

Fossiele Amoeben en Ciliaten

door J. Geys

Onderzoeksgroep voor Polaire Ecologie, Limnologie en Paleobiologie
Universiteit Antwerpen (RUCA)
Groenenborgerlaan 171, B-2020 Antwerpen, België
<joris.geys@ua.ac.be>

1. Protozoa en hun fossilisatiepotentieel

Regnum Protista
Fylum Sarcomastigophora
Subfylum Sarcodina (amoeben)
Superklasse Actinopodea
Klasse Radiolaria
Andere klassen
Superklasse Rhizopodea
Klasse Granuloreticulodea
Klasse Lobosea
Andere klassen
Subfylum Mastigophora (flagellaten)
Superklasse Phytomastigophorea
Superklasse Zoomastigophorea
Subfylum Opalinata
Fylum Ciliophora (ciliaten)
Andere fyla

Als kind heeft ieder van ons de levende wezens leren indelen in planten en dieren. Zelfs in de Bijbel wordt dat fundamentele onderscheid gemaakt. Het is dan ook geen wonder dat natuuronderzoekers al in een zeer vroeg stadium een "plantenrijk" en een "dierenrijk" zijn gaan onderscheiden. Later is men deze taxa van hogere orde formeel gaan beschouwen als "regna": het Regnum **Plantae** en het Regnum **Animalia**.

Schimmels en paddestoelen beschouwde men oorspronkelijk als planten. In het dagelijkse leven zijn we trouwens nog altijd geneigd, die visie te delen. Toch is in de loop van de 20ste eeuw gebleken dat schimmels en paddestoelen voldoende van de overige planten verschillen, om ingedeeld te worden in een afzonderlijk regnum, de **Fungi**.

Zolang men zich alleen maar bezighoudt met macro-organismen, voldoet die indeling in drie regna perfect. Maar zodra men zich buigt over microscopisch kleine levende wezens, wordt het verschil tussen plantaardig en dierlijk leven vager en minder duidelijk. Bij eencellige organismen wordt tegenwoordig geen onderscheid meer gemaakt tussen plantaardige en dierlijke schepselen. Ze worden gegroepeerd in een meer primitief, vierde regnum: de **Protista**, of Protoctista.

Ofschoon we hun aanwezigheid in onze omgeving niet zo meteen gewaar worden, zijn protisten alomtegenwoordig. Ze zijn ook op een gemakkelijke manier te observeren. Het volstaat immers om een handvol hooi in een glas water te brengen en dit gedurende enkele dagen te laten trekken, tot er een nogal onsmakelijk uitzien "theetje" ontstaan is. Onder het microscoop blijkt een druppel van dat theetje te wriemelen van leven. Zonder enige moeite zien we snelle zweepdiertjes doorheen het gezichtsveld schieten. Ze behoren tot het fylum der Sarcomastigophora, subfylum der Mastigophora, of flagellaten. Fascinerend zijn de rustig bewegende pantoffeldiertjes, of de bizarre klokdiertjes, die zich met behulp van een steeltje vasthechten op een of ander substraat. Deze organismen worden ondergebracht in het fylum der Ciliophora, of ciliaten. Terzelfdertijd bemerken we op het draagglasje ook vrijwel vormeloze wezentjes, die zich ogenschijnlijk vloeiend voortbewegen en daarbij voortdurend van vorm veranderen. Het zijn amoeben.

Protista speelden al in een zeer vroeg stadium van de biologische evolutie een rol van betekenis op onze planeet. Reeds

meer dan 2 miljard jaar lang worden het aardoppervlak en de wereldzeeën bevolkt door een pleiade van eencellige organismen. Van veruit de meeste zijn in het fossielenbestand geen sporen terug te vinden. Het aantal protisten, waarvan de cellen minerale bestanddelen afscheiden, is inderdaad heel beperkt. Van de overige vindt men doorgaans niets meer terug. In de paleontologie zijn maar een handvol groepen van wezenlijk belang. Toch zijn fossiele Protista niet zeldzaam. Vele eencelligen omgeven zich immers door een hard, gemineraliseerd schaalpje van kiezel of van kalk. En die schaalpjes blijven gemakkelijk fossiel bewaard. In sommige afzettingen zijn ze zo talrijk, dat ze gesteentevormend worden. Kalkschaalpjes treft men o.a. aan bij vele foraminiferen en bij de zgn. coccolithoforen. Radiolariën en diatomeeën vormen daarentegen schaalpjes uit kiezel. Die vier groepen zijn in het fossielenbestand dan ook goed vertegenwoordigd. Dat is in veel geringere mate het geval voor eencellige wezens, waarvan het huisje slechts bestaat uit onderling verkitte zandkorrels, of andere kleine, vreemde voorwerpen. Zulke huisjes treft men aan bij de zgn. agglutinante foraminiferen en o.a. ook bij de thecamoeben. Fossielen van dat soort organismen zijn heel wat zeldzamer.

Nog andere Protista omhullen zich met een wand van zeer resistente organische substanties, zoals sporopollenine. Dit is een verzamelnaam voor een groep ingewikkelde organische polymeren van koolstof, zuurstof, waterstof en stikstof, met zeer hoog moleculair gewicht. Doordat sporopollenine zo moeilijk af te breken is, blijven zulke omhulsels zeer lang bestaan en kunnen ze ook fossiel bewaard blijven. Cellen die in rusttoestand een cyste vormen, met een zeer dikke wand van sporopollenine, hebben een nog groter fossilisatiepotentieel.

Een groep Protista, met een behoorlijk fossielenbestand, dat te danken is aan het bezit van celwanden uit sporopollenine, zijn de dinoflagellaten. Ook de raadselachtige acritarchen en de hystrichosferen zijn in het bezit van een celwand uit sporopollenine. En waarschijnlijk zijn vele acritarchen en hystrichosferen niets anders dan cysten van dinoflagellaten. Waar dat niet duidelijk kan worden aangetoond, houdt men het voor deze microfossielen doorgaans vaagweg op "microfossielen met organische wand". Maar veruit de meeste Protista bezitten geen huisje. De meeste vormen zelfs helemaal geen gemineraliseerde of gesclerotiseerde harde delen. Van die "naakte" Protista blijft in het fossielenbestand dan ook zo goed als niets over. Er bestaan echter uitzonderingen. Maar zeldzaam zijn ze wel.

2. Naakte amoeben

Amoeben worden gekenmerkt door het bezit van cytoplasmatische uitstulpingen, die *pseudopodiën* worden genoemd. Ze worden gebruikt voor de voortbeweging en voor de voeding van het organisme. Pseudopodiën zijn beweegbaar en kunnen naar believen vervormd worden. Toch is die vervormbaarheid niet in alle pseudopodiën even groot. Zeer soepel zijn de bijna vormeloze, brede "lobopodia". "Filipodia" hebben steeds de gedaante van dunne draden, die naar believen ingetrokken en uitgestulpt kunnen worden. "Axopodia" zijn het minst beweeglijk. Ze zijn eveneens draadvormig, maar ze worden ondersteund door stijve bundels van microtubules. Axopodia hebben daardoor de gedaante van rechte, uitstaande stekels en naalden. Actinopodea zijn amoeben waarvan de pseudopodiën in hoofdzaak axopodia zijn.

De Radiolaria, welke kiezelhuisjes afscheiden, behoren tot deze groep. Zij vormen niet het onderwerp van dit korte artikel. Rhizopodea beschikken hetzij over filipodia, hetzij over lobopodia, hetzij over beide. De foraminiferen behoren tot deze groep. Ze maken deel uit van de klasse der Granuloreticulodea, welke gekenmerkt worden door het bezit van filipodia, die zich vertakken en onderling versmelten, om een netwerk van "reticulopodia" te vormen.

Vele foraminiferen vormen kalkhuisjes. Andere beschikken over een schaalte uit organisch materiaal of vormen er een uit aangekitte sedimentkorrels. Foraminiferen behoren dan ook tot de Protista, die het best vertegenwoordigd zijn in het fossielenbestand. Maar ook over deze groep willen we het in dit artikelje niet in detail hebben.

De klasse der Lobosea omvat o.a. de vloeiend kruipende amoeben, die we in een druppeltje vuil water kunnen observeren. Dit zijn de amoeben s.s. Sommige amoeben omhullen zich met een zwak, min of meer klokvormig schaalte uit organisch materiaal en kiezel. Ze worden thecamoeben genoemd en ze worden gegroepeerd in de subklasse der Testacealobosa. Thecamoeben zijn zoetwaterbewoners, die o.a. voorkomen in *Sphagnum* en andere venen. In Pleistocene afzettingen hebben ze een zeker belang als milieu-indicatoren. Maar in oudere formaties stelt hun fossielenbestand niets voor. Men kent enkele geïsoleerde vormen uit het Eoceen van Colorado en uit het Mioceen van Argentinië.

Nog zeldzamer zijn fossielen van naakte amoeben. Deze organismen uit de subklasse der Gymnamoebia beschikken noch over een huisje, noch over enig ander gemineraliseerd of gesclerotiseerd skeletdeel. Hun fossilisatiekansen zijn dan ook vrijwel nihil.

In onze omgeving zijn naakte amoeben nochtans alomtegenwoordig. Men kan ze aantreffen in eender welk vochtig milieu: in zee, in meren en rivieren, in vochtige bodems, in natte mossen, enz. Ze zijn heterotroof en voeden zich met dood en levend organisch materiaal, dat door lobopodiën omgeven en opgenomen wordt. Bacteriën en cyanobacteriën vormen hun belangrijkste voedselbron.

Naakte amoeben hebben alleen een kans om fossiel bewaard te blijven, wanneer ze door een of andere toevalligheid, levend of eer kort na de dood, ingebed worden in een substantie, die hen definitief en volledig isoleren kan van de atmosfeer. Barnsteen is zo'n substantie.

Ofschoon naakte amoeben vrijwel zeker reeds bestaan hebben in het Precambrium, dateren de oudste bekende fossielen ervan pas uit het Boven-Trias. Jongere fossielen zijn aangetroffen in barnsteen uit het Krijt van Kansas, U.S.A. Ook de amoeben uit het Trias konden slechts bewaard blijven als insluitsels in barnsteen. Ze stammen uit het Karniaan van Beieren, Duitsland. Het gaat om grillig gevormde cellen, die amper 130 µm groot zijn en waarvan sommige werden ingebed tijdens de celdeling. Het organisme kreeg de benaming *Triassamoeba alpha* (fig. 1). Het behoort waarschijnlijk tot de familie der Amoebidae (1).

Ciliaten

Ciliaten, of trilhaardiertjes, zijn zo verschillend van de overige Protista, dat ze door vele auteurs in een afzonderlijk fylum

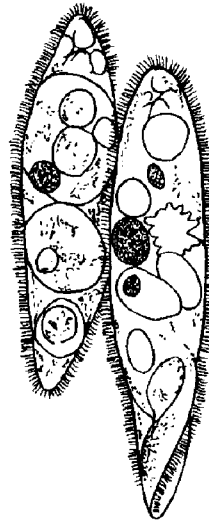
worden geplaatst. Zoals hun benaming al zegt, worden ze gekenmerkt door het bezit van talrijke trilharen, of cilia.



Figuur 1. *Triassamoeba alpha* POINAR, WAGGONER & BAUER, 1993. Barnsteen uit de Fm. van Raibl, Karniaan; Schliersee, Beieren, Duitsland; x 1300; naar Poinar, Waggoner en Bauer.

Elk individu kan er enkele honderden tot duizenden bezitten. Maar bij sommige soorten zijn de trilharen maar in een bepaald stadium van de levenscyclus aanwezig.

De meest bekende ciliaat, die in zowat alle handboeken beschreven wordt, is het pantoffeldiertje, *Paramecium*. Dit organisme is 150 à 200 µm lang en kan zich autonoom verplaatsen, met behulp van gecoördineerde bewegingen van de trilharen.



Figuur 2. Naamloze ciliatensoort, die gelijk op leden van de *Cyrtolophosidae*; reconstructie. In barnsteen uit de Fm. van Raibl, Karniaan; Schliersee, Beieren, Duitsland; x 2000; naar Poinar, Waggoner en Bauer.

Het pantoffeldiertje is ovaal tot sigaarvormig en vertoont aan een van de zijanten een diepe, met trilharen bezette depressie, die een rol speelt bij de opname van voedsel.

Als *Paramecium* een meercellig organisme zou zijn, dan zouden we niet aarzelen om van een "mond" te spreken. De porie waarlangs bij een protist voedsel wordt opgenomen, noemen we liever een *cytostoom*. Onverteerbare residu's verlaten de cel langs een gelijkaardige porie, de *cytoproct*.

Op een paar uitzonderingen na, bezitten de ciliaten meerdere celkernen, die verdeeld kunnen worden in twee groepen. Elke cel vertoont een grote macronucleus.

Van de kleinere micronuclei zijn er vaak verschillende aanwezig.

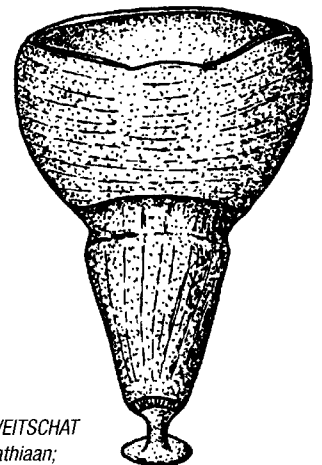
De micronuclei spelen een rol bij de vorming van geslachtscellen; de macronucleus niet.

Het pantoffeldiertje behoort tot de subklasse der Hymenostomata. Het zijn aquatische organismen, die zich vrij kunnen voortbewegen. Maar gemineraliseerde delen, die gemakkelijk fossiel bewaard kunnen blijven, bezitten ze niet. Ciliaten in het

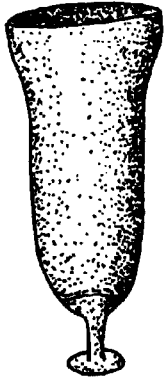
algemeen en Hymenostomata in het bijzonder zijn in het fossielenbestand dan ook uiterst zeldzaam. Maar hoe onwaarschijnlijk hun fossilisatie ook is, fossiele ciliaten bestaan!

Drie soorten fossiele ciliaten werden in 1993 beschreven. Ze werden ontdekt in barnsteen uit het Karniaan (Boven-Trias) van Beieren, Duitsland (2). Het zijn alle drie vrij levende ovale infusoriën. Een soort vertoont zoveel gelijkenis met het hedendaagse pantoffeldiertje, dat ze met de familie der Paramecidae (Hymenostomata) in verband werd gebracht. De twee andere soorten zijn mogelijk verwant met de families der *Cyrtolophosidae* (fig. 2) en der *Nassulidae*. Deze laatste behoren tot de subklasse der Hypostomatia, waarvan de *cytostoom* minder gesofisticeerd is.

Een van deze ciliaten bleef fossiel bewaard, samen met een filament van cyanobacteriën, waarmee het zich kennelijk voedde. Men neemt aan dat deze infusoriën geleefd hebben in kleine hoeveelheden stagnerend regenwater, dat geaccumuleerd werd in holten van de bast of in takoksels van cycas-achtige planten.



Figuur 3. *Triadopercularia spitzbergensis* WEITSCHAT & GUHL, 1994. Barentsöya Fm., Boven-Spathiaan; Sassendal, Spitsbergen; x 43; naar Weitschat.



Figuur 4. *Triacola ostracodarum* WEITSCHAT & GUHL, 1994. Barentsöya Fm., Boven-Spathiaan; Sassendal, Spitsbergen; x 55; naar Weitschat.

De drie soorten werden nog niet nauwkeurig geïdentificeerd en hebben ook nog geen namen gekregen. Maar belangrijk is deze ontdekking wel: het gaat om de oudste, niet gemineraliseerde terrestrische protisten, die men kent.

Niet alle ciliaten zijn in staat zich naar believen te verplaatsen. Vele soorten hebben een sessiele levenswijze en hechten zich door

middel van een steeltje vast aan een of ander substraat. Het klokdiertje uit onze poelen kan er model voor staan. Trilhaardiertjes zoals deze, worden gegroepeerd in de subklasse der Peritrichia. Ze voeden zich door water te filteren, dat door behulp van spiraalvormige kransen van trilhaartjes naar een cytostoom wordt gebracht.

Peritrichia zijn net zo min als Hymenostomata voorzien van gemineraliseerde delen. Dat dit soort organismen überhaupt fossiel bewaard kan blijven, ligt dan ook niet meteen voor de hand.

En toch gebeurt het af en toe. Voorbeelden daarvan zijn de twee organismen die in 1994 ontdekt werden in het bovenste Onder-Trias van Spitsbergen (3). *Triadopercularia spitzbergensis* (fig. 3) en *Triacola ostracodarum* (fig. 4) zijn verre verwanten van het hedendaagse klokdiertje en behoren tot de orde der Peritrichia. Het zijn allebei sessiele organismen, die zich vasthechten op een substraat. In dit geval bestond dat uit schaaltes van ostracoden, die in grote aantallen werden aangetroffen in de lege schelp van een ammoniet. Men neemt aan dat de ostracoden zich te goed deden aan het rottend vlees van de dode ammoniet en de ciliaten daarbij als commensalen met zich meedroegen. Zeer uitzonderlijk zijn deze eencelligen bewaard kunnen blijven, doordat hun licht gesclerotiseerd buitenmembraan omgezet werd in apatiet.

Tintinniden en calpionelliden worden doorgaans eveneens tot de ciliaten gerekend. In fossiele toestand zijn ze zeldzaam. Ze komen ook niet voor in afzettingen, die ouder zijn dan Jura.

Referenties

1. POINAR, G.O., WAGGONER, B.M. & BAUER, U.-C. (1993). Description and paleoecology of a Triassic amoeba. *Naturwissenschaften* 80, 566-568.
2. POINAR, G.O., WAGGONER, B.M. & BAUER, U.-C. (1993). Terrestrial soft-bodied protists and other microorganisms in Triassic amber. *Science* 259, 222-224.
3. WEITSCHAT, W. & GUHL, W. (1994). Erster Nachweis fossiler Ciliaten. *Paläont. Z.* 68, 17-31.

Boekbespreking

Palaeographic development of the Rhine-Meuse delta, The Netherlands, door H.J.A. Berendsen en E. Stouthamer; uitg. Koninklijke Van Gorcum BV. Box met als inhoud het boek (20,9 x 29,6 cm), drie kaarten en een CD-Rom. ISBN 90 232 3695 5. Prijs f 75,-.

Bij de geschiedenis van Nederland denken we al snel aan koningen en stadhouders of, als we nog langer teruggaan, aan Romeinen, Batavieren of mensen van de Klokbekercultuur. Een boek over de ontwikkeling van de delta van Rijn en Maas is eigenlijk ook te beschouwen als een boek over de vroege geschiedenis van Nederland, maar dan met name over het steeds wisselende landschap.

Het boek van Berendsen en Stouthamer is geen gemakkelijke kost. Allereerst is het in het Engels, en daardoor wellicht voor een aantal amateurs minder makkelijk toegankelijk. Verder is er de culminatie van decennialang onderzoek aan de Universiteit Utrecht naar de ontwikkeling van deze delta's gedurende de afgelopen 10.000 jaar. Het is dan ook een wetenschappelijk boek, vol met alle feiten. Zo bestaan 157 van de in totaal 268 pagina's uit referentielijsten en appendices met monstardateringen, lithologische, palynologische en palaeobotanische gegevens, ligging, verloop en ouderdom van zandlichamen. Tot slot een appendix met mensen die sinds 1959 aan het onderzoek hebben meegewerkt.

De eigenlijke tekst gaat allereerst in op de geologische ontwikkeling van de Rijn-Maas delta, startend vanaf het Mioceen en in de grotere Noordwest-Europese context. De verschillende afzettingmilieus, sedimenttypen en riviertypen komen aan de orde. Ook wordt ingegaan op de invloed die de mens heeft uitgeoefend. Hierna volgen twee wat algemenere hoofdstukken over riviermorphologie/sedimentatie en de gehanteerde onderzoeksmethoden. Daarna komen de drie bijgeleverde losse kaarten aan de orde, waarop in detail de geologie en geomorfologie wordt beschreven, een reeks van 16 palaeogeografische kaarten wordt getoond (vanaf 10.000 jaar geleden tot het heden) en een west-oost cross-sectie wordt weergegeven. Volgende hoofdstukken behandelen het herkennen van riviersystemen in de afzonderlijke stroombedden, de ontwikkeling gedurende het Weichselien en vervolgens het Holoceen, alsmede de factoren die van invloed waren op met name de Holocene ontwikkeling (bv. zeespiegelbeweging, tektoniek, sedimentatiesnelheid). Tot slot wordt ingegaan op het proces van *avulsion*, het geheel of gedeeltelijk verlaten van een bestaande rivierloop ten gunste van een nieuwe loop, en allerlei aspecten daarbij. Dit proces is met name de oorzaak van de vele wisselingen in palaeogeografie van de delta's van Rijn en Maas.

Een dergelijke uitgave vraagt, gezien de aard van het onderwerp, om illustraties. Dit wordt niet alleen goed verzorgd in het boek, maar nog veel beter via de bijgeleverde cd-rom.

De cd-rom bevat de volledige tekst van het boek en alle figuren, maar daarnaast nog zeer veel extra foto's en figuren, powerpoint-presentaties, 3D-modellen, animaties, filmpjes etc. etc. Met recht komt hiermee de geschiedenis van de Rijn-Maas-delta en het onderzoek daarnaar "tot leven".

Voor het luttel bedrag van f 75,- komt u in het bezit van een schat aan gegevens; het resultaat van meer dan 40 jaar onderzoek. Met name geschikt voor (oud) studenten, wetenschappers en geïnteresseerde amateurs.

Ruud Poort