suborder EuplotinaTM Small & Lynn, 1985

Family EuplotidaeTM Ehrenberg, 1838

Genus EuplotesTM Ehrenberg, 1830



Euplotes is een platte, hypotriche ciliaat met als typisch hypotrich kenmerk dat de cirren voor voortbeweging allemaal aan de ventrale, orale zijde liggen. Er zijn 9 of 10 ventrale en 5 ventro-caudale cirri (figuur boven: Euplotes gezien van lateraal; onder: van ventraal). Door dit patroon van cirri is Euplotes te onderscheiden van andere hypotrichen zoals Stylonychia. Over de dorsale zijde lopen richels van voor naar achteren. Het mondgebied is groot en breed aan de voorzijde en smal van achteren. Rond de mond ligt een krans van membranellen. Een stof, afgescheiden door predators zoals Lembadion, induceert in Euplotes een vormverandering waardoor Euplotes een minder makkelijk prooidier wordt. Vormverandering vereist reorganisatie van het cytoskelet en vorming van nieuwe eiwitten. Deze processen kunnen dankzij intensieve activiteiten in de macronucleus van Euplotes zeer snel verlopen (Kush en Kuhlmann, 1994).

Euplotes leeft van bacteriën en algjes.

De gebogen, worstvormige macronucleus ligt centraal. De contractiele vacuule ligt aan de achterzijde.

Lengte 80 tot 150 μm .

Ref. internet:

<http://starcentral.mbl.edu/microscope/>

<http://www.nies.go.jp/chiiki1/protoz/identi-c.htm>

Kush & Kuhlmann, 1994. Archiv Hydrobiol. 130, 257-267.

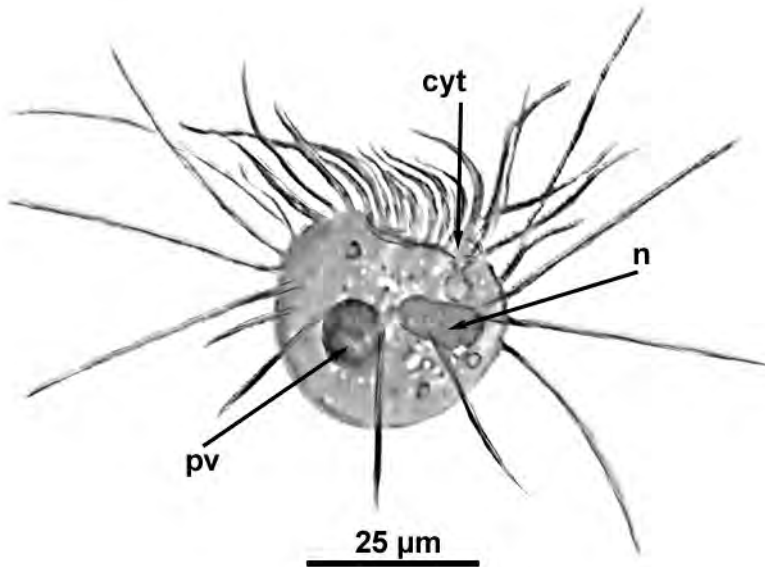
Halteria

Subclass Oligotrichia Bütschli, 1887

Order Halteriida Petz & Foissner, 1992

Family HalteriidaeTM Claparède & Lachmann, 1858

Genus HalteriaTM Dujardin, 1841



Een karakteristiek gedrag van Halteria is de afwisseling van rust met snelle verplaatsingen, het lijkt op springen, maar dan onder water. Morfologisch is deze kleine, bolronde ciliaat te herkennen aan de 7 tot 10 lange cirri die vanaf de equatoriale zone uitsteken. De activiteiten van de membranellen rond de celmond, zorgen voor zowel de voortbeweging als het verzamelen van voedsel. De frekwentie waarmee de membranellen bewegen (100 tot 250 Hz) behoort tot de hoogste die bij ciliaten is waargenomen (Ueyama et al., 2005). Dit resulteert in een zo krachtige voortbewegingsactiviteit, dat Halteria in staat is om weg te zwemmen uit de maalstroom rond de celmond van Stentor; de meeste kleine ciliaten of flagellaten lukt zoiets niet.

De membranellen van Halteria zijn aan het eind vaak enigszins gerafeld of vertakt, hun bewegingen veroorzaken een draaikolk waarin voedseldeeltjes, meestal niet groter dan 5 μm , naar de mond gezogen worden. De macronucleus ligt centraal in de cel, de contractiele vacuole ligt iets meer naar achteren.

Lengte 30 tot 50 μm .

Ref. internet:

<http://starcentral.mbl.edu/microscope/>

<http://www.nies.go.jp/chiiki1/protoz/identi-c.htm>

Ueyama et al. 2005. Cell Motil Cytoskeleton 60: 214 - 221.

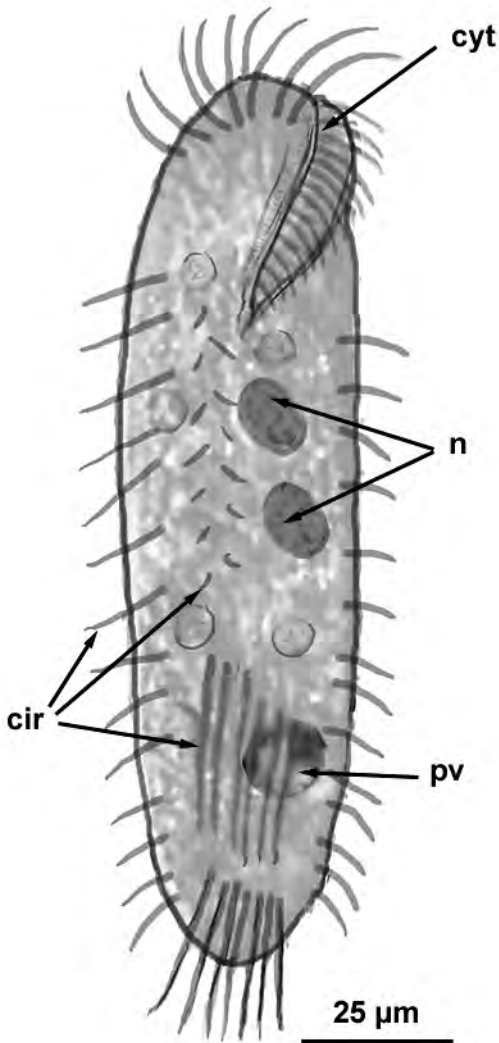
Holosticha

Subclass Stichotrichia Small & Lynn, 1985

Order Urostylida Jankowski, 1979

Family UrostylidaeTM Bütschli, 1889

Genus Holosticha Wrzesniowski, 1877



Holosticha is een cilindervormige ciliaat. Behalve door z'n celvorm, valt Holosticha op door de verdeling van cirren aan de ventrale zijde: er is een groep van cirren die aan de achterkant uitsteken, een groep die iets meer naar voren ligt en er zijn twee rijen van cirren die vanaf de mondopening tot ongeveer halverwege de cel in een zigzagpatroon georganiseerd zijn. Daarnaast zijn er nog cirren die aan beide zijkanten van de cel iets uitsteken. Het adoralegebied strekt zich in lengte uit over ongeveer een derde van de cel.

Vaak zijn er meerdere macronuclei, ze liggen op een rij in het midden van de cel.

De contractiele vacuole is meer caudaal gelegen.

Holosticha is een bacterie-eter en leeft vooral op rottend bladafval.

Lengte 200 tot 300 μm .

Ref. internet:

<http://starcentral.mbl.edu/microscope/>

<http://www.nies.go.jp/chiiki1/protoz/identific.htm>

Oxytricha

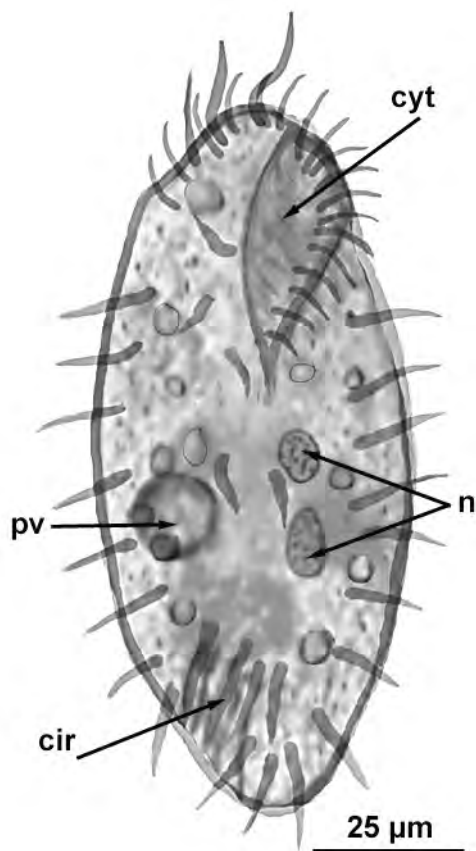
Subclass Stichotrichia Small & Lynn, 1985

Order Sporadotrichida Fauré-Fremiet, 1961

Family Oxytrichidae Ehrenberg, 1838

Subfamily OxytrichinaeTM Jankowski

Genus OxytrichaTM Bory de Saint-Vincent in Lamouroux et al., 1824



Oxytricha is een dorso-ventraal afgeplatte en buigzame ciliaat. De ventrale zijde is plat en heeft een karakteristieke verdeling van cirren: 8 cirren in de voorste helft van de cel, 5 cirren aan de achterzijde en aan beide zijkanten een variabel aantal cirren. Aan de enigszins gebolde dorsale zijde zijn geen cirren.

Meestal zijn er twee macronuclei, beide liggen centraal in de cel. De contractiele vacuole ligt niet ver van de macronuclei. Zoals de meeste ciliaten in deze groep, consumeert Oxytricha bacteriën en kleine alges.

Oxytricha is een veel gebruikt organisme in het moleculair biologisch onderzoek van telomeren in de macronuclei.

Lengte 200 tot 250 μm .

Ref. internet:

<http://starcentral.mbl.edu/microscope/>

<http://www.nies.go.jp/chiiki1/protoz/identific.htm>

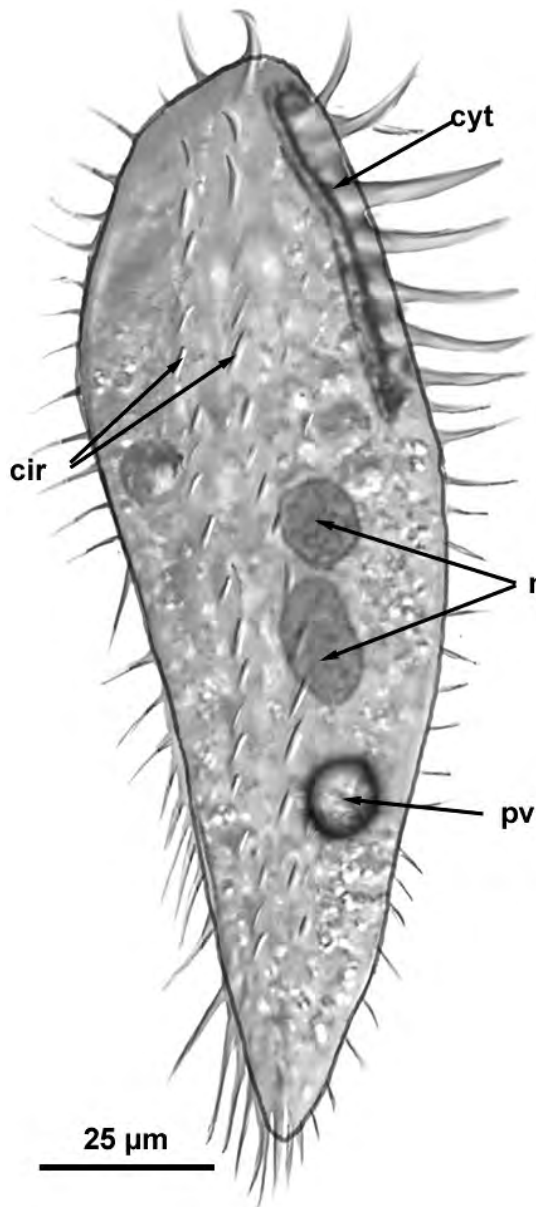
Paruroleptus

Subclass Stichotrichia Small & Lynn, 1985

Order Urostylida Jankowski, 1979

Family UrostylidaeTM Bütschli, 1889

Genus Paruroleptus Kahl, 1932



Paruroleptus is een langzaam zwemmende, en buigzame ciliaat. Hij is breed van voren en smal van achteren.

Aan de ventrale zijde liggen cirren in twee rijen. Langs beide laterale kanten liggen van voor tot achter cirren.

Frontale cirren en membranellen in het adoralegebied zijn opvallend groot.

Het adoralegebied strekt zich in de lengte uit over ongeveer een derde van de cel.

Er zijn meestal twee macronuclei, ze liggen centraal in de cel en er is één contractiele vacuole caudaal gelegen ten op zichte van de macronuclei.

Paruroleptus leeft in voedselrijk water. Hij consumeert bacteriën en kleine algjes.

n Lengte 150 tot 200 μm .

Ref. internet:

<http://starcentral.mbl.edu/microscope/>

<http://www.nies.go.jp/chiiki1/protoz/identi-c.htm>

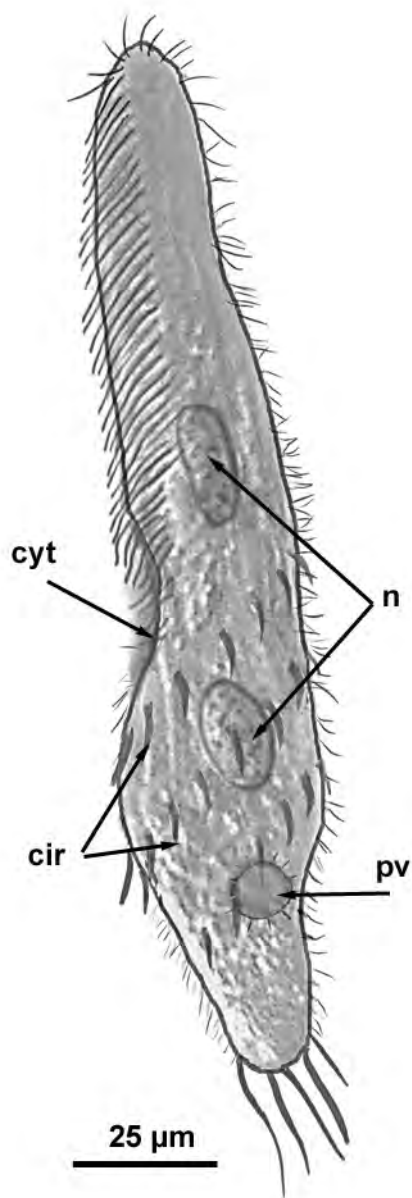
Stichotricha

Subclass Stichotrichia Small & Lynn, 1985

Order StichotrichidaTM Fauré-Fremiet, 1961

Family Spirofilidae von Gelei, 1929

Genus Stichotricha Perty, 1849



Stichotricha is een weinig buigzame ciliaat. Het voorste twee-derde deel, het adorale gebied, is vrij dun en smal en soms getordeerd. Het achterste derde deel is wat breder en dikker. Karakteristiek is de verdeling van de ventrale cirren, ze liggen in twee of drie rijen, die scheef georiënteerd zijn ten opzichte van de lengteas van de cel. De voorste, maar vooral de achterste cirren zijn opvallend groot.

Verder valt op de lange rij van grote membranellen in het adorale gebied.

Er zijn twee centraal gelegen macronuclei. De contractiele vacuole ligt dichtbij het caudale einde.

Lengte 150 tot 200 μm .

Ref. internet:

<http://starcentral.mbl.edu/microscope/>

<http://www.nies.go.jp/chiiki1/protoz/identi-c.htm>

Strobilidium

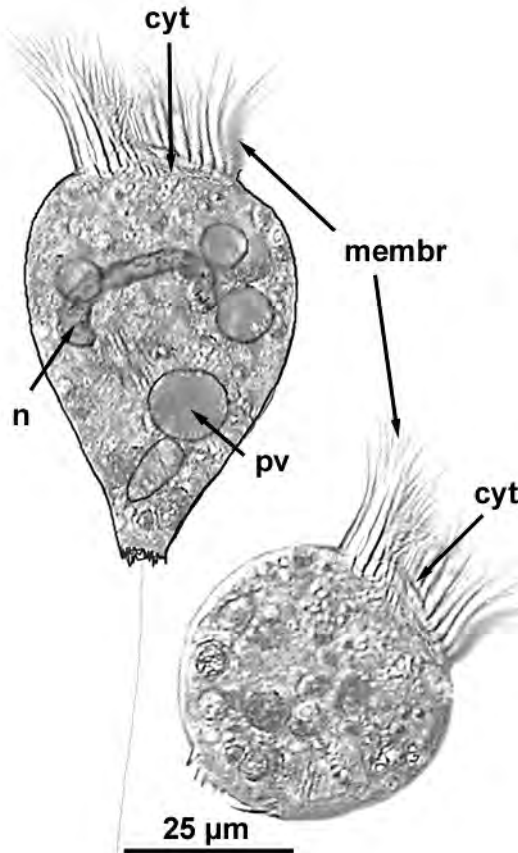
Subclass Choreotrichia Small & Lynn, 1985

Order ChoreotrichidaTM Small & Lynn, 1985

Suborder Strobilidiina Small & Lynn, 1985

Family StrobilidiidaeTM Kahl in Doflein & Reichenow, 1929

Genus StrobilidiumTM Schewiakoff, 1893



De peervormige Strobilidium behoort tot de snelste zwemmers onder de ciliaten. Er kunnen snelheden tot 1 mm per seconde bereikt worden! Niet zelden is Strobilidium via een dunne slijmdraad vastgehecht aan een substraat. In dat geval zwaait en slingert hij heen en weer, totdat de draadverbinding verbroken wordt en de cel zich pijlsnel verplaatst en elders vasthecht. Een krans van krachtig bewegende adorale membranellen zorgt zowel voor de beweging als voor de voedselvoorziening. Bewegingen van de membranellen veroorzaken een draaikolk waarin voedseldeeltjes, bacteriën, algen en Diatomeëen, naar het mondveld worden gebracht. De worstvormige macronucleus ligt centraal in de cel. De contractiele vacuule bevindt zich in de achterste helft van de cel.

Lengte 50 tot 70 µm.

Ref. internet:

<http://starcentral.mbl.edu/microscope/>

<http://www.nies.go.jp/chiiki1/protoz/identi-c.htm>

Strombidinopsis

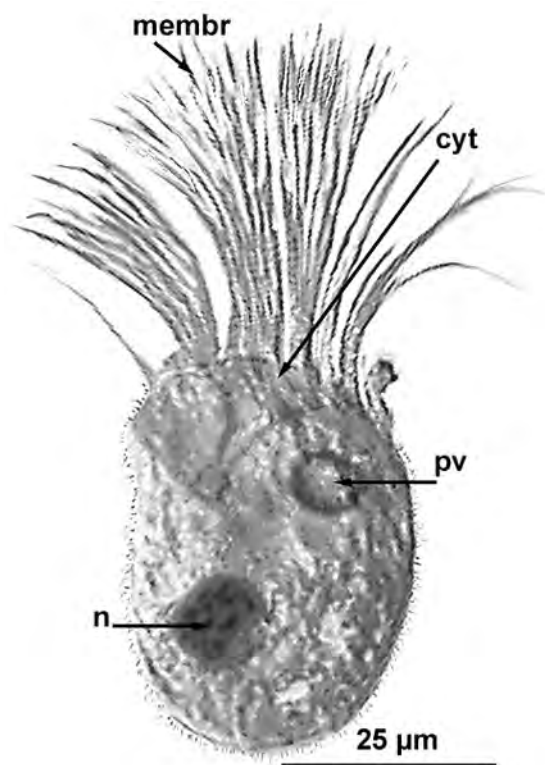
Subclass Choreotrichia Small & Lynn, 1985

Order ChoreotrichidaTM Small & Lynn, 1985

Suborder Strombidinopsina Small & Lynn, 1985

Family StrombidinopsidaeTM Small & Lynn, 1985

Genus StrombidinopsisTM Kent, 1881



Anders dan bij Strobilidium is er over het cellichaam van Strombidinopsis een min of meer gelijkmatige verdeling van korte ciliën. Deze somatische ciliën zijn niet erg beweeglijk en spelen geen rol bij de voortbeweging. De adorale krans van membranellen zorgt zowel voor voortbeweging als voor de voedselvoorziening. Door de bewegingen van de membranellen ontstaat een draaikolk waarin kleine voedseldeeltjes naar de mond worden gezogen.

De bolronde macronucleus ligt bij de achterkant van de cel. De contractiele vacuule ligt dicht bij het mondveld.

Strombidinopsis eet bacteriën, algen en Diatomeën.

Lengte 50 tot 80 μm.

Ref. internet:

<http://starcentral.mbl.edu/microscope/>

<http://www.nies.go.jp/chiiki1/protoz/identi-c.htm>

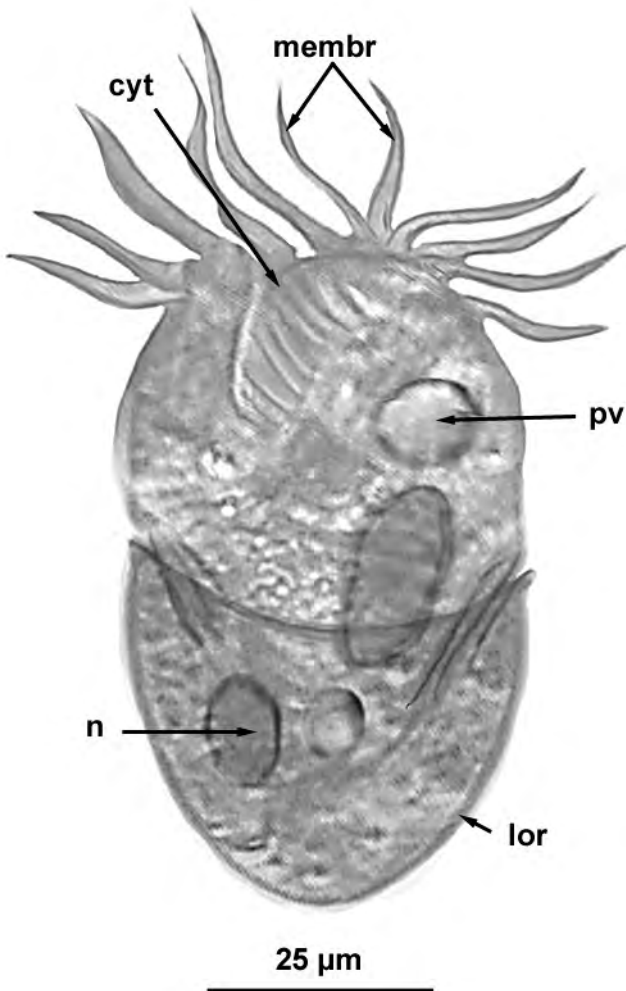
Strombidium

Subclass Oligotrichia Bütschli, 1887

Order Strombidiida Petz & Foissner, 1992

Family StrombidiidaeTM Fauré-Fremiet, 1970

Genus StrombidiumTM Claparède & Lachmann, 1858



Met de achterkant is Strombidium verzonken in een lorica. Daarmee is hij makkelijk te onderscheiden van andere kleine, min of meer bolvormige ciliaten met een adorale krans van membranellen. De membranellen verzorgen de voortbeweging en de voedselvoorziening. Door hun bewegingen ontstaat een draaikolk waarin voedsel in de mond wordt gezogen. De cel consumeert onder andere groenalgen, vaak zoveel dat de cel helemaal groen ziet. De algen blijven fotosynthetiseren zolang ze niet verteerd zijn. De producten van de fotosynthese zijn voedsel voor de ciliaat. De macronucleus ligt aan de achterzijde van de cel, de contractiele vacuole bevindt zich dicht bij het mondveld.

Lengte 50 tot 80 µm.

Ref. internet:

<http://starcentral.mbl.edu/microscope/>

<http://www.nies.go.jp/chiiki1/>

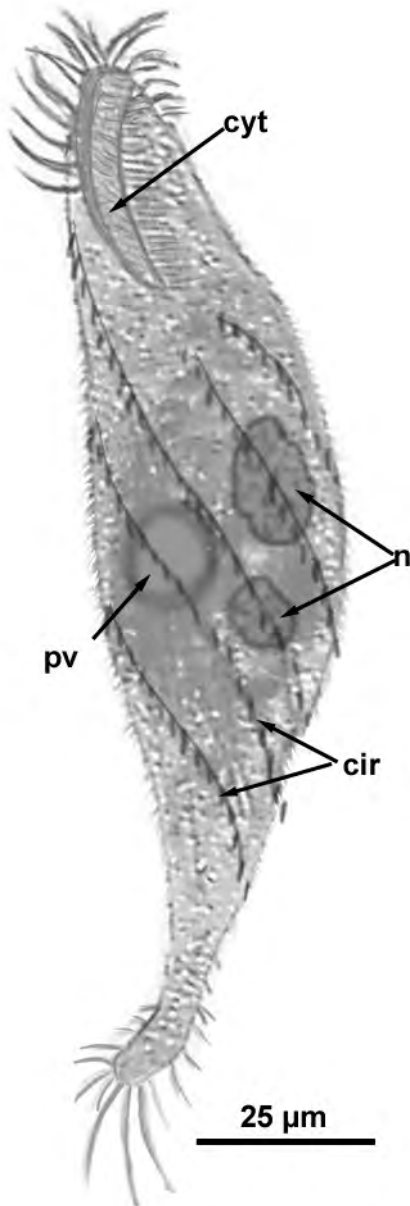
Strongylidium

Subclass Stichotrichia Small & Lynn, 1985

Order StichotrichidaTM Fauré-Fremiet, 1961

Family Spirofilidae von Gelei, 1929

Genus Strongylidium Sterki, 1878



Strongylidium is herkenbaar aan de spiraalgewijze rangschikking van cirren aan de ventrale zijde. Aan het caudale einde is de cel smal, er steken daar drie lange “staartcirren” uit. Kenmerkend is ook de afwezigheid van de groep lange, stijve cirren (transversale cirren) die we bij veel Stichotrichen aan treffen.

Het adorale veld met membranellen is niet langer dan een kwart cellengte.

Er zijn twee macronuclei, ze liggen centraal in de cel, dichtbij de contractiele vacuole.

Strongylidium eet bacteriën en algjes. Hij beweegt zich soepel zwemmend tussen waterplanten.

Lengte 200 tot 250 µm.

Ref. internet:

<http://starcentral.mbl.edu/microscope/>

<http://www.nies.go.jp/chiiki1/protoz/identi-c.htm>

Stylonychia

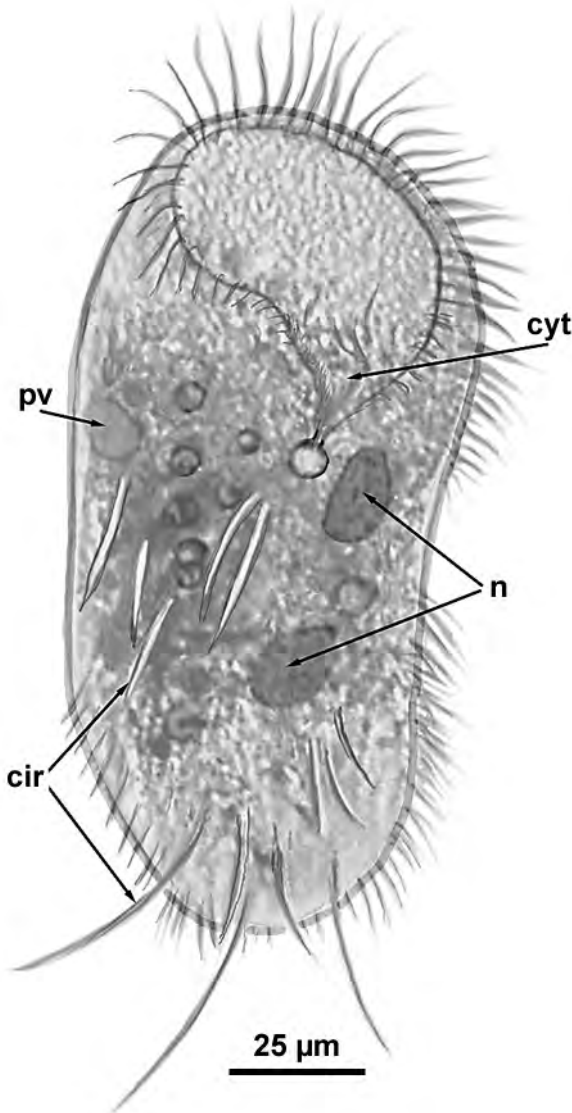
Subclass Stichotrichia Small & Lynn, 1985

Order Sporadotrichida Fauré-Fremiet, 1961

Family Oxytrichidae Ehrenberg, 1838

Subfamily Stylonychinae Berger & Foissner, 1997

Genus Stylonychia™ Ehrenberg, 1830



Stylonychia is een veelvoorkomende, niet-buigzame ciliaat, die door afmeting en karakteristiek uiterlijk goed herkenbaar is. Stylonychia is dorso-ventraal sterk afgeplat; aan de brede voorzijde is een breed mondveld met opvallend grote membranellen. Het mondveld strekt uit tot ongeveer halverwege de cel. Aan de achterzijde zijn 3 ver uitstekende stijve cirren. De twee macronuclei en de contractiele vacuole liggen centraal in de cel.

Stylonychia eet algen, bacteriën, Diatomeëen, kleine ciliaten en flagellaten.

Lengte 150 tot 300 μm .

Ref. internet:

<http://starcentral.mbl.edu/microscope/>

<http://www.nies.go.jp/chiiki1/protoz/identi-c.htm>

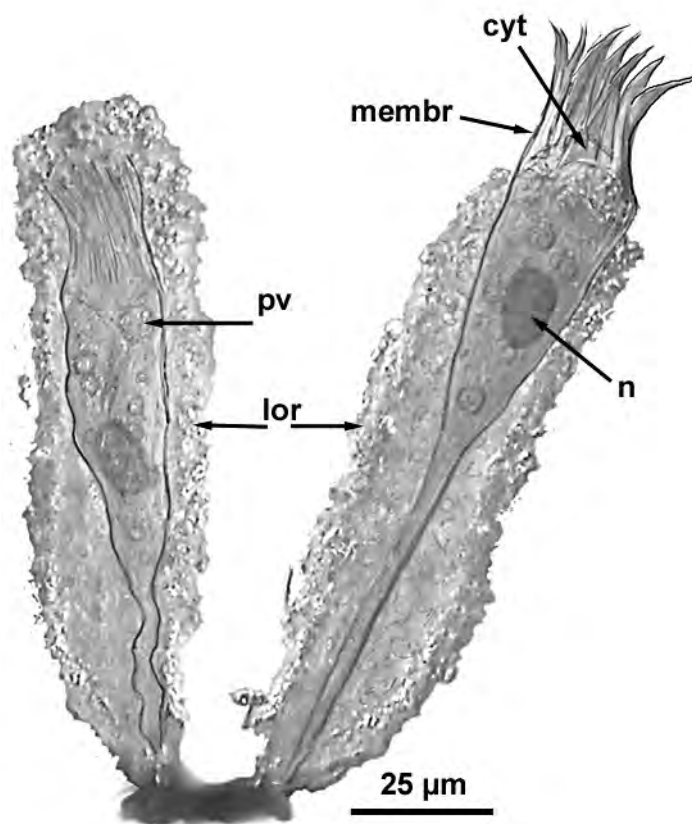
Tintinnidium

Subclass Choreotrichia Small & Lynn, 1985

Order Tintinnida Kofoed & Campbell, 1929

Family Tintinnidiidae Kofoed & Campbell, 1929

Genus TintinnidiumTM Kent, 1881



Tintinnidium kan vrijlevend voorkomen, maar meestal wordt hij aangetroffen in een gelatineuse lorica waaraan allerlei klein materiaal kleef. De lorica is daarom vaak weinig doorzichtig.

De ciliaat kan zich snel verkorten en is dan veilig voor vijanden verborgen in de lorica. Het uitstrekken gaat langzaam. Zodra het adorale veld buiten de lorica steekt spreiden de adorale membranellen. Door hun bewegingen ontstaat een draaikolk waarmee voedsel naar de mond wordt gebracht. De macronucleus ligt centraal in de cel; de contractiele vacuole ligt dicht onder het mondveld.

Van Tintinnidium zijn fossiele resten gevonden uit de boven-Juras en onder-Krijt-periode (Tappan en Loeblich, 1969), en misschien ook uit Ordovicium (440 miljoen jaar oud)

Lengte lorica 100 tot 200 µm.

Ref. internet:

<http://starcentral.mbl.edu/microscope/>

<http://www.nies.go.jp/chiiki1/protoz/identi-c.htm>

Tappan H. and Loeblich A.R. 1969. J. Paleontology 42, 1378-1394.

Urosoma

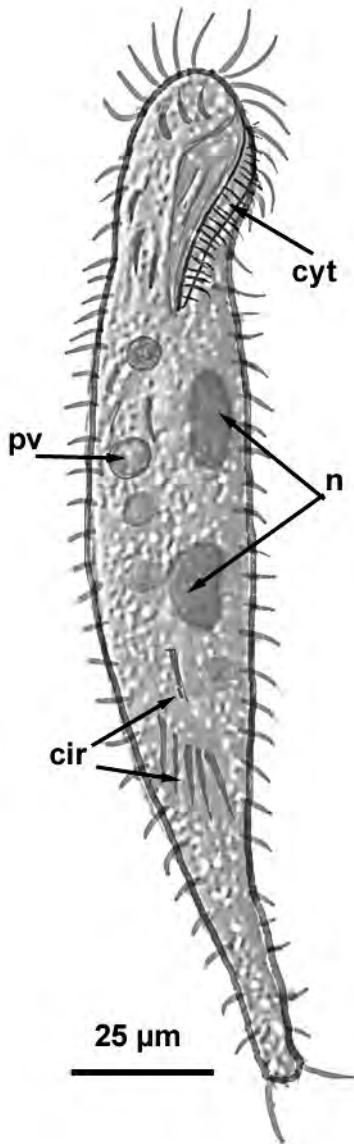
Subclass Stichotrichia Small & Lynn, 1985

Order Sporadotrichida Fauré-Fremiet, 1961

Family Oxytrichidae Ehrenberg, 1838

Subfamily OxytrichinaeTM Jankowski

Genus Urosoma Kowalewski, 1882



Urosoma is een buigzame ciliaat. Naar achteren wordt de cel slanker, zodat het lijkt of hij een staart heeft. Het adorale gebied met membranellen is vrij kort, niet langer dan een kwart cellengte. Aan beide laterale zijden ligt een rij van stijve korte cirren. Aan de achterzijde komen de rijen bij elkaar. Aan het uiteinde zijn geen lange uitstekende cirren. Aan de ventrale kant ligt, zoals bij de meeste Stichotrichen een groep van 5 tot 8 lange stijve cirren. Karakteristiek zijn de 8 verspreid liggende buikcirren. De ciliaat beweegt zich zwemmend over en kruipend tussen detritus.

Urosoma eet bacteriën en algen.

Er zijn twee macronuclei centraal in de cel; vlak daarbij ligt de contractiele vacuole.

Lengte 200 tot 300 µm.

Ref. internet:

<http://starcentral.mbl.edu/microscope/>

<http://www.nies.go.jp/chiiki1/protoz/identific.htm> Urostyla

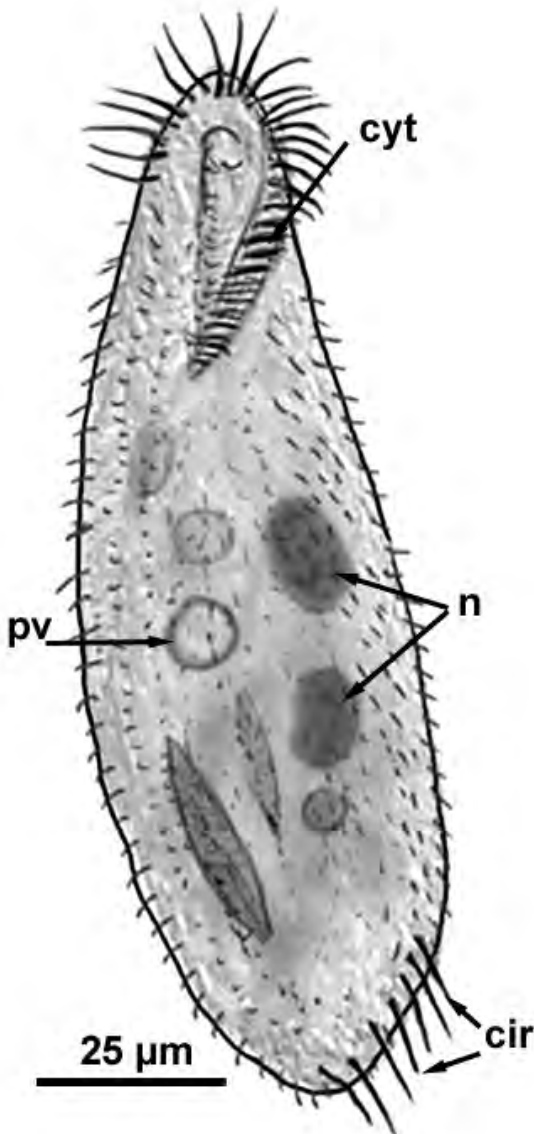
Urostyla

Subclass Stichotrichia Small & Lynn, 1985

Order Urostylida Jankowski, 1979

Family UrostylidaeTM Bütschli, 1889

Genus UrostylaTM Ehrenberg, 1830



Urostyla (in Duitsland Vielfusztierchen genoemd) heeft aan de ventrale en laterale zijden korte cirren, georganiseerd in 4 tot 12 rijen. Met deze cirren kruipt het dier over rottende bladeren en tussen detritus. Aan de voorzijde, bij het mondveld, liggen langere cirren, die gebruikt worden bij voedselopname. Bij enkele soorten zijn er aan de dorsale zijde dunne, flexibele cirren, die waarschijnlijk alleen een tast functie hebben. Zoals alle vertegenwoordigers van de Urostylidae is er nog een rij van lange, stijve cirren aan de buikzijde, in het achterste deel van de cel.

Urostyla eet bacteriën, groenalgen en Diatomeën. De voedselvacuolen zijn vaak groen gekleurd.

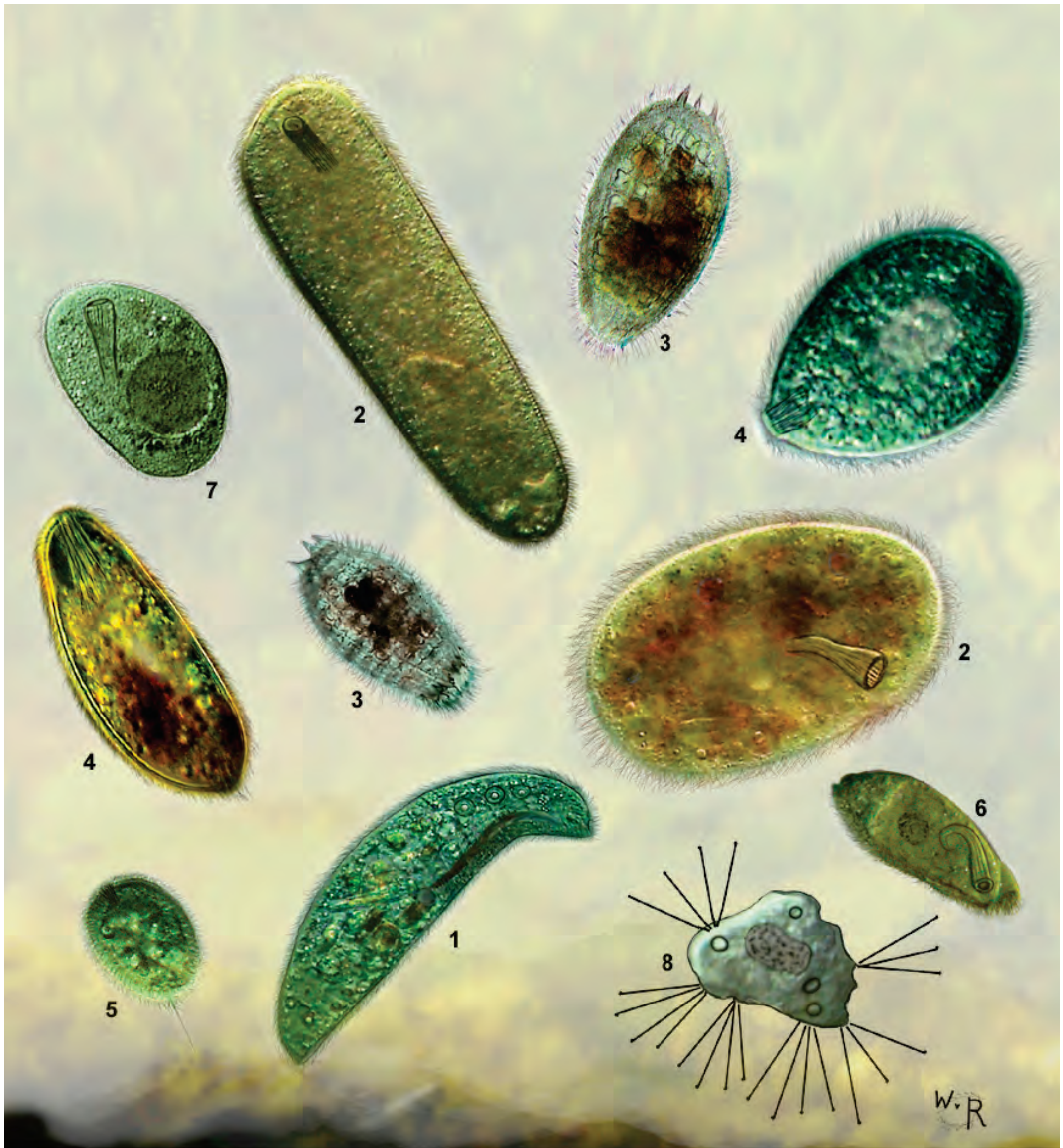
Er zijn twee macronuclei, beide liggen in het centrum van de cel, in de buurt van de contractie vacuole.

Lengte 200 tot 300 μm .

Ref. internet:

<http://starcentral.mbl.edu/microscope/>

Karyolicea Nassophorea Prostomatea Phyllopharyngea



Karyorelictea

1 Loxodes

Nassophorea

2 Nassula

Prostomatea

3 Coleps

4 Prorodon

5 Urotricha

Phyllopharyngea

6 Chilodonella (zij-aanzicht)

7 Chilodonella (ventraal aanzicht)

8 Trichophrya

Karyorelictea

De ciliaten van deze groep zijn meestal lintvormige of zijdelings afgeplat met maar aan één zijde ciliën.

De naam dankt deze groep aan de bijzonderheden van de macronucleus. Ciliaten vermeerderen zich meestal door amitotische celdeling waarbij ook de macronucleus amitotisch deelt en de micronuclei zich gelijkelijk over beide dochtercellen verdelen. Na 20 tot 30 van deze delingen volgt een meiotische deling waarbij nieuwe micronuclei gevormd worden, de oude macronucleus te gronde gaat en een nieuwe macronucleus ontstaat uit fusie van een aantal micronuclei. De macronucleus is dan polyploid. Bij de Karyorelictea wordt na elke deling een nieuwe macronucleus gevormd uit één of meerdere micronuclei. Elke nieuwe macronucleus is diploïd.

Karyorelictea behoren tot de phylogenetisch oude groepen onder de ciliaten

Nassophorea

Bij de Nassophorea zijn de ciliën meestal gelijkmatig over het oppervlak verdeeld. Het zijn relatief grote ciliaten. Omdat ze alleen of voornamelijk blauwalgen eten wordt wel verondersteld dat ze phylogenetisch tot één van de oudste groepen van de ciliaten behoren. De enigszins uitstekende mond ligt aan de ventrale voorkant van de cel. Aansluitend is er de cytopharynx, die ondersteund en verstevigd wordt met lange cytoskeletstaafjes, de nematodesmata. Het geheel vormt een cyrtos of nasse, hetgeen lijkt op een door bundels microtubuli verstevigde mondtrechter.

Prostomatea

Het cellichaam is meestal cilindrisch tot bolvormig. Het cytostoom is apicaal of soms subapicaal en ligt per definitie aan de ventrale zijde. Lange bundels microtubuli ondersteunen de cytopharynx. Rond de cytopharynx zijn ook transversaal georiënteerde bundels microtubuli. Het geheel is stevig maar niet erg vervormbaar. Deze structuur wordt rhabdos genoemd. In de cytopharynx liggen toxicysten. De Prostomatea worden tot de primitievere ciliaten gerekend.

Phyllopharyngea

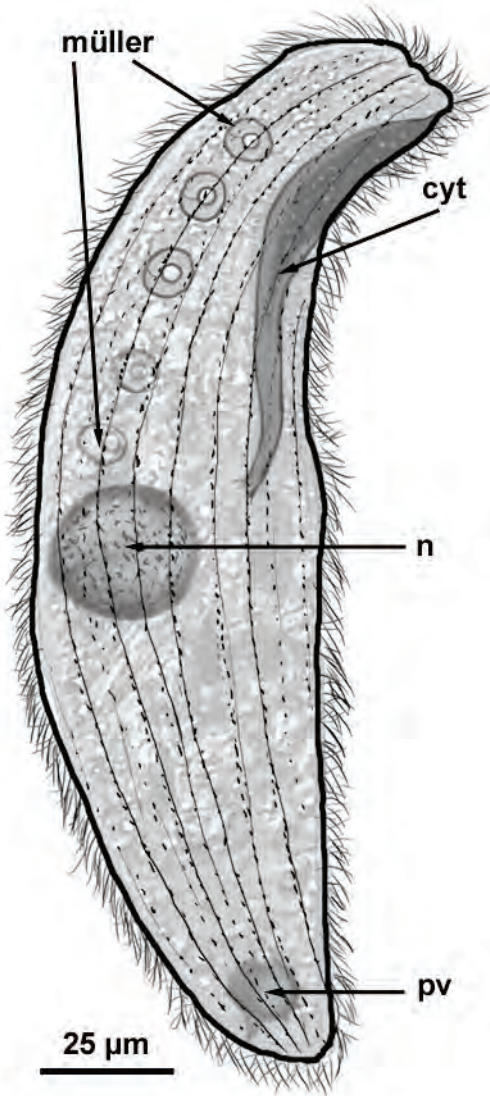
Cellen met ongelijkmatige verdeling van ciliën; soms zijn er alleen ciliën aan de ventrale zijde. Mond en cytopharynx zijn omgeven door bundels van microtubuli, de zogenaamde phyllae. De celmond is bewegelijk en kan als een soort tentakel gebruikt worden om een voedseldeeltje te “manipuleren” en naar binnen te werken. De cytopharynx is verstevigd met nematodesmata, stijve bundels van dicht opeen gepakte microtubuli. De cytopharynx-structuur wordt cyrtos of nasse genoemd.

Loxodes

Order Loxodida Jankowski, 1980

Family LoxodidaeTM Bütschli, 1889

Genus LoxodesTM Ehrenberg, 1833



Loxodes is een zijdelings afgeplatte en buitengewoon buigzame ciliaat. De rechter zijde (het aanzicht in de figuur) is duidelijk bezet met rijen ciliën, aan de linker zijde zijn ciliën schaars. Loxodes is misschien wel het meest bekend door onderzoek naar evenwichtszin in ciliaten. Langs de dorsale zijde liggen zogenaamde Müller bodies, blaasjes met een kristal van barium sulfaat, vastgehecht aan een cilium. Men veronderstelt dat deze organellen een functie vervullen als statocysten of zelfs als een evenwichtsorgaan zoals bij hogere dieren bijvoorbeeld de mens. Aan de ventrale (concave) zijde ligt een langgerekt mondveld met trichocysten. Dit deel wordt wel “rostrum” genoemd. Halverwege de cel eindigt het mondveld in het cytostoom. De macronucleus ligt centraal, en de contractiele vacuole is te vinden aan het uiteinde van de cel.

Loxodes is vooral in het najaar te vinden op de bodem van niet al te schone, bacterie-rijke sloten. Naast algjes eet hij zelfs zwavelbacteriën.

Lengte 150 tot 250 μm .

Ref. internet:

<http://starcentral.mbl.edu/microscope/>

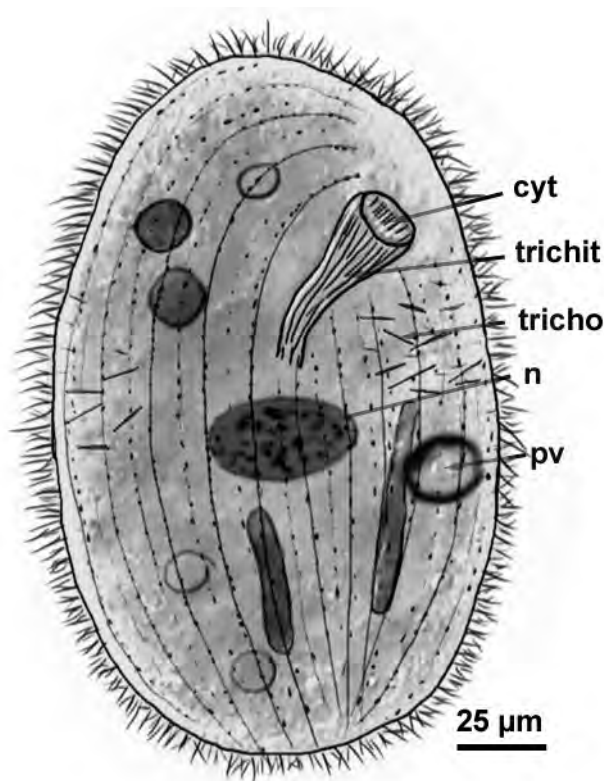
<http://www.nies.go.jp/chiiki1/protoz/identi-c.htm>

Nassula

Order Nassulida Jankowski, 1967

Family NassulidaeTM de Fromentel, 1874

Genus NassulaTM Ehrenberg, 1833



Het cellichaam van *Nassula* is ovaal tot cilindrisch van vorm. Aan de voorkant van de cel ligt een opvallende cyrtos, een structuur van staafjes die samen de celmond en de cytopharynx vormen. De cel bevat voedselvacuolen in diverse kleuren, bruin, zwart en zelfs rood. De kleuren komen overeen met afbraakstadia van het voedsel. De vorm, de cyrtos en de gekleurde voedselvacuolen maken *Nassula* tot een goed herkenbare ciliaat.

De macronucleus en de contractiele vacuole liggen centraal in de cel.

Nassula voedt zich bijna uitsluitend met blauwalgen, ook draadvormige blauwalgen worden verorberd. Dat gaat ongeveer zoals een mens een zeer lange knakworst naar binnenschuift (te zien bij hongerige klanten van de Hema).

Blauwalgen, hoofdvoedsel van *Nassula*, behoren, evolutionair gezien, tot de oudste organismen. Daarom wordt ook wel verondersteld dat *Nassula* een vertegenwoordiger is van fylogenetisch zeer oude (misschien de oudste) ciliaten. Door z'n voedselspecificiteit heeft *Nassula* ook een bijzondere ecologische betekenis. Blauwalgen kunnen, vooral in warme zomers, oppervlaktewater ernstig verontreinigen. Onderzoek in het Lake District in Engeland heeft uitgewezen dat *Nassula* de bloei van blauwalgen kan vertragen en zelfs voorkomen (Canter et al., 1990).

Lengte 100 tot 250 μm .

Ref. internet:

<http://starcentral.mbl.edu/microscope/>

<http://www.nies.go.jp/chiiki1/protoz/identi-c.htm>

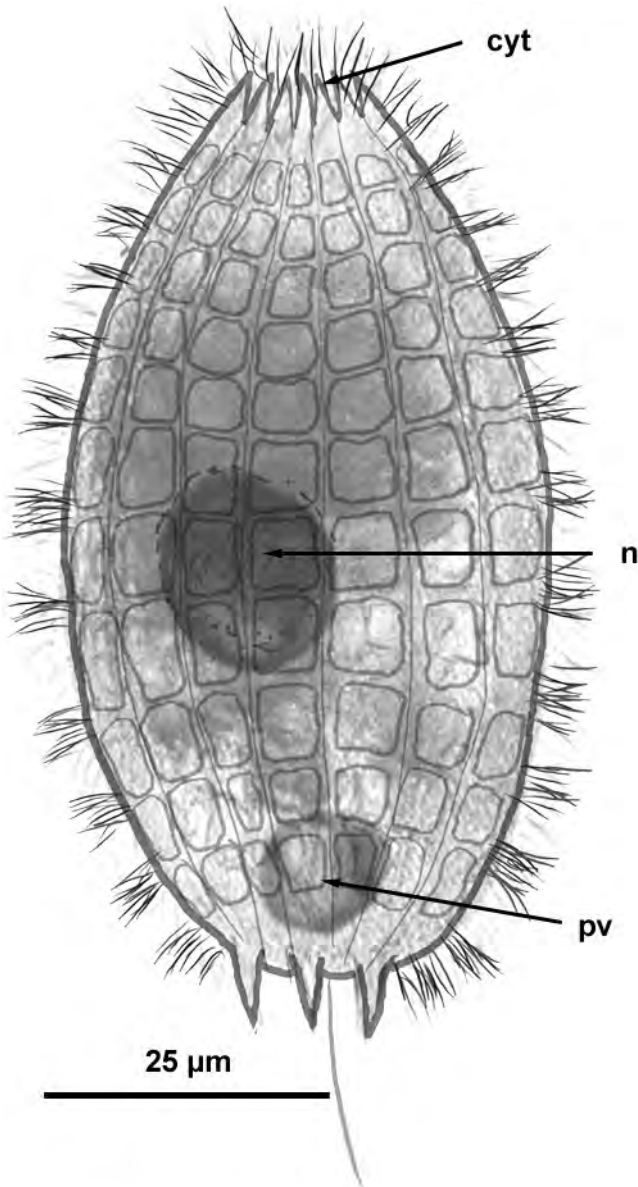
Canter H. M., Heaney S. I., Lund J. W. G. The Ecological Significance of Grazing on Planktonic Populations of Cyanobacteria by the Ciliate *Nassula*. *New Phytologist*, 114, 247-263.

Coleps

Order Prorodontida Corliss, 1974

Family Colepidae Ehrenberg, 1838

Genus ColepsTM Nitzsch, 1827



Coleps is een tonvormige ciliaat, die opvalt door regelmatig gerangschikte ectoplasmatische schildjes, of plaatjes, van calcium carbonaat. De bedekking met de schildjes is soms geheel of deels afwezig direct na een amitotische deling. De kleur van de cel is meestal bruin en wordt minder dan bij andere ciliaten bepaald door de kleur van het verorberde voedsel.

De macronucleus ligt centraal en de contractiele vacuole ligt terminaal in de cel.

Coleps staat bekend als de hyena onder de ciliaten omdat hij vaak te vinden is op dode en half vergane organismen, maar Coleps valt ook nog levende, gewonde organismen aan. Daarnaast is Coleps ook een detritus-eter, en consumeert hij bacteriën en algjes. Het is één van de meest voorkomende ciliaten.

Lengte 50 tot 80 μm .

Ref. internet:

<http://starcentral.mbl.edu/microscope/>

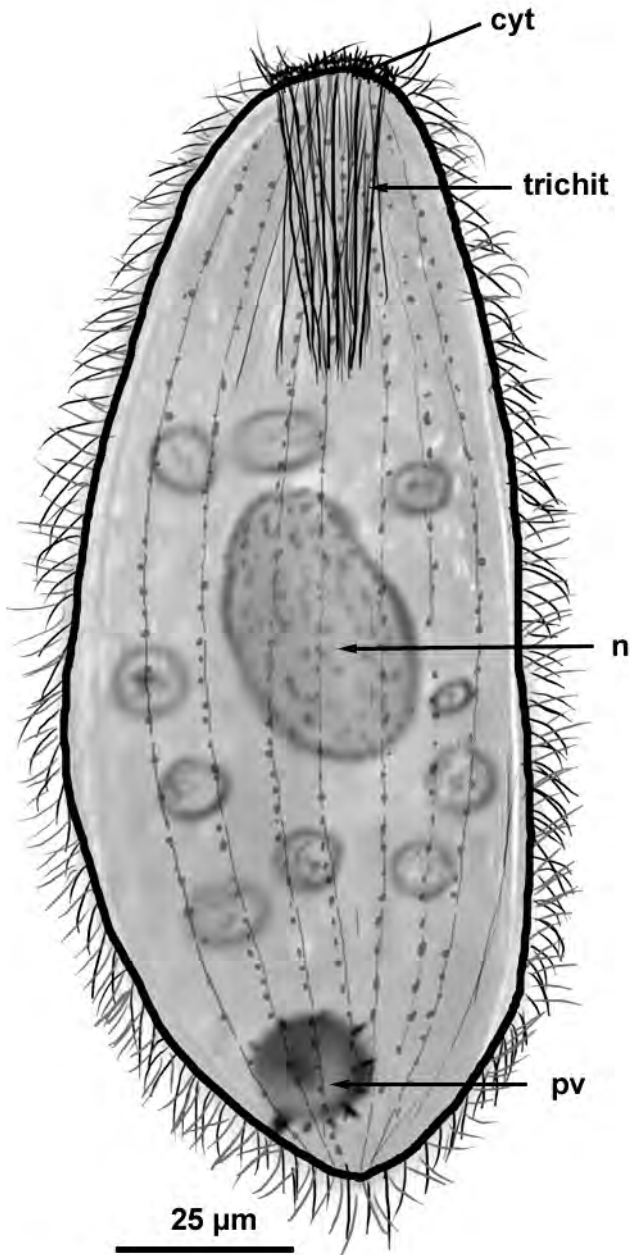
<http://www.nies.go.jp/chiiki1/protoz/identi-c.htm>

Prorodon

Order Prorodontida Corliss, 1974

Family ProrodontidaeTM Kent, 1881

Genus ProrodonTM Ehrenberg, 1833



Prorodon is cilindrisch- of eivormig. Aan de voorkant zijn cytostoom en de aansluitende cytopharynx te zien. Rond de cytopharynx liggen, diep in het cytoplasma stekende trichieten.

Hoewel celmond en cytopharynx niet erg omvangrijk zijn, is Prorodon in staat om vrij grote algen en diatomeën naar binnen te werken. Zolang de chloroplasten van de algen niet verteerd zijn, dragen ze bij aan de stofwisseling van Prorodon, een proces dat bekend staat als kleptoplastie.

De grote ovaloïde macronucleus ligt centraal en de contractiele vacuule terminaal in de cel.

Prorodon eet detritus en kleine protozoa.

Lengte 120 tot 150 μm .

Ref. internet:

<http://starcentral.mbl.edu/microscope/>

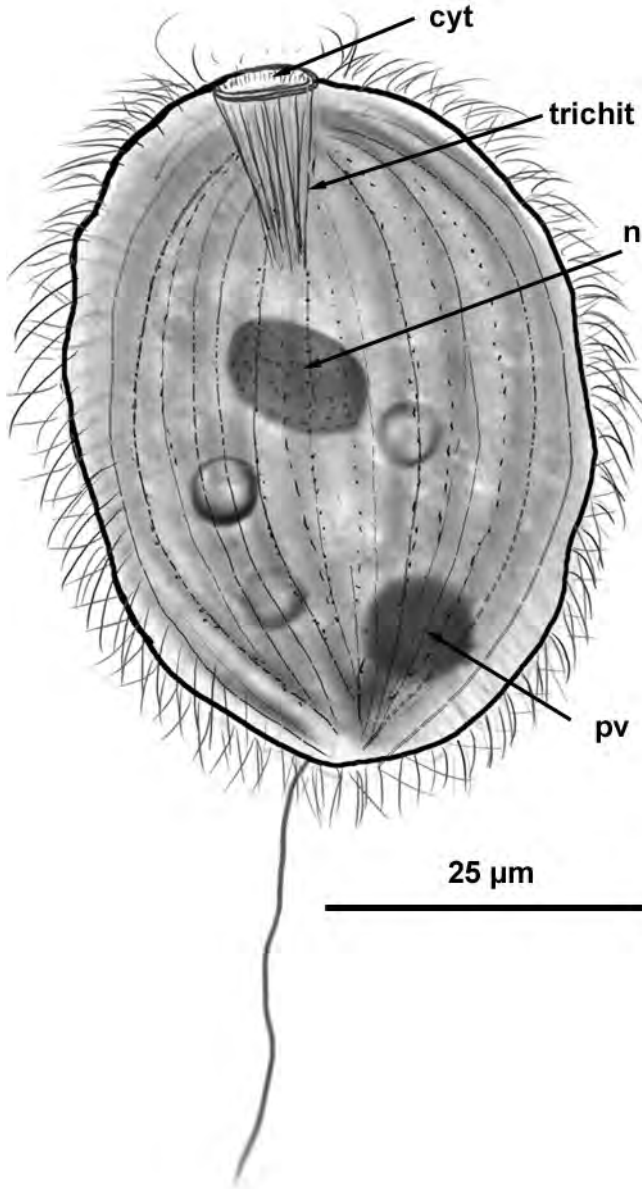
<http://www.nies.go.jp/chiiki1/protoz/identi-c.htm>

Urotricha

Order Prorodontida Corliss, 1974

Family Urotrichidae Small & Lynn, 1985

Genus UrotrichaTM Claparède & Lachmann, 1859



Urotricha is een kleine, snel zwemmende ciliaat met een kenmerkend lang cilium aan de achterzijde en met een celmond, enigszins uitstekend, aan de voorkant. Celmond en cytopharynx zijn omgeven door lange trichieten. De cel is uniform bedekt met in rijen gerangschikte ciliën. Enkele soorten hebben trichocysten.

De ovaloïde macronucleus ligt centraal en de contractiele vacuole in het caudale gebied van de cel.

Urotricha eet voornamelijk van dedritus en wordt veelvuldig aangetroffen in licht verontreinigd water.

Lengte 30 tot 60 μm .

Ref. internet:

<http://starcentral.mbl.edu/microscope/>

<http://www.nies.go.jp/chiiki1/protoz/identi-c.htm>

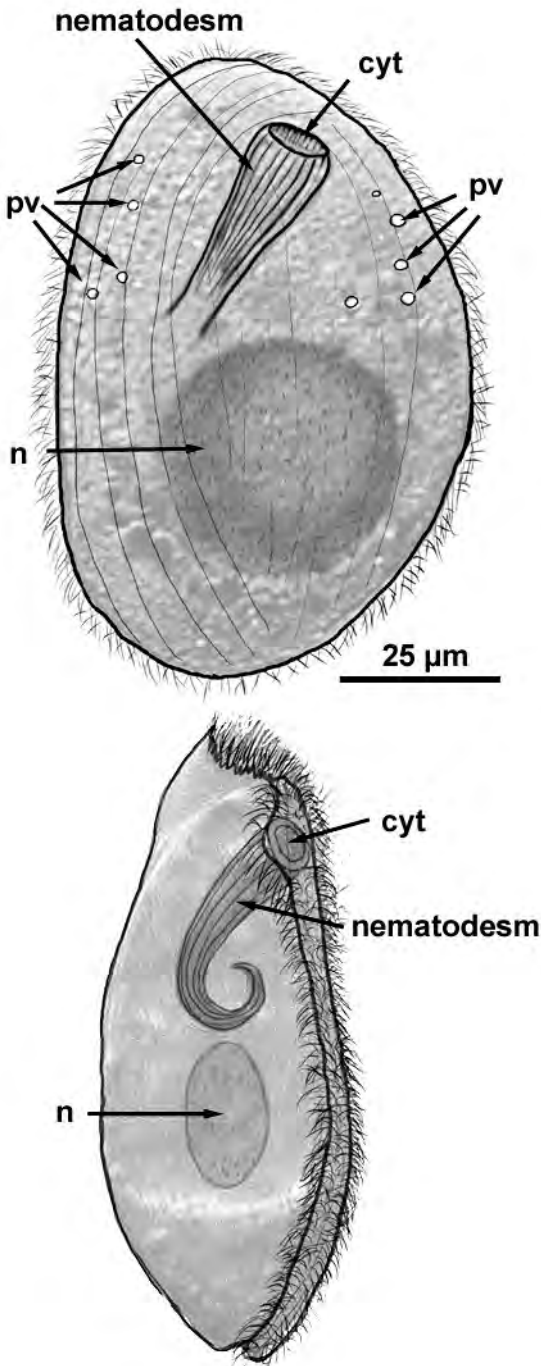
Chilodonella

Subclass Phyllopharyngia™ de Puytorac et al., 1974

Order Chlamydodontida Deroux, 1976

Family Chilodonellidae Deroux, 1970

Genus Chilodonella™ Strand, 1928



Het cellichaam van *Chilodonella* is ventro-dorsaal afgeplat. Opvallend is de verdeling van ciliën: ze zijn te vinden aan de ventrale zijde, dorsaal zijn geen ciliën. Aan de ventrale zijde ligt de mondopening en daarop aansluitend de opvallende gebogen cytopharynx. Vooral van de zijkant is er mooi zicht op de cytopharynx (onderste figuur). Cytostoom en cytopharynx worden ondersteund door bewegelijke, enigszins uitstekende trichieten. Met deze uitrusting scharrelt *Chilodonella* in dedritus en werkt hij voedsel, waaronder bacteriën, diatomeën en groene algen, naar binnen.

De ei-vormige kern is centraal gelegen.

De vele kleine contractiele vacuolen liggen in de voorste helft van de cel.

Zoals veel ciliaten is *Chilodonella* lichtgevoelig, maar de reactie op licht hangt af van de golflengte. *Chilodonella* probeert zich te onttrekken aan rood licht (golflengte 640-660 nm); maar wordt door geel licht (golflengte 570-590 nm) aangetrokken. Het is nog onduidelijk of dit komt doordat *Chilodonella* twee verschillende fotoreceptoren heeft.

Lengte 40 tot 80 µm.

Ref. internet:

<http://starcentral.mbl.edu/microscope/>

<http://www.nies.go.jp/chiiki1/protoz/identi-c.htm>

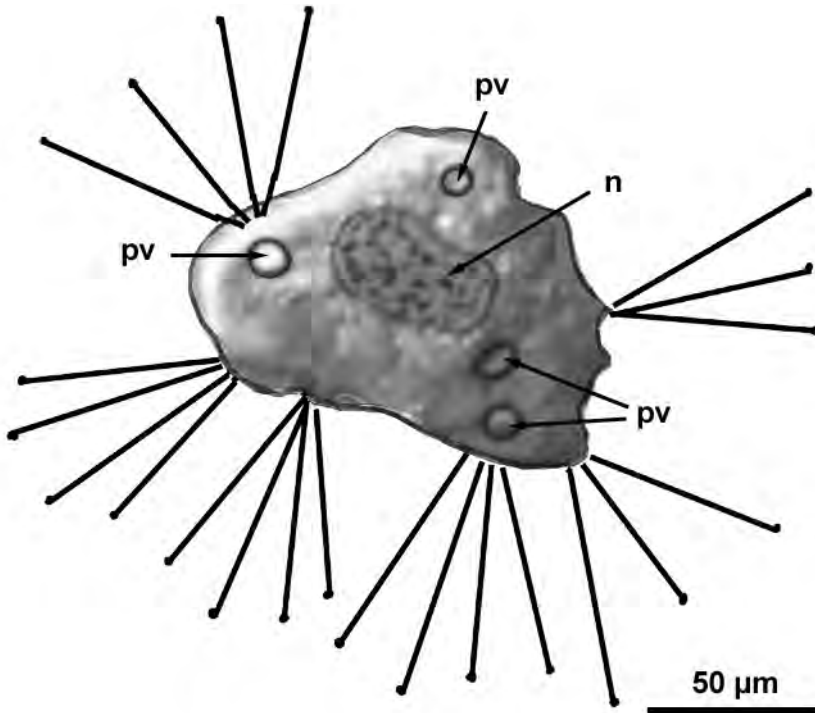
Trichophrya

Subclass Suctoria Claparède & Lachmann, 1858 - suctorians

Order Endogenida Collin, 1912

Family Trichophryidae Fraipont, 1878

Genus TrichophryaTM Claparède & Lachmann, 1859



Trichophrya behoort tot de Suctoria. In volwassen toestand hebben ze geen ciliën, noch voor de voedselverwerking, noch voor voortbeweging. Ze leiden een sessiel bestaan, bijvoorbeeld op bladeren van waterplanten. Het organisme bestaat uit een cellichaam met tentakels. In het cellichaam liggen de macronucleus en de contractiele vacuolen. De tentakels zijn op te vatten als cytostomen op een steeltje, met aan het uiteinde van de steel toxicysten.

Als voedsel dienen andere ciliaten. Als een tentakel een prooi vast heeft, wordt de prooi leeggezogen. Suctoria zijn ciliaten omdat ze een micro- en een macronucleus hebben, bovendien is er een kort durende levensfase waarin ze ciliën hebben.

De asexuele voortplanting gaat door knopvorming. Afsnoerde knoppen hebben ciliën waarmee ze voortbewegen. Na enige tijd gaan ze een sessiel bestaan leiden, verliezen de ciliën en ontwikkelen tentakels.

Lengte 80 tot 300 µm.

Ref. internet:

<http://starcentral.mbl.edu/microscope/>

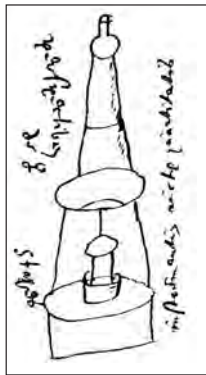
<http://www.nies.go.jp/chiiki1/protoz/identi-c.htm>

Afkortingen

cil	cilium
cir	cirren
cyt	cytostoom, celmond
extr	extrusoom
lor	lorica
macro N	macronucleus
membr	membranellen
micro N	micronucleus
müller	lichaampjes van Müller, statocyst
n	macronucleus
nematodesm	nematodesmata
pv	contractiele of pulserende vacuole; WEV “water expelling vacuole”
rich	richel
transv. cir.	transversale cirren
trichit	trichiet
tricho	trichocyst, een van de extrusomen
verz.kan.	verzamel kanaal



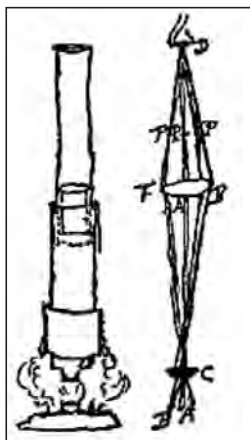
Plaat XXIII uit C.G. Ehrenberg, 1838.
 Die Infusionsthierchen als vollkommene Organismen.
 Ein Blick in das tiefere organische Leben der Natur.



Eerste tekening van een samengesteld microscoop.
Uit: Dagboek van Beeckman, 1625.



Enkelvoudig microscoop van Anthonie van Leeuwenhoek.



Tekening van een samengesteld microscoop, met stralengang (rechts).
Uit Huygens' Dagboek 1654.

Cilaten zijn minuscule ééncellige diertjes die je met het blote oog niet of nauwelijks kan zien. Het is danook geen wonder dat ciliaten pas ontdekt zijn na de uitvinding van het microscoop.

Omstreeks 1600 werden voor het eerst microscopen getekend, ontworpen en geconstrueerd. Aan deze activiteiten zijn de namen verbonden van Isaac Beeckman (1588-1637), Cornelis Drebbel (1572-1637) en Zacharias Jansen (1580-1640). Het waren allemaal hollanders, en hollanders behoorden ook tot de eersten die microscopen voor wetenschappelijke onderzoeken gebruikten. De bekendste onder hen waren Jan Swammerdam (1637-1680), Anthonie van Leeuwenhoek (1632-1723) en Christiaan Huygens (1629-1695).

De eerste meldingen over ciliaten zijn van Anthonie van Leeuwenhoek. In een brief aan de London Royal Society (1676) beschrijft hij de enorme hoeveelheid “kleine diertgens” die hij in een druppel water waarnam. Om geloofwaardig te zijn onderschatte hij het aantal: “...want toen ik in mijn Missive van den 9 October 1676 stelde, datter in een droppel peperig water, meer dan 1000000. levende Schepsels waren, hadde ik het getal met waarheit, wel agt maal zoo veel konnen begrooten..” (1), maar te vergeefs. Het spreekt haast vanzelf dat hij niet werd geloofd. In die tijd wist men niet beter dan dat het kleinste diertje een kaasmijt was en men vond het een belachelijk idee dat je in een waterdruppel miljoenen kleine beestjes zou kunnen zien. Pas toen Robert Hooke (1635-1703), na diverse pogingen, de waarnemingen kon bevestigen, kreeg van Leeuwenhoek erkenning; vervolgens werd hij lid van de Royal Society (1680) en ook nog eens wereldberoemd. Welke diertjes van Leeuwenhoek heeft waargenomen is niet helemaal duidelijk, maar uit een beschrijving lijkt het dat hij ondermeer peritriche ciliaten, waarschijnlijk Vorticella, heeft gezien. Hij schrijft hierover: “... their whole body leapt back towards the globul of the tayl, which then rolled together serpent-like, and after the manner of copper- or iron wire that having been wound about a stick, and unwound again, retains those windings and turnings. This motion of extension and contraction continued a while...” (2).

Twee jaar ná de schokkende brief van van Leeuwenhoek maakte Christiaan Huygens in zijn dagboek (1678) de eerste, en meteen prachtige, duidelijke tekeningen van ciliaten. Gezien zijn aantekeningen en schetsen van diertjes afkomstig uit water in zijn tuinvijver in Den Haag, moet hij beschikt hebben over een uitstekend microscoop. Evenals van Leeuwenhoek maakte Huygens gebruik van scheve belichting, een soort van donkerveld-microscopie.

Op 8 september 1678 schrijft hij in zijn dagboek:

“...Ik bekeek al deze diertjes niet rechtstreeks tegen het licht, maar met de microscoop een beetje ervan afgewend, wat ze doet verschijnen tegen een donkere achtergrond. Men ontdekt hierdoor beter de kleinste deeltjes die in leven zijn, en men onderscheidt ook beter de onderdelen...” (3). We kunnen er haast wel zeker van zijn dat hij Vorticella, Chilodonella, Paramecium en Coleps heeft gezien, naast verschillende flagellaten en zelfs bacteriën. Het interessante van zijn waarnemingen is, dat hij probeerde om de afmetingen van de kleine organismen nauwkeurig op schaal weer te geven zodat je kon vaststellen hoeveel groter een ciliaat is ten opzichte van een bacterie.

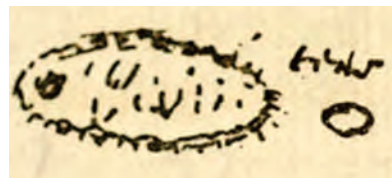
Zoals zo vaak, zijn het de ontdekkers zelf die ook meteen aanduidingen geven over de betekenis van hun ontdekkingen. Huygens toonde aan dat ciliaten bevrozing wel, maar koken *niet* kunnen overleven:

“...22 dec 1678. Ik deed peperwater in een flesje om het buiten te laten bevriezen. Daarna, toen ik het had laten ontdooien, vond ik alle kleine diertjes dood of zonder beweging. Maar twee dagen later waren ze teruggekomen.

Id. Ik deed een flesje met peperwater waarin diertjes waren in kokend water, en liet het enige tijd staan. Toen ik het vervolgens eruit gehaald had en had laten afkoelen, waren alle diertjes dood; en 3 dagen later verscheen er nog niets levends..” (3).

Huygens was dus dichtbij een methode voor sterilisatie van vloeistoffen en bovendien weerlegde hij, zij het impliciet, de “generatio spontanea” van lagere dieren. Pas veertig jaar later, in 1718, zou de wiskundige Louis Joblot (1645 – 1723) in zijn boek: “Descriptions et Usages de Plusieurs Nouveaux Microscopes tant Simples que Composez” expliciet het experimentele bewijs leveren tegen generatio spontanea van microorganismen (Lechevalier, 1976).

In een brief van 1713 gericht aan de Royal Society geeft Anthonie van Leeuwenhoek een aanduiding van de ecologische betekenis van ciliaten. Hij beschrijft dan dat Vorticella *“...make a big bustle in the water... displace the water round about them and can get fresh food out of it...”*(2). Waarschijnlijk heeft van Leeuwenhoek gezien dat ciliaten kleine organismen, zoals bacteriën, consumeren.



Tekening van een ciliaat, Paramecium? en een bacterie.

Uit: Huygens' dagboek 5 september 1678. Er zijn ciliën getekend over het gehele oppervlak van Paramecium. De kwaliteit van het microscoop is nog niet voldoende om cytoplasmatische structuren op te helderen.



Samengesteld microscoop voor opvallend en doorvallend licht; van Louis Joblot, 1718.



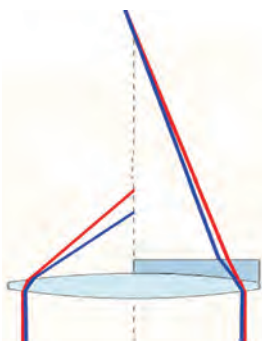
Tekeningen van Stentor ?

Uit: Louis Joblot, 1718.

Ciliën en zelfs organisaties van ciliën in rijen zijn zichtbaar.



Vorticella; uit: Shaw, 1806. Vóór invoering van microscopen met achromatische objectieven: kunstzinnig maar weinig detail!



Stralengang met een chromatische lens (linker helft) en een achromatische lens (rechter helft). Door combinatie van een positieve (bolle) en een negatieve (holle) lens en daarbij gebruik te maken van twee soorten glas met verschil in brekingsindex, is de kleurfout bij achromatische lenzen aanzienlijk kleiner dan bij de enkelvoudige, chromatische lens, zo wordt met een achromaat een scherper beeld gevormd (James, 1969).

Pas eeuwen later zal die kennis worden toegepast bij het zuiveren van afvalwater.

Door de opschudding die de ontdekking van ciliaten veroorzaakte zou men verwachten dat er intensieve wetenschappelijke belangstelling zou ontstaan voor deze “kleijne diertgens”. Dat was maar in beperkte mate het geval. Wel werden al snel enkele karakteristieken van ciliaten opgehelderd, zoals de contractiele vacuole (Joblot, 1718) en trichocysten (Ellis, 1769). Het eerste systematische werk over ciliaten werd geschreven door de deense onderzoeker O.F. Mueller, het verscheen in 1773. Mueller was ook de eerste die conjugatie, de geslachtelijke voortplanting, bij ciliaten beschreef.

In deze periode werden ciliaten vaak als intrigerende maar vooral ook als sierlijke objecten gewaardeerd, hetgeen blijkt uit de vele kunstzinnige prenten. Eén van de bekendste artiesten in die tijd was misschien wel August Johann Rösel von Rosenhof (1705-1759), die zijn schilderijen van onder andere kreeftjes verlichtigde met schitterende afbeeldingen van Vorticella (5).

Aan het begin van de negentiende eeuw werd een belangrijke stap in de ontwikkeling van de microscopie gezet toen het instrumentmakersbedrijf van Deyl te Amsterdam als eerste een microscoop met een achromatisch objectief op de markt bracht (1807). Eerdere microscopen waren inferieur onder andere wegens de kleurfouten bij de beeldvorming (6). Met de achromatische objectieven werden kleurfouten voor een belangrijk deel opgeheven met als voordeel: scherpere beelden in natuurlijke kleuren. De weerslag op onderzoek aan ciliaten en andere “infusoriën” was direct merkbaar, met als voorlopige mijlpalen de publicaties van Ehrenberg, 1830 -1838. Dat het verbeterde microscoop nog geen garantie was voor correcte interpretatie van beelden bleek vrijwel direct. Allerlei fijne details in het cytoplasma van ciliaten werden door Ehrenberg opgevat als miniatuur-organen; zo zag men in die tijd micro- en macronucleus als respectievelijk ovarium en testis en de contractiele vacuole als een “ejaculatie-orgaan”. We moeten bedenken dat pas na Ehrenberg’s publicaties, Matthias Scheiden en Theodor Schwann in 1838 met de “cel theorie” kwamen, waarin gesteld werd dat alle orgaansystemen opgebouwd zijn uit cellen. Een organisme bestaande uit slechts één enkele cel kan dus nooit organen bevatten. Ehrenberg had dus ongelijk, maar hij had goed gezien dat functies, waarvoor in meercellige organismen hele orgaansystemen nodig zijn, in ciliaten vervuld worden door onderdelen van de uiterst complexe structuur van cytoplasma en celcortex.

Boven: *Vorticella*, detail uit fig. 4. *Historiae Polyporum* van August Johann Rösel von Rosenhoff (omstreeks 1750). Sinds Huygens, 1678, en Joblot, 1718, zijn de microscopische waarnemingen aanzienlijk nauwkeuriger. Door von Rosenhoff worden voor het eerst structuren in het cytoplasma weergegeven. Naast de betekeloze stippeltjes zien we de worstvormige macronucleus! Ook de ciliënkrans rond het cytostoom is voor het eerst goed weergegeven.

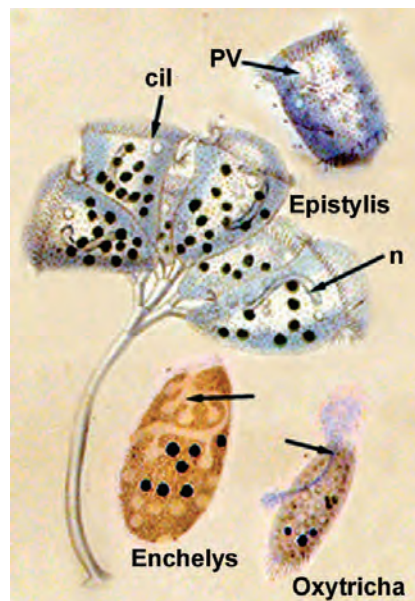
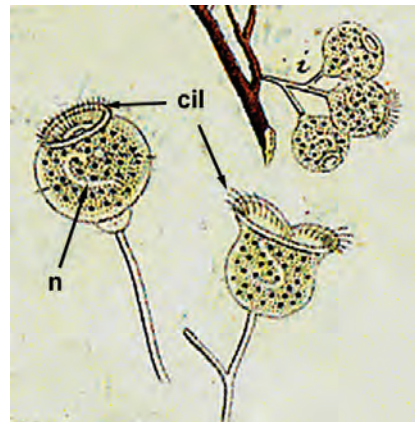
Onder: *Epistylis*, *Enchelys* en *Oxytricha*, details uit Ehrenberg, 1838, taf. 28, 32, en 42. Door invoering van microscopen met achromatische objectieven werden betere beelden verkregen. Details, zoals de macronucleus, pulserende vacuole en de ciliënkrans rond de mond zijn nu vrij natuurgetrouw weergegeven. In de figuren van *Enchelys* en *Oxytricha* is een soort orgaanstelsel getekend (pijl). Een misinterpretatie van een opeenstapeling van vacuolen?

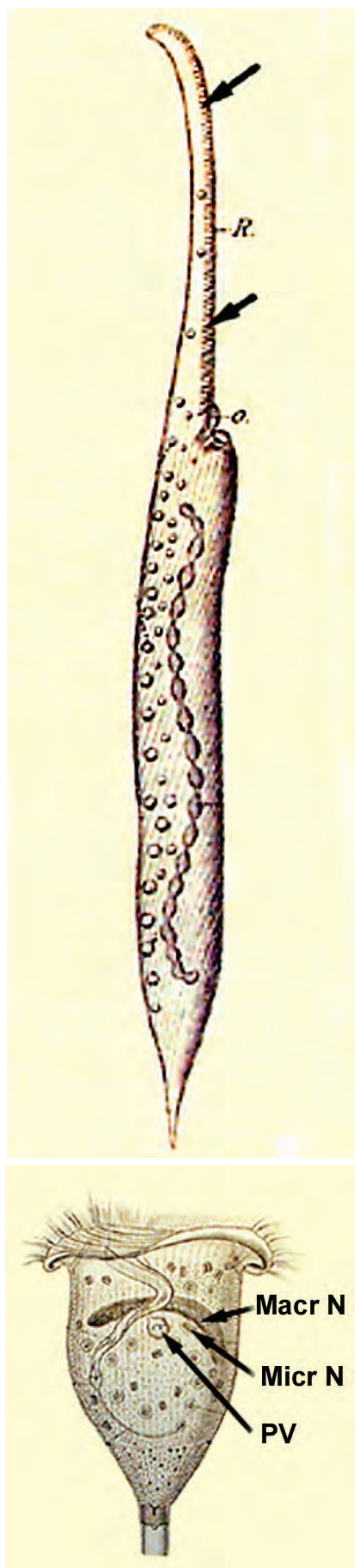
n = macronucleus; *cil* = ciliën; *pv* = pulserende of contractiele vacuole.

Dat de betekenis van de contractiele, of pulserende vacuole niet juist geïnterpreteerd werd, kan Ehrenberg niet aangerekend worden. Immers over semipermeabele membranen en osmotische druk werd pas in de tweede helft van de negentiende eeuw geëxperimenteerd. Kort daarna werd duidelijk dat ciliaten organellen nodig hebben voor regulatie van de osmotische waarde van het cytoplasma en dat de contractiele vacuole water uit de cel verwijdert.

Na "Ehrenberg" ging het snel met de studie van ciliaten. Het microscopisch materieel was geschikt voor degelijke systematische studies en voor het maken van prachtige gedetailleerde afbeeldingen. Beroemd zijn de kleurenplaten van Andrew Pritchard (1841) en de pentekeningen van Stein (1859) en nog later, de weelderige afbeeldingen van Haeckel (1904) waarbij het echter leek of artistiekteit boven wetenschappelijkheid ging.

Wat betreft de systematiek; het is vanzelfsprekend dat elke belangrijke technische innovatie (in dit geval van microscopen), veranderingen in systematische indelingen tot gevolg kan hebben. Zo was het, en zo is het nog steeds, ook met de ciliaten. In 1877 introduceerde Zeiss een microscoop met een achromatisch olie-immersie objectief en een Abbe-condensor, waarmee vergrotingen tot wel 1000x bereikt konden worden. Uiteraard profiteerde de studie van de "kleijne diertgens". Een voorlopig hoogtepunt in de negentiende eeuwse systematiek van ciliaten werd bereikt met de studies van Otto Bütschli (1848 – 1920). Hij wordt wel de architect van de protozoologie genoemd. Maar niet minder belangrijk waren zijn studies van de conjugatie. Hij was de eerste die de rol van micro- en macronucleus tijdens de geslachtelijke voortplanting van ciliaten juist interpreteerde. (Bütschli, 1876, 1880).





Dileptus (boven) en *Epistylis* (onder) , uit Bütschli, 1880.
In *Dileptus* zijn de trichocysten in het nekgebied getekend (pijlen), verder zien we een nauwkeurige weergave van de snoervormige macronucleus.

In *Epistylis* zijn macronucleus, micronucleus en pulserende vacuole te onderscheiden.

Bütschli is de eerste die duidelijke tekeningen maakt waarin afmeting en plaats van de micronucleus zichtbaar zijn.

Micr N = micronucleus; Macr N = macronucleus; PV = pulserende of contractiele vacuole.

Met de “ciliaten-kunde” ging het als met zoveel richtingen in de biologie: na een periode van beschrijvingen en systematiek volgt de experimentele benadering. De experimentele biologie begon een bloeiperiode aan het einde van de 19e eeuw. Ook de ciliaten gingen onder het mes, en wel letterlijk. Verworn (1889a, 1913) analyseerde eigenschappen van afzonderlijke, losgesneden onderdelen van ciliaten (in het bijzonder de bewegingen van ciliën en reactie van fragmenten van ciliaten op allerlei verstoringen van chemische en fysische aard), bestudeerde gedrag van ciliaten in een electrisch veld en onder invloed van licht en zwaartekracht. Kortom, ciliaten waren tot object van fysiologen, ja zelfs van psychologen, geworden. Verworn (1889b) was van oordeel (en terecht!) dat ciliaten signalen uit hun omgeving in afzonderlijke delen van het cytoplasma verwerken tot een doelgericht gedrag. Zijn ideeën kregen tientallen jaren later een bevestiging vanuit de electrofysiologie, toen Nattoh en Eckert aantoonde dat *Paramecium* mechanisch- en spanningsgevoelige calcium- en kalium-membraankanalen hebben, vergelijkbaar met kanalen in membranen van neuronen in zoogdieren. Met de ruimtelijke verdeling en activiteitspatronen van de kanalen zijn bepaalde aspecten van het gedrag van *Paramecium* uitstekend te verklaren (Nattoh & Eckert, 1969). Uit zijn fysiologische experimenten trok Verworn betrekkelijk gematigde conclusies: hij was “slechts” van mening dat ciliaten, wegens hun doelgerichte reacties op prikkels uit hun omgeving, een primitieve vorm van bewustzijn zouden hebben. Ernst Haeckel maakte het later veel bonter, hij schreef in “*Die Weltraethsel*” (1899) over “*das Seelenleben der Protisten*” *..die psychischen Vorgänge im Protistenreich sind daher die Brücke, welche die chemischen Prozesse in der unorganischen Natur mit dem Seelenleben der höchsten Thiere verbindet..*”(7). Haeckel’s opvattingen gingen voor velen te ver en maakte onder andere een discussie los

over de vraag wat je nu wel en niet mag concluderen uit microscopische beelden (Mauthner, 1906 : “*..Es wäre ein Glück für die Naturwissenschaft, wenn es die ganze Familie Plasma, Protoplasma und die gesamte Nomenklatur, die Haeckels Sprachklitterung hinzu erfunden hat, wieder los werden könnte...*”(8)).

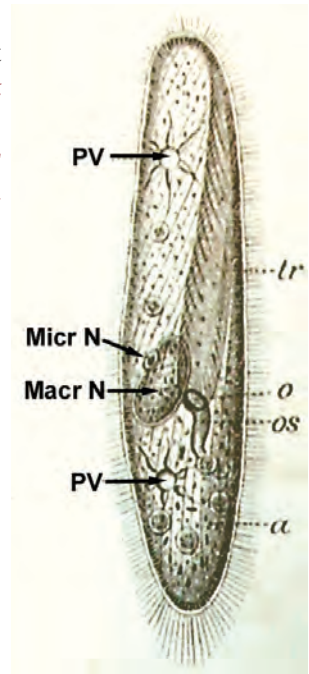
In de 20e eeuw ging het snel met de technologische vernieuwingen in de celbiologie en dat leverde veel op voor de studie van ciliaten. Anderszins werd de ciliatologie steeds duidelijker een volwassen wetenschap met uitstralende effecten naar andere disciplines; onder andere celbiologie en biotechnologie profiteerden.

Een paar voorbeelden:

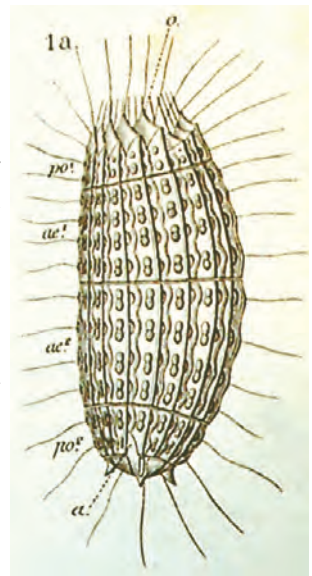
Technologische vernieuwingen in de licht-microscopie: ontwikkeling van fasecontrast- en interferentiecontrast optiek, maakten het mogelijk om structuren in levende cellen beter zichtbaar te maken. Ook gedrag van ciliaten in allerlei experimentele situaties werd nu bestudeerd, bijvoorbeeld met “high speed” films. Dit heeft onder andere geleid tot de ontdekking van het mechanisme waarmee het spasmonem in de steel van *Vorticella* verkort. Eén van ontdekkers van dit uiterst snelle contractie mechanisme, Danielle Cook France, biotechnoloog aan het Massachusetts Institute of Technology (USA), is overtuigd dat de steel van *Vorticella* in de toekomst gebruikt zal worden als “nano-sized cellular engine” (9).

Met de snelle ontwikkelingen in de microcooptechnologie, kwamen nieuwe prepareer-, fixatie en kleurtechnieken voor biologisch materiaal. Vooral de zilverkleuring was lange tijd buitengewoon belangrijk.

In 1926 presenteerde Bruno Klein als eerste een zilverkleuring van ciliaten. Met deze kleurtechniek werden prachtige heldere beelden verkregen van fibrillensystemen en kinetosomen in de cortex en de verdeling van ciliën over het celoppervlak. Deze karakteristieken bleken van groot belang voor de systematische indeling van ciliaten (Lynn, 1981), maar ze kregen ook een bredere betekenis voor de celbiologie en de erfelijkheidsleer in het bijzonder. Toen Chatton en de latere Nobelprijswinnaar Lwoff de replicatie-patronen van kinetosomen bestudeerden, constateerden zij dat verschillen in patronen van kinetosomen erfelijk vastgelegd zijn in structuren die geassocieerd zijn met de cortex zelf. Met andere woorden, Chatton en Lwoff ontdekten één van



Paramecium caudatum, uit Bütschli, 1880. Met pulsrende vacuole (pv); macronucleus (MacrN) en micronucleus (MicrN).

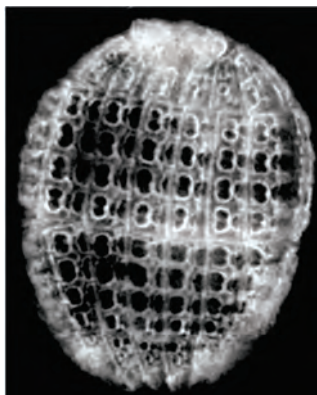


Coleps, uit Bütschli, 1880. Oppervlak met met schildjes van calcium carbonaat.

de vormen waarin cytoplasmatische erfelijkheid zich manifesteert (Chatton & Lwoff, 1930).



Veel van wat opgehelderd werd met de zilverkleuringen is later bevestigd met electronenmicroscopische studies. Natuurlijk heeft de electronenmicroscopie (EM) ook nieuwe gegevens en inzichten opgeleverd. Dat geldt zeker voor de transmissie electronenmicroscopie (TEM). Zo zijn er nu prachtige ultrastructurele modellen van de corticale fibrilaire structuren en de daarin verankerde kinetosomen (Lee et al., 2000), en van allerlei aanvals- en verdedigingsmechanismen in de cortex, zoals, trichocysten, toxicysten en andere extrusomen.



In 1964 kwam de eerste commerciële scanning electronenmicroscop (SEM) op de markt. De SEM's waren zeer geschikt voor studie van celoppervlakken, en dus werden deze apparaten gebruikt om de verdeling van cilën over het celoppervlak te bekijken. De SEM-studies leverden schitterende plaatjes van ciliaten maar betrekkelijk weinig nieuwe inzichten op. Voor een mooi electronenmicroscopisch plaatje zijn perfecte prepareer- en fixatietechnieken nodig, en misschien zijn die technieken wel het belangrijkste dat uit de “EM-periode” aan de ciliatologie is nagelaten.



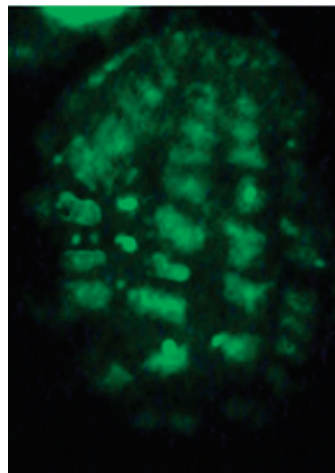
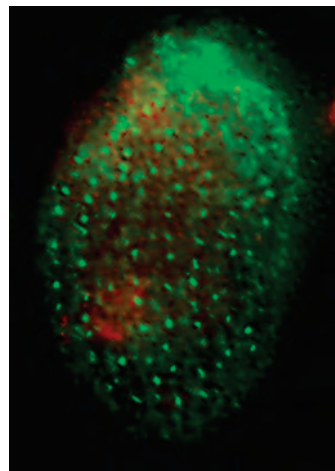
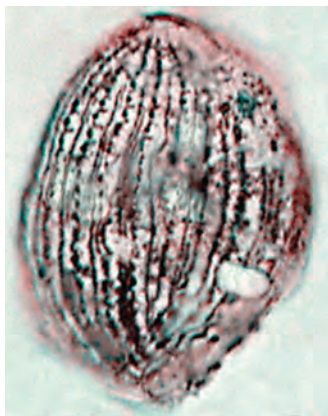
De explosie aan moleculair-biologische activiteit in de tweede helft van de 20e eeuw is bepaald niet aan de ciliatologie voorbij gegaan. Ciliaten zijn voor moleculair biologen en genetici om allerlei redenen interessant, maar vooral om het feit dat ze per cel een micronucleus en een macronucleus hebben. De diploïde micronucleus is voor de geslachtelijke voortplanting. De polyploïde macronucleus is betrokken bij de continue productie van “huishoudmoleculen” en bevat hele chromosomen of fragmenten daarvan, vaak in zeer grote hoeveelheden. Bovendien, een aantal ciliaten, waaronder *Paramecium* en *Tetrahymena*, zijn makkelijk en goedkoop in grote hoeveelheden te kweken. Geen wonder dus, dat er voor *Paramecium* en *Tetrahymena* een groot internationaal “Genome Project” loopt. *Tetrahymena* is zonder twijfel favoriet bij moleculair biologen en met *Tetrahymena* is dan ook een zeer belangrijke ontdekking over activiteiten in de kern gedaan. Macronuclei van *Tetrahymena* kunnen geïsoleerd in een celvrij-kweekmedium vrij lang actief gehouden worden. Dat is belangrijk omdat je dan bij bestudering van

Coleps. Van boven naar onder: tekening; Donkerveld-microscopie (uit: <http://www.micrographia.com/specbiol/protis/cili/cili0100.htm>) en fasecontrast-microscopie.

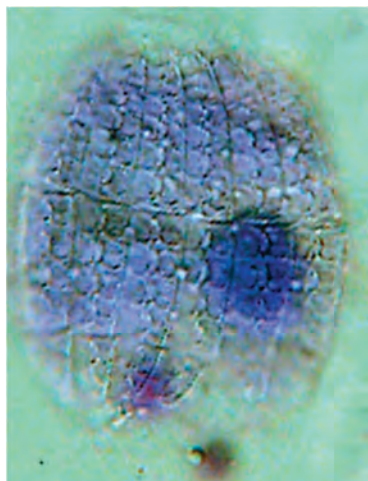
activiteiten in de kern geen verstoring door cytoplasmatische activiteiten hebt. Macronuclei bevatten onder andere grote hoeveelheden pre-ribosomaal RNA, dat is het ribosomaal RNA voordat de introns eruit verwijderd zijn. Tom Cech ontdekte nu dat het ribosomaal RNA zelf in staat is om verwijdering van een intron te verzorgen. Met andere woorden RNA heeft catalytische activiteit, het werkt dus als een enzym! (Cech et al., 1981). Later werd in het lab van Cech nog een belangrijk resultaat geboekt met kernen van ciliaten: de enzymatisch actieve eiwitsubunit van Telomerase werd ontdekt; eerst bij *Euplotes* en daarna bij *Tetrahymena*. Telomerase is een sleutelenzym voor replicatie van uiteinden van chromosomen. Afwezigheid van dit enzym wordt in verband gezien met veroudering van cellen. Al die ontdekkingen bij ciliaten bleken ook relevant voor cellen van zoogdieren. Cech kreeg voor zijn werk in 1989 de Nobelprijs voor Chemie. Het was eigenlijk ook een prijs voor *Tetrahymena* en andere ciliaten!

Inmiddels heeft de moleculaire biologie een beslissende rol gekregen in de systematiek van ciliaten en bij studies over evolutionaire verwantschappen tussen ééncelligen. Bestudering van morfologische structuur is natuurlijk ook nog van belang, maar ook hier is er een duidelijke verschuiving in gebruik van hulpmiddelen. Nu spelen fluorescentie-microscopie (ondere andere immunofluorescentie) en confocale scanning laser microscopie (CSLM) de hoofdrollen. Met fluorescentie-microscopie kan alles wat eerder met zilvertechnieken werd ontdekt mooier en helderder in beeld gebracht worden, en bovendien geven de beelden informatie over eigenschappen, posities en eventueel bewegingen van eiwitten in de cel. CSLM is superieur ten opzichte van conventionele lichtmicroscopie, omdat CSLM een hoger oplossend vermogen in combinatie met 3-dimensionale reconstructies van een cel mogelijk maakt. Voor analyses van gedrag en beweging van ciliaten zijn fasecontrast- en interferentiecontrast-microscopie nog altijd de aangewezen middelen.

Tot voorkort is er vanuit de ecologie betrekkelijk weinig aandacht geweest voor ciliaten. Dat was niet terecht; ciliaten vervullen immers een sleutelfunctie in aquatische levensgemeenschappen. Kort samengevat komt het erop neer dat de meeste ciliaten vooral veel bacteriën eten (en daarnaast vaak ook nog algijs en andere kleine organismen), en



Coleps. Van boven naar onder: zilverkleuring; immunofluorescentie (IF) met anti-tubuline en IF met anti-actine.



Coleps. Interferentiecontrast-microscopie. Oppervlak met schilddjes van calcium carbonaat.

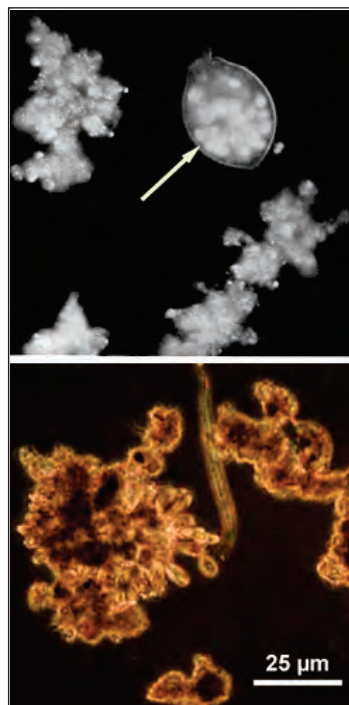
zelf gegeten worden door rotatoren en kleine kreeftachtigen die op hun beurt weer voedsel zijn voor vissen. Hun positie in ecosystemen is dus buitengewoon strategisch: enerzijds zijn daar de bacteriën, de organismen die betrokken zijn bij afbraak en mineralisering van organisch materiaal, en aan de andere kant staan ze aan de basis van voedselketens waar hogere organismen, vissen en uiteindelijk de mens, van profiteren.

In de ecologie gaat het om verspreiding en interacties tussen allerlei verschillende levensvormen in een levensgemeenschap of zoals Karl Möbius (1877) het noemde: “biocoenose”. Ernst Haeckel (1866) is waarschijnlijk de eerste die de term “ecologie” in de moderne betekenis heeft gebruikt. Het vak kreeg status toen in 1913, de eerste ecologische vereniging (de “British Ecological Society”) opgericht werd. In het zelfde jaar verscheen het eerste studieboek over ecologie: Charles Christopher Adams’ “Guide to the study of animal ecology” (Macmillan; NY, 1913). Het is merkwaardig dat ciliaten in dit boek niet voorkomen, terwijl reeds twee eeuwen eerder (1713) van Leeuwenhoek schreef over de manier waarop Vorticella voedsel uit het water verkrijgt. Bovendien, sinds de publicaties van Ehrenberg (1830 - 1838) zijn er tekeningen van ciliaten die overduidelijk kleine organismen, diatomeën en kleine algjes hebben verslonden. Ciliaten zijn immers doorzichtig en met een goed microscoop kan je zien wat een ciliaat heeft gegeten. Ehrenberg maakte ook tekeningen van rotatoren met daarin ciliaten. Zo werden al aan het begin van de 19e eeuw belangrijke delen van aquatische voedselketens zichtbaar gemaakt middels microscopie. Eerder nog, in de 18e eeuw, maakte Rösel von Rosenhof platen van kleine kreeftjes waarop Vorticella’s zijn vastgehecht (5). Hij toonde daarmee een interessant (ecologisch) fenomeen, namelijk dat een ciliaat een ander, dierlijk, organisme gebruikt om in een gunstige situatie te komen voor het verkrijgen van voedsel. Eigenlijk is het nauwelijks te begrijpen dat de ciliatologie niet aan de basis heeft gestaan van de ecologie.

De ecologische betekenis van ciliaten werd toch nog vrij spoedig onderkend, onder andere door studies van de Nederlandse hydrobioloog Redeke (1873-1945). In een onderzoek naar “Het Plankton van het Heldersche

Kanaal” (1916) bracht hij verontreiniging door rioolafvoer en voorkomen van micro-organismen (waaronder ciliaten) met elkaar in verband. Interessant was dat hij in dit onderzoek ook chemische analyse van het water betrok. In een commentaar bij dit onderzoek wees Redeke op de betekenis van plankton (waaronder ciliaten) voor de biologische reiniging van oppervlakte water.

Wegens de toename van problemen met verontreinigd oppervlakte water werd halverwege de vorige eeuw begonnen met onderzoek naar mogelijkheden van grootschalige biologische behandeling van afvalwater. Kort daarna werden de eerste rioolzuiverings-installaties gebouwd waarbij organisch materiaal door bacteriën onder aerobe omstandigheden wordt afgebroken, dat wil zeggen, rioolslib wordt met lucht doorborreld waardoor bacteriën in betrekkelijk zuurstofrijke omgeving organisch materiaal kunnen mineraliseren. Aerobe afbraak gaat vele malen sneller en beter dan afbraak in zuurstofloze (anaerobe) omgeving zoals gebeurt in zogenaamde “septic tanks”. De effectiviteit van de aerobe behandeling van rioolslib wordt onder andere bepaald door de samenstelling van de bacterie-populaties in het doorborrelde slib (ook wel actief slib genoemd). Bacteriën hebben de neiging samen te klonteren (of te “vlokken”) op het organische materiaal. De vorm, afmeting en eigenschappen van die klonten (of vlokken) hangt af van de samenstelling van de bacterie-populaties in het actieve slib. Ciliaten hebben als bacterie-eters een belangrijke effect op regulatie van bacterie-populaties in het actieve slib en daarmee op de “vlokkigheid” in de basins van de zuiveringsinstallatie. Tot de ciliaten die in zuiveringsinstallaties van belang zijn behoren onder andere *Aspidisca* en *Euplotes* die over oppervlakken van “vlokken” wandelen en daarbij bacteriën weggrazen; planktonisch levende ciliaten zoals *Paramecium* en sessiele ciliaten zoals *Vorticella*. Vooral de laatste groep is van belang omdat bij doorstroming van de basins de populatie van vastzittende, sessiele, ciliaten redelijk stabiel kan blijven. De samenstelling van de ciliaten- en bacterie-populaties in de zuiveringsbasins bepalen voor een groot deel de kwaliteit van het water dat uit de rioolzuiveringsinstallaties naar het oppervlakte-water stroomt. Ciliaten worden daarom nu gerekend tot organismen met belangrijke maatschappelijke en biotechnologische betekenis.

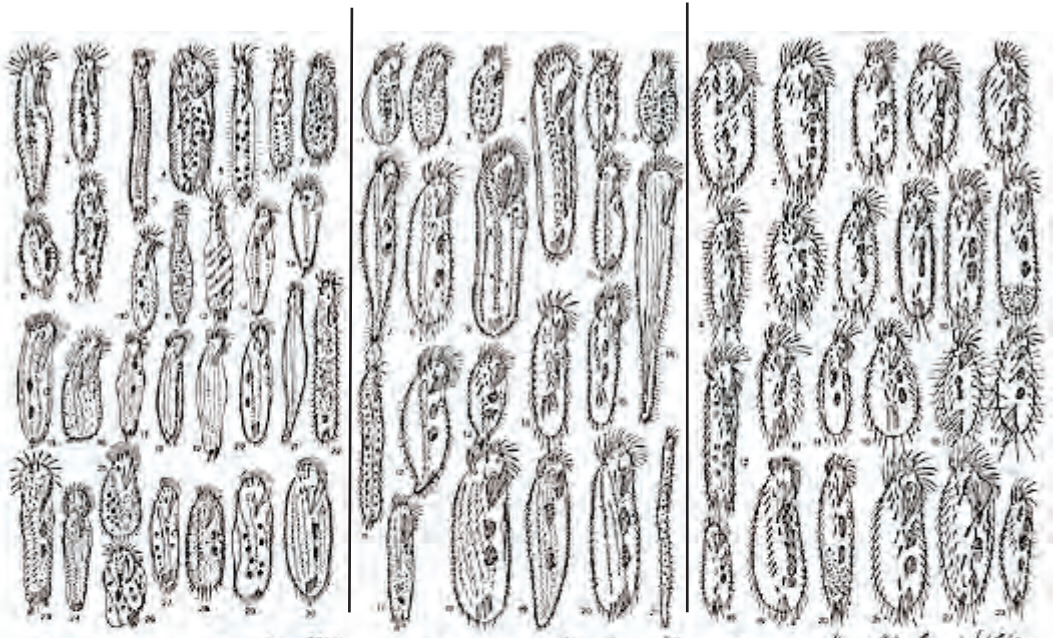


Boven: Vorticella op slibvlokken met fluorescerende bacteriën. De voedselvacuolen van Vorticella (pijl) zijn dus ook fluorescerend. (Uit: van der Drift et al., 1977.

Onder: Häggblom, Microbiology of floc. Biodegradation and Bioremediation. Un. Jyväskylä, Finland, jan 2007.

Nog een enkele opmerking over mensen in de ciliatologie.

Aan het begin van de ciliatologie staat een éénling, de autodidact en amateurbioloog Antho-
nie van Leeuwenhoek. Inmiddels is het vak volwassen geworden en in de meeste gevallen
wordt vooruitgang in de wetenschap nog slechts geboekt door groepen specialisten. Maar
af en toe is er toch weer een amateur die in z'n eentje grenzen verlegt, zo'n éénling was de
gymnasiumleraar Alfred Kahl (1877-1946). Om allerlei redenen was Kahl uitzonderlijk.
Door zijn dochter (een biologie studente) werd hij op het idee gebracht om ciliaten te bestu-
deren. Als amateur en autodidact had hij geen bijzondere voorzieningen. Hij beschikte
slechts over een eenvoudig lichtmicroscop met slechts 2 objectieven, één voor overzich-
ten en een olie-immersie-objectief. Met deze uitrusting deed hij in zijn vrije tijd onderzoek
en publiceerde hij in tien jaren 21 belangrijke artikels (1800 gedrukte pagina's!!), met een-
voudige, doch uiterst trefzekere illustraties. Kahl beschreef nieuwe families, geslachten en
soorten en reviseerde de systematiek van ciliaten. Kahl's werk, maar vooral zijn illustraties
zijn nog steeds een "bijbel" voor de ciliatoloog.



Tekeningen van *Hypotriche* ciliaten uit: Alfred Kahl, 1932. *Urtiere oder Protozoa I: Wimpertiere oder Ciliata (Infusoria) 3. Spirotricha*. *Tierwelt Dtl.* 25, 399-650.

Afgebeeld zijn van links naar rechts: pag. 580, 584 en 600 met in de eerste rij, eerste kolom re-
spectievelijk: *Holosticha*, *Keronopsis* en *Onychodromus*.



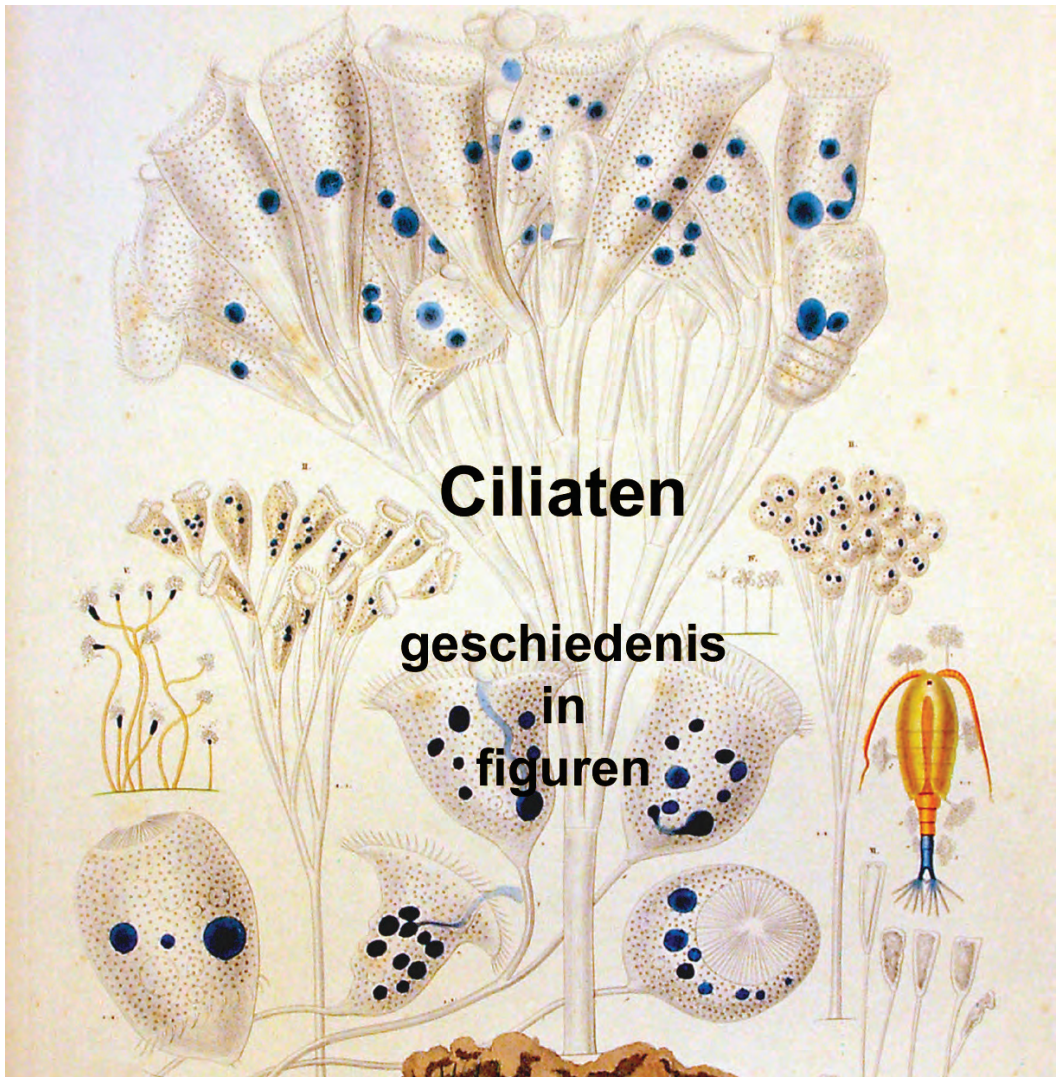
Berkelse Mere, anno 2005.

Berkelse Mere, de plek waar de ciliatologie begon.

Overall waar water is komen ciliaten voor, maar er zijn natuurlijk plaatsen waar de soortenrijkdom groot is en waar je ciliaten in grote hoeveelheden kan aantreffen. Tot die gebieden behoren sloten en plassen van de veenweide. Vooral in het najaar, als de bodem bedekt is met rottend bladafval, zijn dat uitstekende plaatsen om ciliaten te verzamelen. Geen wonder dat het water waarin Anthonie van Leeuwenhoek voor het eerst ciliaten zag, afkomstig was uit een veenweideplas. Hij schrijft: “...*About two hours distant from this town (Delft) there lies an inland lake, called the Berkelse Mere, whose bottom in many places is very marshy, or boggy. Its water is in winter very clear, but at the beginning or in the middle of summer it becomes whitish, and there are then little green clouds floating through it....*” (2).

In een brief van 7 september 1674 aan de Royal Society London, vertelt van Leeuwenhoek over z'n eerste ciliatenvangst. Tijdens een boottocht over het Berkelse meer vulde hij een fles met water en de volgende dag inspecteerde hij het water met z'n microscoop. “...*and examining this water next day, I found floating therein divers earthy particles*” (2), en vervolgens beschrijft hij allerlei kleine organismen waaronder “*t klokkedyr*”, waarschijnlijk Vorticella.

Het is niet alleen om historische redenen dat alle ciliaten die in dit boek besproken worden afkomstig zijn uit een authentiek hollands veenweidegebied: “Klarenbeek”. De veenweide is karakteristiek landschap voor grote delen van West Nederland en ondanks de druk op het milieu, is de veenweide nog altijd een bijzondere en rijke bron van ciliaten.



*Plaat XXVII uit C.G. Ehrenberg, 1838.
Die Infusionsthierchen als vollkommene Organismen.
Ein Blick in das tiefere organische Leben der Natur.*

Over ontwikkelingen in de ciliatologie, vanaf Anthonie van Leeuwenhoek en Christiaan Huygens tot nu, is veel te verhalen, maar een serie afbeeldingen van ciliaten, geplaatst in chronologische volgorde, stelt elk verhaal, hoe spectaculair ook, in de schaduw. Uit een geschiedenis in plaatjes blijkt veel meer dan wat men in ciliaten ontdekte, er wordt ook iets duidelijk over vorderingen en technieken in de celbiologie. Bovendien zien we, dat figuren aanvankelijk produkt waren van zowel nauwkeurige waarneming, interpretatie als van artistieke en grafische compositie. In de twintigste eeuw wordt het steeds minder gebruikelijk om deze aspecten in afbeeldingen samen te brengen, de hoeveelheid nauwkeurige informatie per plaat is het belangrijkste dat telt. Zo wordt een geschiedenis in plaatjes ook enigszins een geschiedenis van de cultuur in de wetenschap.

Ciliaten in de 17e en 18e eeuw

Waarnemingen met loupe en samengesteld microscoop



A. *Vorticella* ?; uit Huygens, Dagboek, 26 nov. 1678: “In het lang bewaarde peperwater dat de heer Rømer me had gebracht was een nieuwe soort van grote diertjes van deze vorm, met een lange staart bevestigd aan een of ander hoopje vuil of vet, dat meestal vast bleef. En het diertje had geen enkele andere beweging, behalve dat het zich van tijd tot tijd heel plotseling terugtrok aan zijn staart, die zich dan opkrulde zoals in deze tweede figuur. Vervolgens stelde het zich weer op zoals eerst. Ze schenen een heel grote mond te hebben, die zich opende wanneer de staart uitgestrekt was, en het water scheen door deze mond te stromen; kleine diertjes kwamen vaak aangesneld tegen deze mond, zonder er echter ooit naar binnen te gaan. In de ingewanden was er heel wat te zien, zoals belletjes of eitjes.....”.

B. *Vorticella* (midden bovenste rij), *Dileptus* (rechts onder) en enkele ondefinieerbare ciliaten. Deel van fig. 8 uit: Joblot, 1718.

C. *Epistylis* ? op een *Cyclops*. Uit: Roesel von Rosenhof, 1755. Deel van blad XCVIII.

D. *Vorticella* (boven) en *Stentor* (onder); uit: Shaw, 1808. Deel van plaat 139.

Beeldvorming van microscopen uit 17e en 18e eeuw was onvoldoende om fijne details in het cytoplasma zichtbaar te maken.



Ciliaten in de 18e en 19e eeuw, vergelijking

Van ongecorrigeerd objectief naar achromatische optiek.

Bovenste rij Vorticella; middelste rij Stentor en onderste rij Spirotriche ciliaten van links naar rechts respectievelijk Euplotes, Stylonychia en Stylonychia.

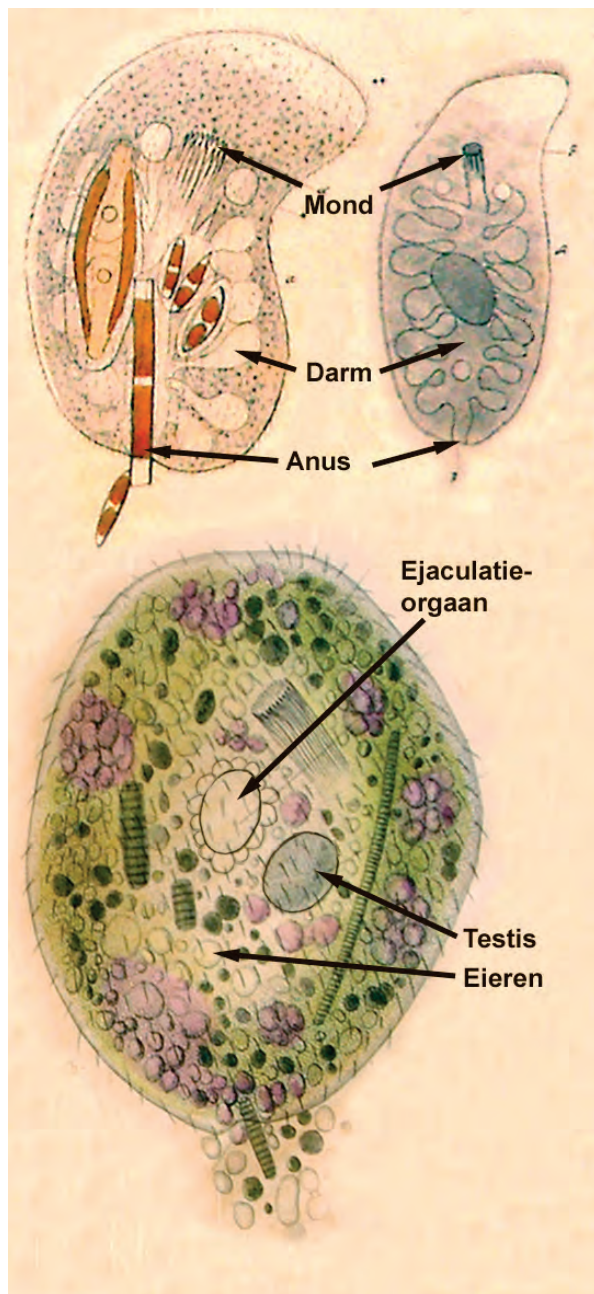
Linker kolom, platen uit Müller, 1786. Hij gebruikte een samengesteld microscoop met ongecorrigeerde lenzen.

Middelste kolom, platen uit Ehrenberg, 1830. Ehrenberg maakte gebruik van een eenvoudig samengesteld microscoop met een achromatisch objectief.

Rechter kolom, platen uit Bütschli, 1880. Waarschijnlijk had Bütschli de beschikking over het “nieuwe” microscoop van Zeiss, dat uitgerust was met achromatische optiek en een Abbe-condensor, een microscoop dat wat betreft optische prestaties vergelijkbaar is met een hedendaags standaardmicroscoop.

De kwaliteit van de waarnemingen van Müller, Ehrenberg en Bütschli, weerspiegelen de technologische verbeteringen van microscopen over ongeveer 100 jaar. In de tijd van Bütschli was het pas mogelijk om cytoplasmatische structuren, zoals micro- en macronucleus, pulserende- en voedselvacuolen goed te onderscheiden.

“Orgaanstelsels” in ciliaten.



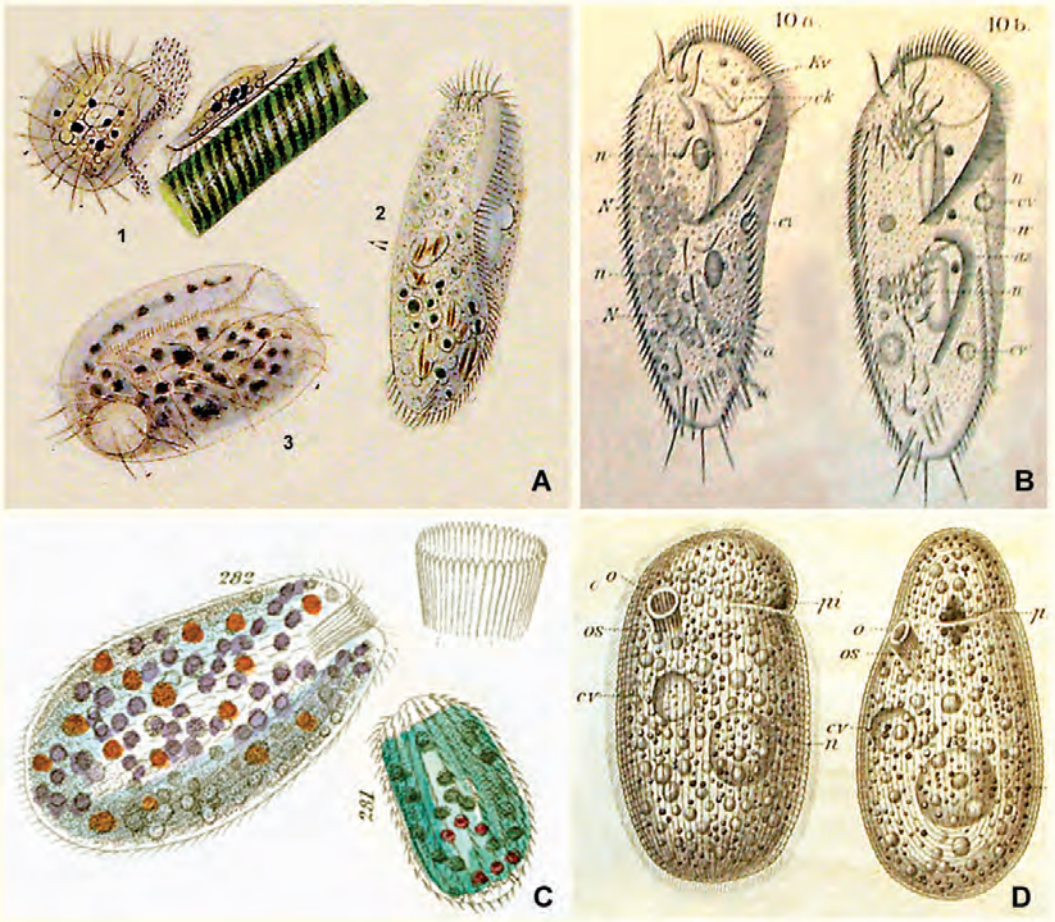
Ehrenberg (1830 - 1838) was van mening dat ciliaten miniatuur-uitvoeringen zijn van hogere organismen. Ciliaten zouden orgaanstelsels hebben, zoals die ook in hogere organismen voorkomen. Zo zag hij tussen celmond en celanus een darmstelsel liggen. De macronucleus zag hij aan voor testis en de contractiele of pulserende vacuole voor ejaculatie-orgaan. De micronucleus zou samen met allerlei kleine bolletjes in de cytoplasma het ovarium voorstellen. In de publicatie van 1834 werkt Ehrenberg zijn opvatting nauwkeurig uit. Hij beschrijft naast tanden, mond, spijsverteringskanaal en celanus, voortplantingsorganen een zintuig, (het oog) en de voortbewegingssystemen van ciliaten.

Afgebeeld zijn *Chilodon*, boven, en *Nassula*, onder.

De figuren zijn uit Tafel I en II, Ehrenberg, 1834.

Ciliaten in de 19e eeuw

Eenvoudige microscopen met achromatische objectieven aan het begin van de eeuw en aan het einde van de eeuw, achromatische optiek en Abbe-condensor.



A. Figuren uit Ehrenberg, 1838. 1, *Euplotes*; 2, *Stylonychia*; 3, *Stylonychia*; delen uit *T XLII*.

B. *Stylonychia* uit Stein, 1859. Een afbeelding uit Stein's beroemde serie *Hypotriche ciliaten*.

C. *Nassula* met detail van de *cyrtos* (=Nasse of *Cytopharyngeale basket*); uit: Pritchard, 1841.

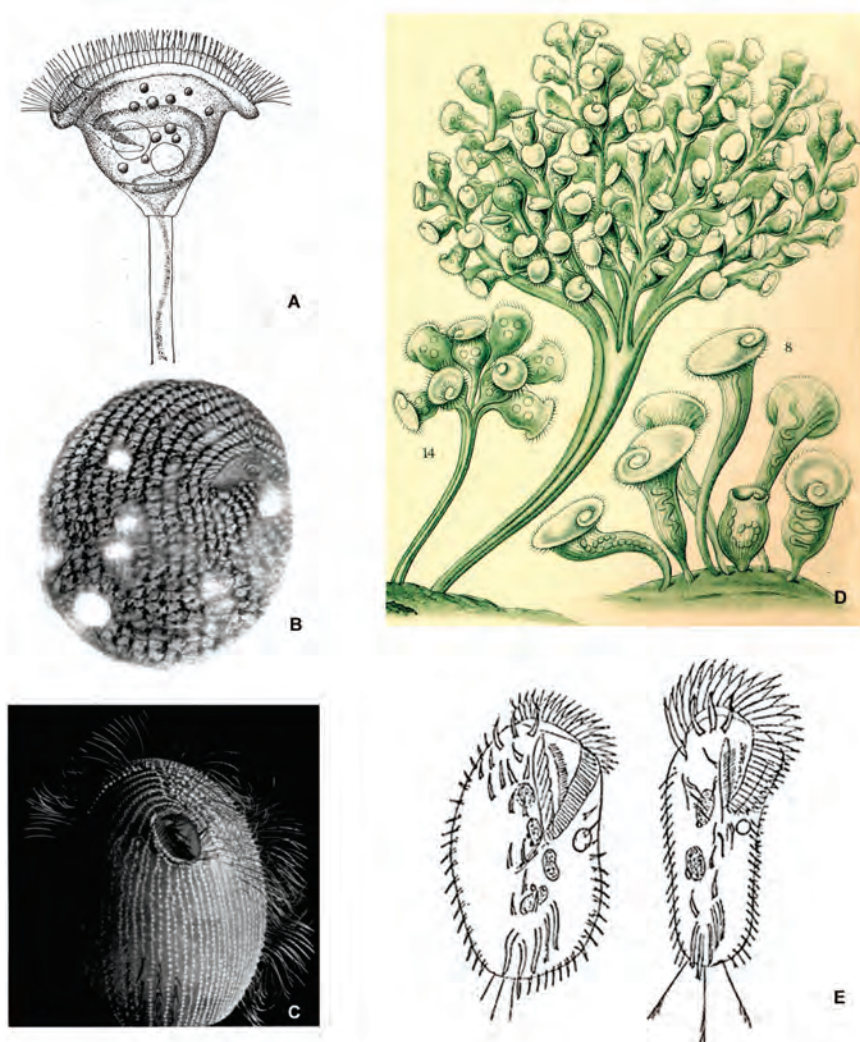
D. *Nassula*, deel *Taf. IX*; uit: Bütschli, 1880.

In de linker figuren, A en C, uit de eerste helft van de eeuw, speelt naast precisie van waarneming, artistiekteit nog een rol.

De figuren B en D uit de tweede helft van de eeuw hebben bijna het karakter van een foto, gemaakt door een "koele" waarnemer.

Ciliaten in de 1e helft 20e eeuw

Achromatische objectieven, zilverkleuring



A. *Vorticella* uit: Calkins, 1901, fig. 59.

B. *Colpoda*, uit: Klein, 1926., zilverkleuring.

C. *Glaucoma*, glasmodel naar een zilverkleuring, uit: Klein, 1957.

D. *Zoothamnium* (14) en *Stentor* (8); deel van Tafel 3 uit: Haeckel, 1904.

E. *Stylonychia*., uit: Kahl, 1932. Fig. 14 en 15, p 616.

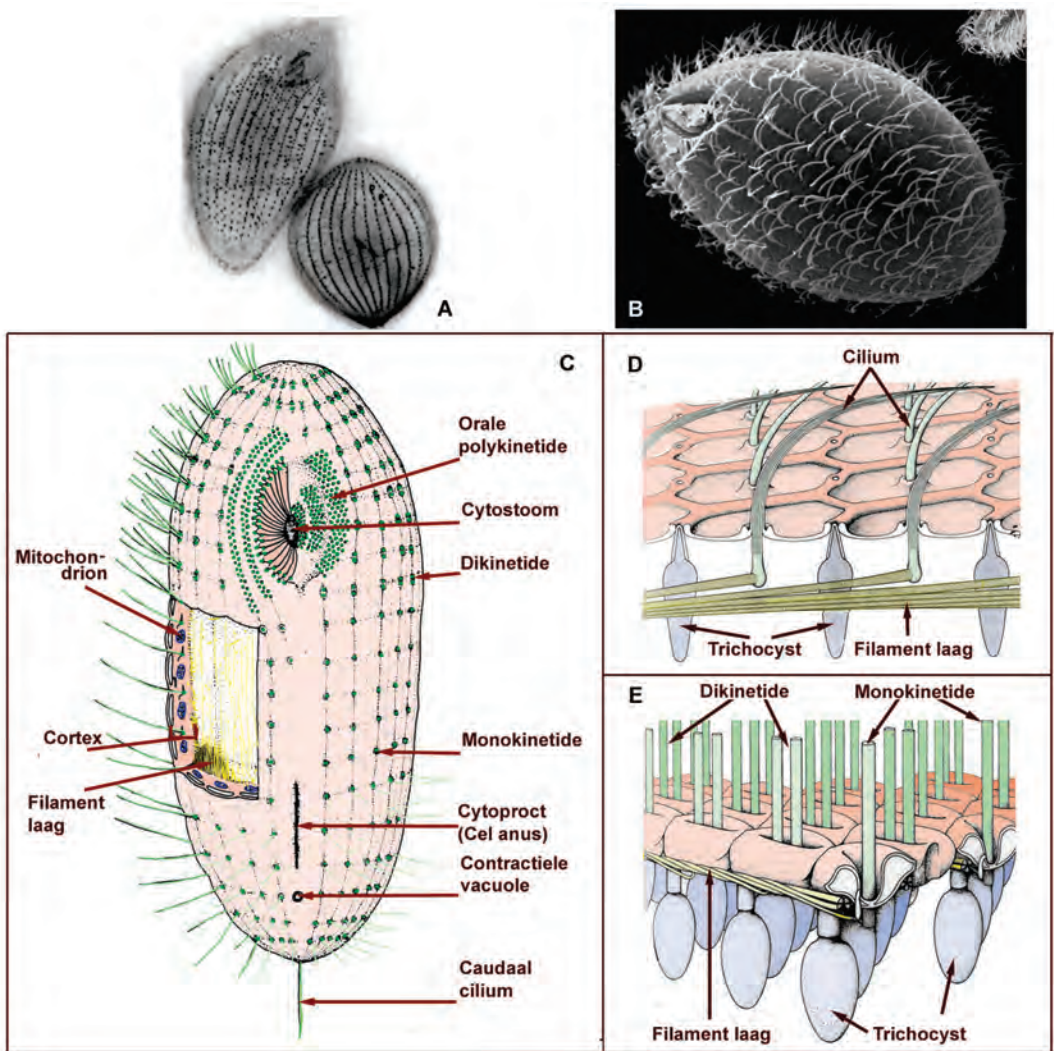
Het is duidelijk dat de afbeeldingen van Haeckel niet passen in de wetenschappelijke traditie van zijn tijd. Hij werd danook meer als artiest dan als bioloog getaxeerd.

Calkins en Kahl behoren tot de grote ciliatologen, hun tekeningen zijn zo precies, dat ze nu nog steeds in determinatie tabellen worden gebruikt.

Met de introductie van zilverkleuringen (reeds bekend uit de neurobiologie) probeerde Bruno Klein fibrillaire structuren in ciliaten op te helderen. De resultaten waren uitstekend; kinetiden werden geïdentificeerd en dit leidde tot gedeeltelijke herschrijving van de systematiek van ciliaten.

Ciliaten in de 2e helft 20e eeuw

Zilverkleuring; Scanning electronenmicroscopie; Modellen



A. *Tetrahymena*, zilverkleuring; uit: Lynn en Small, 2000.

B. *Tetrahymena*, scanning electronenmicroscopie; uit: Lynn en Small, 2000.

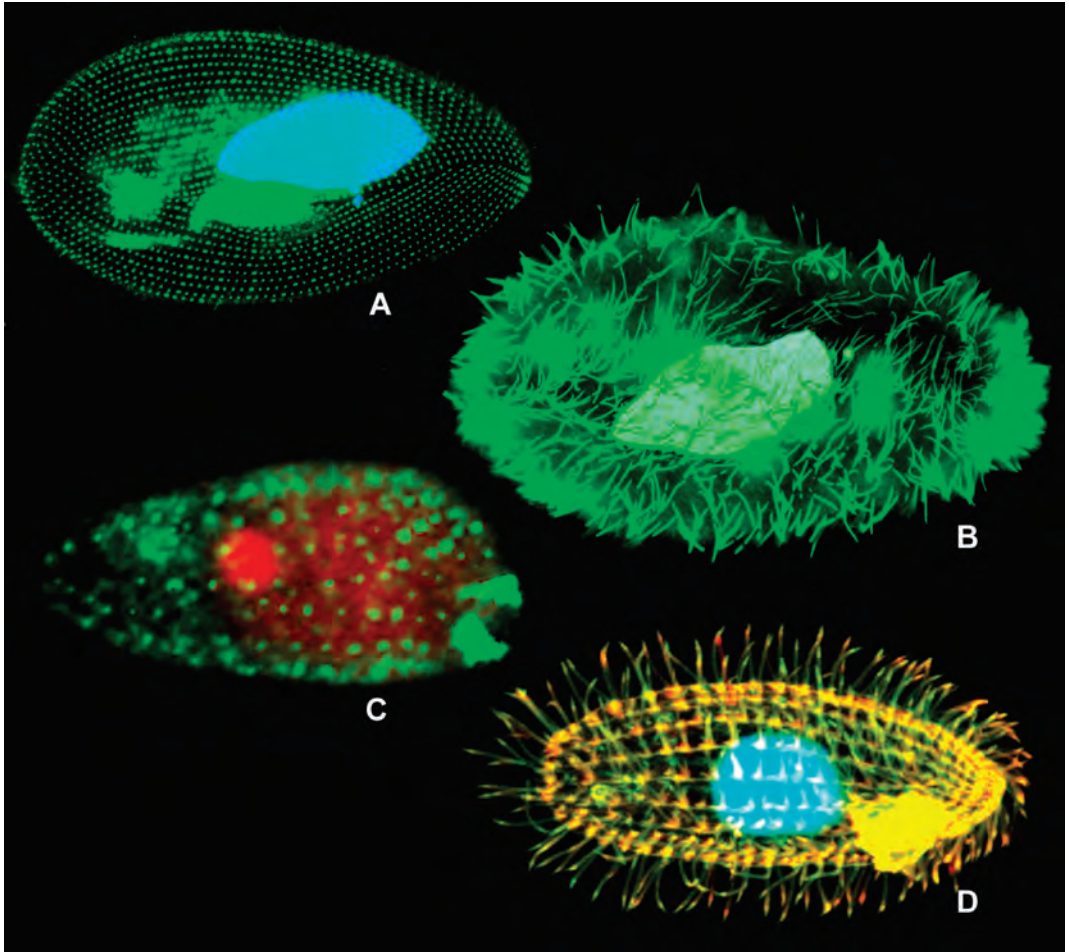
C. Model van ciliaat; gebaseerd op transmissie electronenmicroscopie. Naar: Lynn en Small, 2000.

D, E. Modellen van oppervlakte- en cortex-structuren van een ciliaat, gebaseerd op transmissie electronenmicroscopie. Naar: Corliss, 1961.

Een belangrijk deel van onderzoek op ciliaten is geconcentreerd op vragen over de organisatie van corticale en subcorticale structuren. Zilverkleuringen en electronenmicroscopie zijn vanaf de jaren dertig tot het einde van de twinstigste eeuw de belangrijkste hulpmiddelen geweest.

Ciliaten in de 2e helft 20e eeuw

Fluorescentie en Confocale scanning laser microscopie (CSLM), op twee paradepaardjes van de ciliatologie: *Paramecium* en *Tetrahymena*.



A. *Paramecium*. Immuunfluorescentie-CSLM. Basale lichaampjes zijn met anti-tubuline groen gekleurd. Macronucleus is blauw. Uit: http://www.cns.fr/externe/English/Projets/Projet_FN/organisme_FN.html. (foto F. Ruiz).

B. *Paramecium*. Immuunfluorescentie-CSLM. Ciliën zijn met anti-tubuline groen gekleurd. Macronucleus is blauw. Uit: http://www.cns.fr/externe/English/Projets/Projet_FN/organisme_FN.html. (foto J. Beisson).

C. *Tetrahymena*. Immuunfluorescentie. Basale lichaampjes zijn met anti-tubuline groen gekleurd. Macronucleus is roodgekleurd met acridine oranje.

D. *Tetrahymena*. Immuunfluorescentie, CSLM. Kleuring van ciliën (geel) en macronucleus (blauw). Uit: Eisen et al., 2006.

Moleculaire en celbiologische technieken hebben vooral dankzij de confocale scanning laser microscopie (CSLM) het onderzoek aan ciliaten totaal veranderd. In drie-dimensionale beelden worden posities van eiwitten met grote precisie weergegeven, zelfs transport van eiwitten in de cel kan zichtbaar gemaakt worden. Het lijkt zelfs of met de CSLM naast de precisie ook de articticiteit in de afbeeldingen terug is.

Bijlage

In 2006 is er in het voorjaar, zomer, herfst en aan het begin van de winter verzameld. Dichtbij de waterkant werd dan een 1 liter fles met water gevuld, meestal kwam bij het verzamelen in zowel sloot als poel, met het water ook allerlei materiaal van de bodem mee, zoals rotte bladeren, stukken van waterplanten (meestal waterpest) en flab. Ter plekke werden enkele karakteristieken van het water bepaald: temperatuur, zuurgraad (pH), geleiding ($\mu\text{S}/\text{cm}$), zuurstofgehalte (DO) (tabel 1). Binnen twee tot drie uur na het verzamelen werd de inhoud van de fles uitgegoten in een open plastic voorraadbak van 2 liter. Op twee daarop volgende dagen werden de water-samples microscopisch onderzocht. In tabel 2 staan de ciliaten vermeld die in poel en/of sloot aangetroffen zijn.

tabel 1 Waterkwaliteit

2006	Poel				Sloot			
	temp	pH	$\mu\text{S}/\text{cm}$	DO	temp	pH	$\mu\text{S}/\text{cm}$	DO
februari	6.1	6.9	233	80%	6.1	7.0	479	40%
maart	5.3	6.9	289	89%	5.4	7.4	551	74%
juni	13.2	7.0	311	60%	14	7.3	661	55%
juli	21.3	6.8	333	80%	21.3	7.3	587	72%
september	21	6.7	291	75%	21.1	7.1	583	70%
october	19.5	6.8	290	85%	19.5	7.4	635	85%
december	7.2	6.8	275	90%	7.2	6.9	496	70%

fosfaat, nitraat en nitriet waren in water van de poel niet detecteerbaar, in de sloot werden hoeveelheden tot 4 mg/l nitraat en nitriet en 0.2 mg/l fosfaat gemeten.

tabel 2 Ciliaten in poel en sloot, gedetermineerd op niveau van geslacht.

	Poel	Sloot
Amphileptus	x	x
Aspidisca	x	x
Balanonema	x	x
<i>Balladyna</i>		<i>x</i>
<i>Brachonella</i>	<i>x</i>	
Chilodonella	x	x
Cinetochilum	x	x
Coleps	x	x
Colpidium	x	x
Cothurnia	x	x
<i>Cristigera</i>	<i>x</i>	
Cyclidium	x	x
Dileptus	x	x
<i>Enchelyodon</i>		<i>x</i>
<i>Epistylis</i>	<i>x</i>	
Euplotes	x	x
Frontonia	x	x
Glaucoma	x	x
Halteria	x	x
Holosticha	x	x
Lacrymaria	x	x
<i>Lagynophrya</i>	<i>x</i>	
Lembadion	x	x
Litonotus lamella	x	x
Litonotus cygnus	x	x
<i>Loxodes</i>	<i>x</i>	
<i>Loxophyllum</i>	<i>x</i>	
Mesodinium	x	x
Nassula	x	x
Oxytricha	x	x
P.bursaria	x	x
P.caudatum	x	x
<i>Paruroleptus</i>		<i>x</i>

	Poel	Sloot
<i>Plagiopyla</i>		<i>x</i>
Platycola	x	x
Platynema	x	x
Pleuronema	x	x
Prorodon	x	x
<i>Spathidium</i>	<i>x</i>	
Spirostomum	x	x
Stentor	x	x
Stichotricha	x	x
Strombidinopsis	x	x
Strombidium	x	x
Strombilidium	x	x
Strongylidium	x	x
Stylonychia	x	x
Tetrahymena	x	x
Thuricola	x	x
Tintinnidium	x	x
<i>Trachelophyllum</i>		<i>x</i>
<i>Trichodina</i>	<i>x</i>	
<i>Trichophrya</i>	<i>x</i>	
<i>Urocentrum</i>	<i>x</i>	
<i>Uronema</i>		<i>x</i>
Urosoma	x	x
Urostyla	x	x
Urotricha furcata	x	x
Vaginicola	x	x
Vorticella	x	x

Bekijken van Ciliaten

Wat is nodig om ciliaten te bekijken?

Slootwater; een kleine pipet; objectglas; behangsellijm (2 gr opgelost in 100 ml water); dekglasje; microscoop met een 4x; 10x en een 20x of 40x objectief.

Neem een schep slootwater, liefst met wat los materiaal van de bodem van de sloot (detritus), een paar waterplanten en eventueel wat flab (het fijne groene materiaal dat aan het oppervlak van de sloot drijft).

Breng het water zo snel mogelijk naar huis, stort het in een platte bak en laat het overnacht staan op een koele plaats met niet al te veel licht.

Smeer op een objectglas een zeer dunne laag behangsellijm (behangsellijm vertraagt de bewegingen van ciliaten).

Neem met de kleine pipet een druppel slootwater uit de bak. De meeste ciliaten vind je vlak boven of juist in de laag met detritus. Zorg dat er niet te veel van het losse detritus in de pipet komt, want dan is het moeilijk om ciliaten tussen het losse materiaal te zien.

Breng de druppelwater op het objectglas en dek het water af met een dekglasje. Druk het dekglasje enigszins aan. Water dat aan de zijkanten van onder het dekglasje komt wordt met een tissue verwijderd.

Als alternatief: trek wat algendraden uit de flab of pluk een stukje van een waterplant en leg dat met aanhangend water op het objectglas en dek af met een dekglasje.

Bekijk het prepraat met het microscoop. Gebruik bij het zoeken naar ciliaten een lage vergroting (4x of 10x objectief), draai pas als je een ciliaat in beeld hebt naar een hogere vergroting. Het is vaak handig om de belichting niet optimaal in te stellen. Draai bijvoorbeeld de condensor van het microscoop naar beneden en zorg voor een enigszins scheve belichting.

Literatuur

- Bütschli O. 1876. Studien über die ersten Entwicklungsvorgänge der Eizelle, die Zelltheilung und die Conjugation der Infusorien. Abh. d. Senckenb. Naturf. Ges. 10, 1-250. Christian Winter, Frankfurt a. M.
- Bütschli O. 1880-1889. Dr. H. G. Bronn's Klassen und Ordnungen des Thier-Reichs, wissenschaftlich dargestellt in Wort und Bild. 3. Abt.: Infusoria und System der Radiolaria. Christian Winter, Leipzig.
- Calkins G.N. 1901. Vorticella; fig. 59 uit: Marine Protozoa from Woods Hole. Bulletin of the United States Fish Commission 21:415-468.
- Cech T. R., Zaug A. J. and Grabowski P. J. 1981. In vitro splicing of the ribosomal RNA precursor of Tetrahymena: involvement of a guanosine nucleotide in the excision of the intervening sequence. Cell 27, 487-496.
- Chatton E. and Lwoff A. 1930. Impregnation, par diffusion argentique, de l'infuciliature des cilium marins et d'eau douce, après fixation cytologique et sans dessiccation. Comp. Rend. Soc. Biol. 104, 834-836.
- Corliss J.O. 1961; The ciliated protozoa. Pergamon press, Oxford.
- Dobell C. 1932. Antony van Leeuwenhoek and his "little animals". Bale, Sone and Danielsson, London.
- Drift C. van der; Seggelen E. van; Stumm C.; Hol W. and Tuinte J. 1977. Removal of Escherichia coli in Wastewater by activated sludge. Appl. Environ. Microbiol. 34, 315-319.
- Ehrenberg C.G. 1830. Organisation, Systematik und Geographisches Verhältnisz der Infusionsthierchen. Königlich Akademie der Wissenschaften, Berlin.
- Ehrenberg C.G. 1834. Organisation in der Richtung des kleinste Raumes. Königlich Akademie der Wissenschaften, Berlin.
- Ehrenberg C.G. 1838. Die Infusionsthierchen als vollkommene Organismen. Ein Blick in das tiefere organische Leben der Natur. Leipzig, L. Voss, 1838.
- Eisen JA, Coyne RS, Wu M, Wu D, Thiagarajan M, et al. (2006) Macronuclear genome sequence of the ciliate Tetrahymena thermophila, a model eukaryote. PLoS Biol 4(9): e286.
- Ellis J. 1769. Observations on a particular manner of increase in the animalicula of vegetable infusions, with the discovery of an indissoluble salt arising from hempseed put into water till it becomes putrid. Philosophical Trans. Royal Society, 1769, 12, 612-619.
- Fabczak H. and Fabczak S. 2005. Photosensory transduction in lower eukaryotes. Acta Biochim. Pol. suppl. 2005 p 68.
- Finley, H.E. 1974. The Peritrichs, now and then: 1676 to 1973. Trans. Amer. Micros. Soc. 93, 307-313.
- Fokin, S.I. 2001. The rise and development of protistology in St Peterburg, Russia. Protistology, 2 (1), 68 – 72.
- Fokin, S.I. 2004. A brief history of ciliate studies (late XVII – the first third of the XX century). Protistology 3 (4), 283 – 297.
- Haeckel E. 1904. Kunstformen der Natur. Bibliographisches Institut. Leipzig und Wien.
- Heckmann K. 1995. Rauber-induzierte Feindabwehr bei Protozoen. Naturwissenschaften, 82, 107-116.

- Hemmersbach R. and Häder D.P. 1999. Graviresponses of certain ciliates and flagellates, *Faseb J.* 13, S69.
- Jahn T. L.; Bovee E.C. and Jahn F.F. 1949. *How to know the Protozoa*. 2nd ed. McGraw-Hill, Boston
- James J. 1969. *Microscopische Waarnemingsmethoden*. Oosthoek, Utrecht.
- Joblot L. 1718. *Observations d'Histoire Naturelle, Faites avec le Microscope*, etc. Briasson, Paris.
- Kahl A. 1930. Urtiere oder Protozoa I: Wimpertiere oder Ciliata (Infusoria). In: *Die Tierwelt Deutschlands* (Ed. Dahl F.). Part 18, 21, 25, 30. Gustav Fischer, Jena.
- Klein B.M. 1926. Ergebnisse mit einer Silbermethode bei Ciliaten. *Arch. Protistenk.*, 56 243-279.
- Klein B.M. 1957. Das Neuroformative System als nervliche Urstufe in der Haut Einzelliger. *Biomedical and Life Sciences and Medicine*. 18, 344-351.
- Kopp M. 2003. Phenotypic plasticity from a predator perspective: empirical and theoretical investigations. Thesis Un. München.
- Kuhlmann H.W. 1998. Photomovements in ciliated protozoa. *Naturwissenschaften*, 85, 143-154.
- Lechevalier H. 1976. Louis Joblot and His Microscopes. *Bacteriol. Rev*, Vol. 40, 241-258.
- Lee J.L. et al., 2000. *An Illustrated guide to the protozoa*. Allen Press Inc. Lawrence, Kansas.
- Lynn D.H. 1981. The organization and evolution of microtubular organelles in ciliated protozoa. *Biol. Rev.* 56, 243-292
- Lynn D.H. and Small E.B., 2000; Ciliophora, Introduction. *The illustrated guide of the protozoa*. Allen Press, Lawrence Kansas USA.
- Lwoff A. 1950. Problems of morphogenesis in ciliates. John Wiley & sons Inc. New York
- Miyake A; Buonanno F; Saltalamacchia P; Masaki M.E.; Lio H. 2003. Chemical defence by means of extrusive cortical granules in the heterotrich ciliate *Climacostomum virens*. *Europ. J. Protistol.* 39, 25-36.
- Müller O.F. 1773. *Vermivm terrestrium et fluviatilium seu animalium infusoriorum, helminthicorum et testaceorum*. Hauniae, Copenhagen.
- Müller O.F. 1786. *Animalcula Infusoria Fluvia Tilia et Marina*. Hauniae, Copenhagen.
- Möbius K. 1877. *Die Auster und die Austernwirtschaft*. Berlin. (English translation) U.S. Commission Fish and Fisheries Report, 1880: 683-751.
- Nattoh Y. and Eckert R. 1969. Ionic mechanisms controlling behavioral responses of *Paramecium* to mechanical stimulation. *Science* 164, 963-965.
- Neugebauer D.C. & Machemer H. 1997. Is there an orientation-dependent excursion of the Müller body in the "statocyst" of *Loxodes*. *Cell Tissue Res.*, 287, 577-582.
- Neugebauer D.C.; Machemer-Rönisch S.; Nagel R.; Bräucker R. and Machemer H. 1998. Evidence of central and peripheral gravireception in the ciliate *Loxodes striatus*. *J. Comp. Physiol. A*. 183, 303-311.
- Pan J., Wang Q. and Snell W.J. 2005. Cilium-generated signaling and cilia-related disorders. *Lab. Invest.* 85, 452 - 463.
- Patterson D. J. 1996. *Free-Living Freshwater Protozoa: A Color Guide*. John Wiley & Sons, New York, Toronto.

- Pritchard A. 1834. The natural history of animalcules: containing descriptions of all the known species of infusoria. Whittaker and co., London.
- Pritchard A. 1841. A History of Infusoria, Living and Fossil: Arranged According to 'Die Infusionsthierchen' of C. G. Ehrenberg. Whittaker and Co. London.
- Redeke H.C. 1925. Het plankton van het Heldersche kanaal in 1916. Verslag van de Gezondheids-Commissie te Helder over 1924.
- Shaw G. 1806. General Zoology, or systematic Natural History. G.Kearsly, London.
- Streble H. und Krauter D. 2002. Das leben im Wassertropfen. Kosmos, Stuttgart.
- Stein F. 1859. Der Organismus der Infusionsthier nach Eigenen Forschungen in Systematischer Reihenfolge Bearbeitet. Bd. I. Die Hypotricken Infusionsthier. Engelmann, Leipzig.
- Stein F. 1867. Der Organismus der Infusionsthier nach Eigenen Forschungen in Systematischer Reihenfolge Bearbeitet. Bd.II. Naturgeschichte der Heterotricken Infusorien. Engelmann, Leipzig.
- Ueyama S., Katsumaru H., Suzaki T and Nakaoka Y. 2005. *Halteria grandinella*: a rapid swimming ciliate with a high frequency of ciliary beating. *Cell Motil Cytoskeleton*. 2005; 60:214-21.
- Verworn, M., 1888, Biologische Protisten-Studien: Zeitschrift für Wissenschaftliche Zoologie; 46, no 4, 455-470, pl. 32.
- Verworn M. 1889a. Die polare Erregung der Protisten durch den galvanischen Strom. Pflügers, Archiv f. Physiologie, Bd. XLVL; pp 1- 36. 2e artikel: Volume 46, Number 1 / December, 1890
- Verworn, M., 1889b, Psycho-physiologische Protisten-Studien. Experimentelle Untersuchungen: p. I-VIII, 1-218, pls. 1-6; Gustav Fischer (Jena).
- Verworn, M., 1913, Irritability. A physiological analysis of the general effect of stimuli in living substance: p. I-XII, 1-264; Yale University Press, "Silliman Memorial Lectures" (New Haven).

Websites

- 1 Brieven van Antonie van Leeuwenhoek.
<http://www.euronet.nl/users/warnar/leeuwenhoek.html>
- 2 Doubts concerning the discoveries of Van Leeuwenhoek.
<http://www.euronet.nl/users/warnar/doubts-leeuwenhoek.html>
- 3 Dagboek van Huygens: Waarnemingen met een microscoop
Eerste deel (1678 - 1680) (Vertaling uit het Frans).
<http://www.xs4all.nl/~adcs/Huygens/13/micr-XIv.html#26-11-78>
- 4 From dilettante to diligent experimenter: a reappraisal of Leeuwenhoek as microscopist and investigator. Brian J. Ford:
<http://www.brianjford.com/a-av101.htm>
- 5 Rösel von Rosenhof A.J. 1755. Insecten-Belustigung Vol. 3. Raspe, Nürnberg.
<http://www.dvjb.kvl.dk/English/ul/exhibitions/web%20exhibitions/polyporum.aspx>
- 6 Klein-kijkerij. Microscopen en microscopisten in Nederland tot het begin van de 19e eeuw. Museum Boerhaave, Leiden. (Mededelingen 226). <http://www.museumboerhaave.nl/ONDERWIJS/VOORTGEZET/2defase/ANW/pdf/kleinkijkerij.pdf>
- 7 Haeckel E. Die Welträthsel. 1899.
http://caliban.mpiz-koeln.mpg.de/~stueber/haeckel/weltraethsel/die_weltraethsel.html
- 8 Mauthner F. 1906. Zur Psychologie. Beiträge zu einer Kritik der Sprache.
<http://www.textlog.de/19030.html>
- 9 France et al., 2005. A Centrin-based Cellular Spring that Generates nNs of Force: ASCB 45th Annual Meeting, San Francisco, CA; December 10-14.
<http://openwetware.org/wiki/Matsudaira:Vorticella>.
- 11 Glossarium, definities en begrippen uit de Ciliatologie: <http://www.pirx.com/droplet/glossary.html>
- 12 <http://www.micrographia.com/specbiol/protis/cili/cili0100.htm>
- 13 <http://www.microscopy-uk.org.uk/>
- 14 Dagboek Beeckman. <http://www.xs4all.nl/~adcs/beeckman/index.html>
- 15 <http://starcentral.mbl.edu/microscope/>
- 16 <http://www.taxonomy.nl/Taxonomicon/>
- 17 <http://www.gutenberg.org/files/18320/18320-h/18320-h.htm>
- 18 <http://www.bewie.de/>
- 19 <http://www.nies.go.jp/chiiki1/protoz/identi-c.htm>
- 20 <http://www.biologie.hu-berlin.de/~zoologie/>
- 21 <http://research.plattsburgh.edu/ciliates/Tableview.asp>
- 22 <http://protist.i.hosei.ac.jp/pdb/Images/Ciliophora/>
- 23 <http://www.liv.ac.uk/ciliate/intro.htm>
- 24 <http://internt.nhm.ac.uk/jdsml/research-curation/projects/protistvideo/>
- 25 <http://www.microscopy-uk.org.uk/micropolitan/index.html>
- 26 http://www.cns.fr/externe/English/Projets/Projet_FN/organisme_FN.html.

Index

achromatische objectieven	112	Eckert, Roger	114
Amoebe proteus	21	ecologie	118
Amphileptus	31, 33	Ehrenberg, Christian, G.	112 , 113, 125-127
ampullae	16	ejaculatie-orgaan	112
asexuele voortplanting	17	electronenmicroscopie	116
Aspidisca	77, 79	Ellis, John	112
		Enchelyodon	31, 35
Balanonema	45, 47	Enchelys	113
Beeckman, Isaac	110	Epistylis	53
Berkelse Mere,	121	Euplotes	12, 21, 77, 81
biocoenose	118	Euplotes octocarinatus	21
Brachonella	77, 80	evenwichtsorganen	22
buccale holte	13	extrusomen	18
Bütschli, Otto	113 , 115, 125	filter feeders	15
		Frontonia	45, 54
Calkins, Gary N.	128	Glaucoma	45, 55
Cech, Tom	117	Groene Hart	26
Chatton, Edouard	115		
Chilodonella	14, 97, 104	Haeckel, Ernst	113 , 114
cilium	12	Halteria	77, 82
Cinetochilum	48	Heterotrichea	72
cirrus	12	Heterotriche ciliaten	20
Climacostomum	20	Holosticha	77, 83
Coleps	12, 97, 101	Hooke, Robert	110
Colpidium	45, 49	Huygens, Christiaan	110 , 123
Colpoda,	128	Huygens, Dagboek	111 , 123
confocale scanning laser microscopie	117, 130	immuunfluorescentie	117
contractiele vacuole	16		
cortex-structuren	129	Jansen, Zacharias	110
corticale blaasjes	20	Joblot, Louis	111, 112 123
Cothurnia	50		
Cristigera	45, 51	Kahl, Alfred	120
Cyclidium	15, 45, 52	kairomonen	21
cytopharynx	13	Karyorelictea	98
cytoplasmatische erfelijkheid	116	kinetide	12
cytoproct	13	kinetosoom	12 , 115
		kinety	12
Deyl Jan van	112	Klarenbeek	26 , 121
Didinium	19	Klein, Bruno	115 , 128
Dileptus	15, 20, 34 , 114	kleptoplastie	102
Drebbel, Cornelis	110		

Lacrymaria	31, 36	Redeke, Heinrich C.	118
Lagynophrya	31, 37	rioolzuiverings-installaties	119
Leeuwenhoek, Anthonie van	110 , 121	Rösel von Rosenhof, August J.	112 , 123
Lembadion	14, 21, 45, 56	scanning electronenmicroscopie	116
lichtgevoelige blaasjes	23	Scheiden, Matthias	112
Litonotus	31, 38	Schwann, Theodor	112
Litostomatea	32	septic tanks	119
London Royal Society	110	Shaw, George	123
Loxodes	22, 97, 99	spanningsgevoelige calcium- en kaliumkanalen	114
Loxophyllum	31, 39	spasmoneem	68 , 115
Lwoff, André	115	Spathidium	31, 41
Lynn & Small-model	129	Spirostomum	71, 73
macronucleus	10, 116	Spirotrichea	78
Mesodinium	31, 40	Stein, Friedrich	113 , 127
micronucleus	10, 116	Stentor	20, 23, 71, 74
model van ciliaat	129	Stichotricha	77, 86
Möbius, Karl	118	Strombidinopsis	77, 88
mucocysten	18	Strombidium	77, 89
Müller, Otho, F.	112 , 125	Strobilidium	15, 77, 87
Müller bodies	22 , 99	Strongylidium	77, 90
Nassophorea	98	Stylonychia	77, 91
Nassula	14, 23, 97, 100	swallowers	15
Nattoh, Y	114	Swammerdam, Jan	110
Oligohymenophorea	46	telomerase	117
Ophryoglena	14, 23	Tetrahymena	45, 62
organisatie van ciliën	12	Thuricola	45, 63
Oxytricha	77, 84	Tintinnidium	77, 92
pantoffeldiertje	11	toxicysten	18
Paramecium bursaria	15, 45, 57	Trachelophyllum	31, 42
Paramecium caudatum	11, 45, 58	transmissie electronenmicroscopie	116, 129
Paruroleptus	77, 85	trichieten	32
Phyllopharyngea	98	trichocysten	18
Platycola	59	Trichodina	45, 64
Platynema	45, 60	Trichophrya	97, 105
Pleuronema	12, 45, 61	undulerende membraan	12
Pritchard, Andrew	113	Urocentrum	45, 65
Prorodon	97, 102		
Prostomatea	98		
pulserende vacuolen	16		

Uronema	66
Urosoma	77, 93
Urostyla	77, 94
Urotricha	97, 103
Vaginicola	45, 67
veenweide	26 , 121
Verworn, Max	114
verzamelkanalen	16
verzamelplaatsen	27
voedselvacuolen	13
vorm-adaptatie	21
Vorticella	15, 45, 68
zilverkleuring	12, 115, 129
zintuigen	22
Zoothamnium	128
zure fosfatase	18

