

Schaalamoeben

door F. J. Siemensma

Hoewel slootmodder nu niet direct uitnodigt om onder de microscoop bekeken te worden, loont het zeker de moeite dit eens te doen. Men kan er vertegenwoordigers in aantreffen van een weinig bekende diergroep, de Schaalamoeben. Dit zijn microscopisch kleine organismen die in grootte variëren van ongeveer 1/100 tot bijna 1 millimeter. Men kan ze het beste vergelijken met de bekende huisjesslakken omdat ze net als deze een schaal bezitten waarin ze zich kunnen terugtrekken, en die ze op hun rug met zich meevoeren, al moet het begrip rug hier wel zeer ruim genomen worden. Ook de glijdende voortbeweging lijkt op die van een slak.

Schaalamoeben vindt men vrijwel overal waar het nat of vochtig is: in sloot en plas, in de bodem, tussen mossen, op boomstammen etc. Het materiaal voor waarneming is gemakkelijk te verkrijgen en meestal levert het fijne bezinksel op de bodem van sloten voor een eerste kennismaking voldoende op.

Dit artikel beoogt een overzicht te geven van deze interessante diergroep die nog zoveel nadere studie behoeft. Omdat een bespreking van alle geslachten niet mogelijk is, wordt een aantal karakteristieke soorten besproken zodat toch een beeld van de hele groep ontstaat. De nauw verwante groep van de Naaktamoeben is in het febr./maart-nummer van Natura 1980 besproken. Voor de structuur van het protoplasma van de Schaalamoeben wordt naar dit artikel verwezen zodat hier met een korte aanduiding volstaan wordt.

Enkele begrippen

Schaalamoeben worden tot de Rhizopoden gerekend, een groep organismen die op haar beurt weer deel uitmaakt van de grote groep der *Protozoa*. Het woord *Rhizopode* betekent letterlijk: wortelpotige. Deze benaming vindt haar oorsprong in de vaak grillige, op een wortelstelsel gelijkende vorm die deze diertjes kunnen aannemen.

Voor de structurering van het begrip Schaalamoebe dient *Diffflugia capreolata* als voorbeeld, een zeldzaam diertje dat, hoewel enkele malen vermeld in de literatuur, alleen met zekerheid bekend is van Zwitserland en Mexico en sinds kort door de auteur ook in Kortenhoef en Dwingeloo is gevonden (fig. 1).

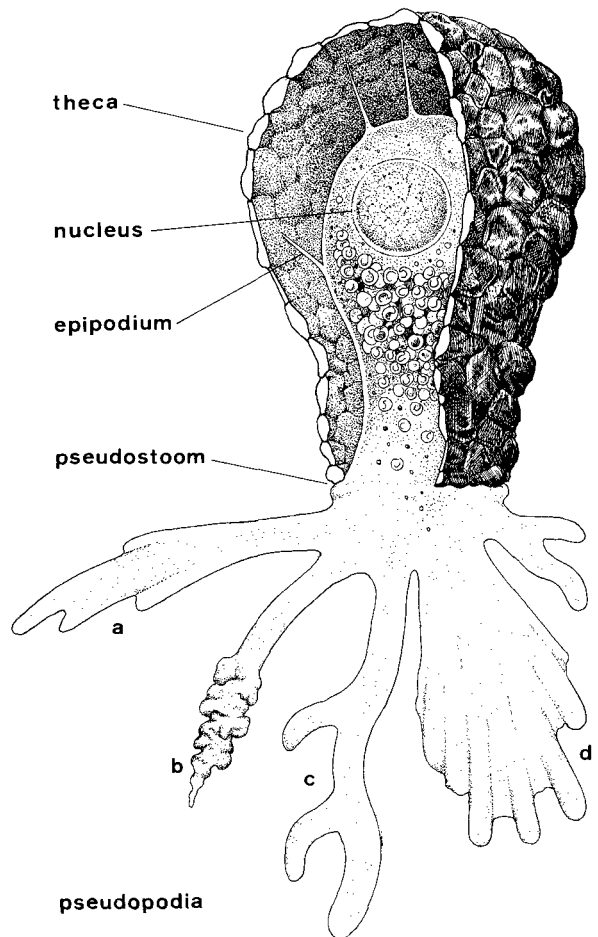


Fig. 1. *Diffflugia capreolata*. Een deel van de schaal is weggelaten. Pseudopodia a. zich uitstrekkend, b. zich terugtrekkend, c. zich vertakkend en d. zich waaier-vormig uitspreidend (plasmamat).

Het eigenlijke diertje is een klompje protoplasma dat in staat is uitstulpingen te vormen die schijnvoetjes of *pseudopodia* worden genoemd. Met pootjes hebben deze uitstulpingen echter niets van doen omdat er van lopen geen sprake is. De belangrijkste functie van de pseudopodia is het tasten naar voedsel om het vervolgens te omsluiten waarna de vertering begint. De voortbeweging is een glijdende waarbij de onderliggende laag van het plasma aan de bodem vasthecht en de bovenliggende laag verder stroomt. Het gehele proces is

enigszins te vergelijken met het voortrollen van een rupsband.

In het plasma van elke amoebe vindt men minstens één kern, de *nucleus*, zichtbaar als een helder blaasje met daarin één of meer donkerder delen. De kern is meestal bolvormig en binnen een soort vrij constant wat haar structuur betreft. De kern van *Diffugia capreolata* heeft een zeer fijne korrelige structuur.

Het gehele plasmalichaam is omsloten door een schaal, de *theca*, waarin zich bij de meeste soorten één opening bevindt waardoor de pseudopodia naar buiten kunnen treden en waardoor het organisme contact heeft met het omringende milieu. Deze opening wordt schijnmond of *pseudostoom* genoemd. Bij sommige soorten ligt het pseudostoom zo naar binnen gestulpt dat het moeilijk te zien is. Het wordt dan *cryptostoom* genoemd. Naar de theca worden schaalamoeben ook wel *thecamoeben* genoemd. Binnen de theca vult het plasmalichaam niet de gehele ruimte op maar is er altijd enige speling tussen achterwand en plasmalichaam. Meestal is deze ruimte vrij groot. Dit is noodzakelijk om de volumevergroting van het plasma op te vangen wanneer voedsel wordt opgenomen. Bij *Diffugia capreolata* kan deze toename het dubbele bedragen van het oorspronkelijke volume. Ze haalt soms als voedsel het plasmalichaam van *Diffugia oblonga* uit diens schaal en omsluit dit volledig. Dit proces wordt in een volgend artikel uitvoerig beschreven.

Het protoplasma neemt ook vlak voor een deling in volume toe. Bij individuen die op het punt staan zich te delen, is de theca volledig met plasma gevuld.

De verbinding tussen theca en plasmalichaam wordt aan de achterzijde gevormd door draadvormige pseudopodia, *epipodia* genoemd. (fig. 1 en 8). De epipodia zijn niet altijd aanwezig en bij een aantal soorten schijnen ze nooit gevormd te worden.

De bouw van de theca

De schaal van *Diffugia capreolata* heeft de vorm van een urn: een bolvormig deel met een hals. Het oppervlak van de schaal is vrij ruw doordat ze is opgebouwd uit vele kwartskorrels (zeer kleine zandkorrels) die aan elkaar gekit zijn met een organische, door het diertje zelf gevormde stof. In de literatuur wordt deze stof pseudochitine genoemd maar pas de laatste jaren is iets meer bekend geworden over haar structuur. Het beste kan men deze stof nog vergelijken met het hoorn van onze nagels of haren.

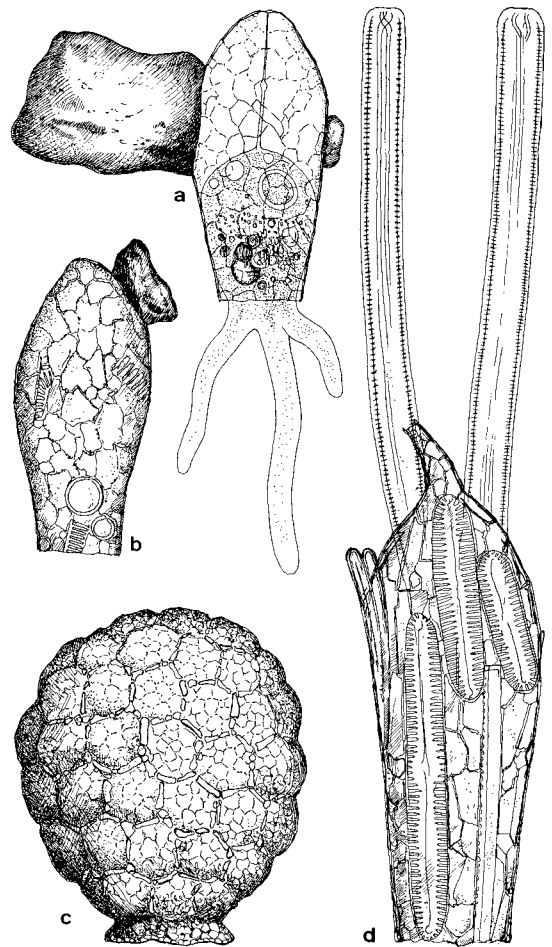


Fig. 2. *Diffugia lemani*: a. met grote kwartskorrel op de theca en b. lege theca met kwartskorrel van 'normale' afmeting; c. *Diffugia tuberculata*, lege theca met de typische frambozenstructuur; d. *Diffugia curvicaulis*, lege theca met schalen van diatomeeën.

Naast kwartskorrels worden ook schalen van kiezelwieren (diatomeeën) of fragmenten daarvan voor de opbouw van de schaal gebruikt. Al dit materiaal wordt door het organisme uit de directe omgeving opgenomen en het moge duidelijk zijn dat het aanzien van de theca afhankelijk is van het beschikbare materiaal waardoor binnen een soort individuen onderling sterk kunnen verschillen wat het uiterlijk van de schaal betreft.

Toch vindt er wel degelijk selectie plaats. *Diffugia bacillifera* prefereert diatomeeschalen boven kwartskorrels. Men ziet dit wanneer men in hetzelfde materiaal *Diffugia acuminata* aantreft die wel kwartskorrels gebruikt. *Diffugia lemani* heeft een theca die is opgebouwd uit fijn, doorzichtig materiaal - voornamelijk fragmenten van diato-

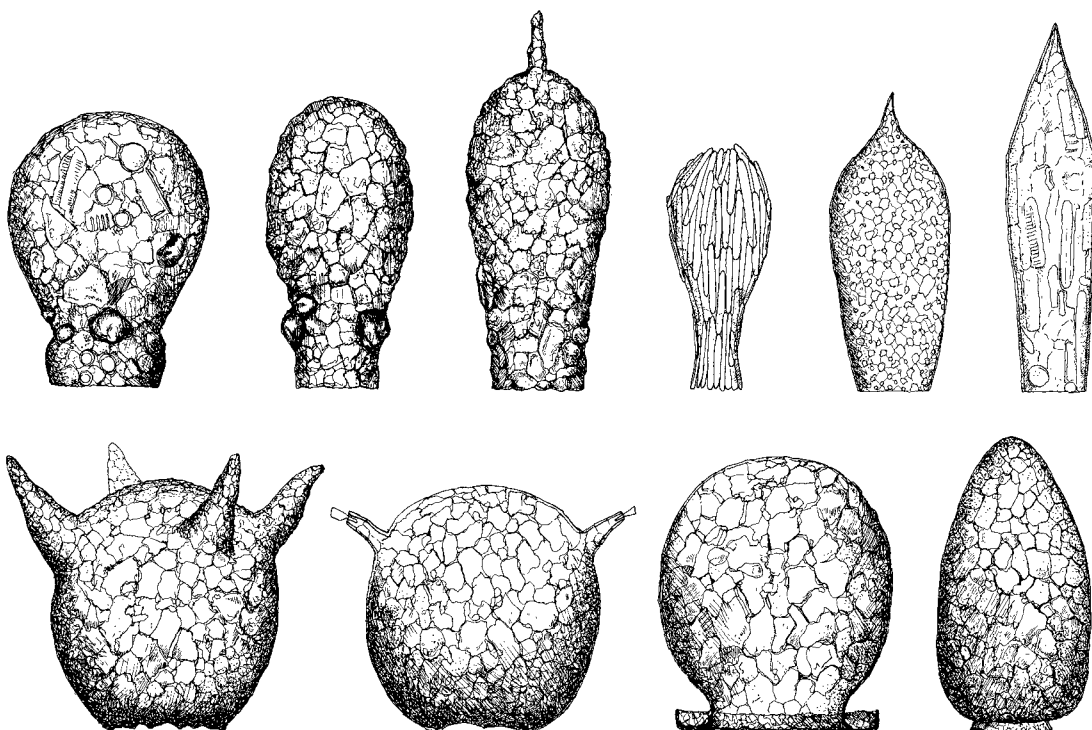


Fig. 3. V.l.n.r. boven: *Diffflugia capreolata*, *D. oblonga*, *D. acuminata*, *D. bacillifera*, *D. praestans* en *D. smilion*; onder: *D. corona*, *D. lithoplites*, *D. urceolata* en *D. amphora*.

meeschalen. Op de theca ziet men vrijwel altijd een kwartskorrel vastgeplakt. Een enkele maal kan deze korrel verhoudingsgewijs een reusachtige afmeting hebben (fig. 2).

Diffflugia tuberculata bezit een schaal die wat vorm betreft op een framboos lijkt. De halfbolvormige schaaldelen zijn opgebouwd uit twee soorten plaatjes: de halve bollen zelf bestaan uit kleine onregelmatige plaatjes terwijl ze aan de basis omgeven zijn door langwerpige plaatjes (fig. 2).

Niet altijd kan een schaalmoebe kiezen en selecteren. Uit proeven is gebleken dat wanneer alleen glassplinters voorhanden zijn, de schalen van dit materiaal worden opgebouwd. Zelf kon ik enige malen waarnemen dat in een dekglaspreparaat dat enige tijd in een vochtige ruimte wordt bewaard, een tekort aan bouw materiaal ontstaat en de schaalmoeben bij de vorming van een nieuwe schaal het objectglas als bouw materiaal gaan gebruiken. Het gevolg is dan wel dat de nieuwe schaal voorgoed op het glas komt vast te zitten waardoor elke verplaatsing onmogelijk wordt.

Een enkele maal worden ook grote diatomeeschalen als bouw materiaal gebruikt zoals figuur 2 laat zien. Twee schalen van de Diatomee *Nitzschia sigmoidea* zijn hier aan de theca bevestigd. Men ziet dat langwerpige elementen in de lengterichting worden gekit.

De grondvorm voor de theca bij het geslacht *Diffflugia* is de urn. Op deze vorm zijn vele variaties te vinden. Figuur 3 toont een aantal soorten waarbij opgemerkt moet worden dat, hoewel op de tekening niet zichtbaar, het pseudostoom ook allerlei vormen kan hebben. Meestal is het rond maar het kan ook getand zijn of gelobd en soms is het omgeven door een opstaande rand of kraag.

Bij het geslacht *Pontigulasia*, dat sterk op het voorgaande genus lijkt, vindt men op de overgang van hals naar bol een inwendig tussenschot met daarin één tot vier gaten. Dit tussenschot heet ook wel *diafragma* en het is alleen dan goed te zien wanneer men door het pseudostoom naar binnen kijkt. Een dergelijke inkijk is niet zo gemakkelijk te verwezenlijken en vereist nogal wat handigheid en geduld. Men moet namelijk de theca in een verticale positie zien te manoeuvreren waardoor het pseudostoom naar de waarnemer is gericht. De moeilijkheid van deze handeling is er waarschijnlijk de oorzaak van dat dit geslacht zo slecht bekend is. Gelukkig is bij veel theca's aan de buitenkant de aanwezigheid van het diafragma te zien aan een lichte insnoering van de schaal of is de schaal redelijk doorzichtig. Vaak echter bevinden zich op deze plaats enkele dikke kwartskorrels waardoor de insnoering niet meer te zien is. Ook bij *Diffflugia*-soorten ziet men vaak grote korrels op deze plaats.

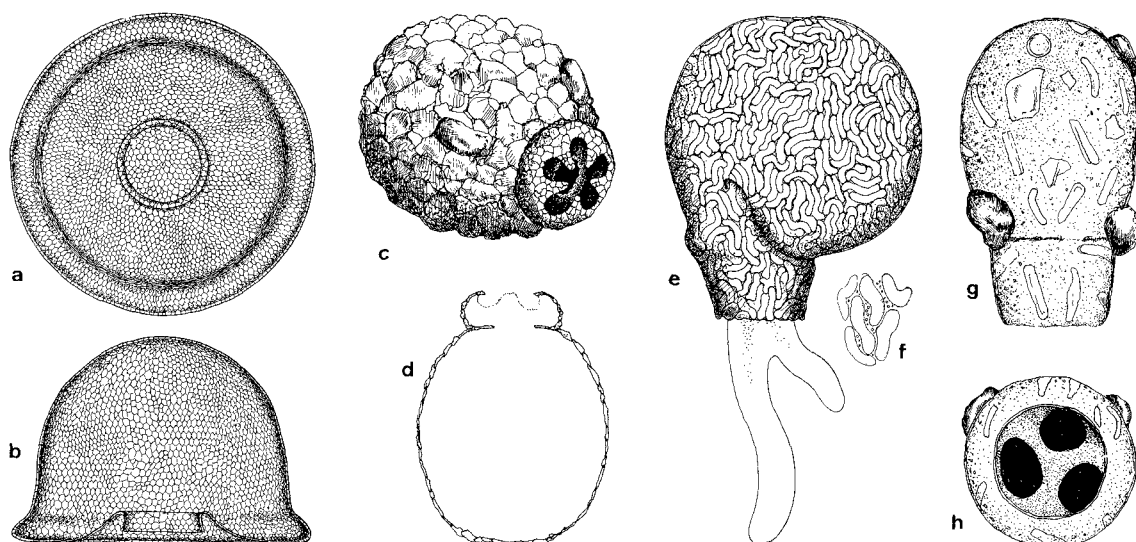


Fig. 4. V.l.n.r.: *Arcella gibbosa* var. *levis*, a. van boven, b. van opzij gezien; *Cucurbitella mespiliformis*, c. theca met vijflobbige kraag, d. doorsnede; *Lesquereusia spiralis* (e), met deel van de theca (f); *Pontigulasia*-sp., g. van opzij en h. gezien door het pseudostoom.

Uit de literatuur zijn alleen diafragma's bekend met één, twee of vier openingen zodat de theca van figuur 4 nogal bijzonder is. Helaas werd dit soort schaal maar eenmaal aangetroffen zodat niet duidelijk is of het hier om een afwijkende theca of een zelfstandige soort handelt.

Het geslacht *Cucurbitella* bezit een pseudostoom dat op enige afstand is omgeven door een fraai gevormde, gelobde kraag die soms slecht ontwikkeld is of geheel ontbreekt (fig. 4). In ons land is maar één vertegenwoordiger van dit overigens niet soortenrijke genus bekend en wel *Cucurbitella mespiliformis*. Deze soort houdt zich voornamelijk op tussen waterplanten. Ze is niet zeldzaam maar bij oppervlakkige waarneming zeer gemakkelijk te verwarren met b. v. *Diffugia gramen* of *D. lobostoma*.

Alle besproken theca's waren tot nu toe opgebouwd uit materiaal dat door het organisme uit haar omgeving werd opgenomen. Deze bouw-elementen van 'vreemde' oorsprong worden *xenosomen* genoemd, in tegenstelling tot *idiosomen*, elementen die door het organisme zelf gevormd worden. De meeste idiosomen bestaan uit een kiezelzuurverbinding, enkele zijn gevormd uit kalk. Idiosomen worden gevormd in vacuolen (blaasjes) in het protoplasma. Ze groeien daar als het ware en men kan dit goed waarnemen wanneer men een theca kapotdrukt van *Lesquereusia*

spiralis. Uit het plasma komen dan de nieuwe idiosomen tevoorschijn in allerlei afmetingen. De eigenlijke idiosomen van deze schaalamoëbe zijn worst- of wormvormige plaatjes (fig. 4). De theca zelf is een enigszins afgeplatte urn waarvan de hals tegen de wand lijkt gebogen waardoor de spiraalvorm ontstaat. De idiosomen zijn door kitstof met elkaar verbonden en bij sterke vergroting (olie-immersie) is de korrelige structuur van deze stof te zien.

Zeer fraaie idiosomen ziet men bij het genus *Euglypha*. Deze naam betekent zoveel als 'goed gevormd' en duidt met recht op de fraaie en zeer nauwkeurige rangschikking van de kiezelplaatjes die elkaar dakpansgewijs bedekken. De plaatjes zijn rond of ovaal, bij enkele soorten schildvormig maar de plaatjes rond het pseudostoom zijn getand. Sommige soorten zijn in het bezit van stekels (fig. 5).

Men moet echter zeer voorzichtig zijn om elementen als idiosoom te typeren. Er zijn soorten die hun elementen verkrijgen door ze van buitgemaakte soorten te roven. Deze elementen worden bemachtigd wanneer de rover zijn prooi uit de theca haalt of compleet met theca omsluit. De in het plasma van de prooi aanwezige idiosomen - gevormd als voorbereiding op een deling - komen nu in het lichaam van de rover terecht en worden door deze gebruikt bij de vorming van een nieuwe schaal. Het is niet waarschijnlijk dat de elementen

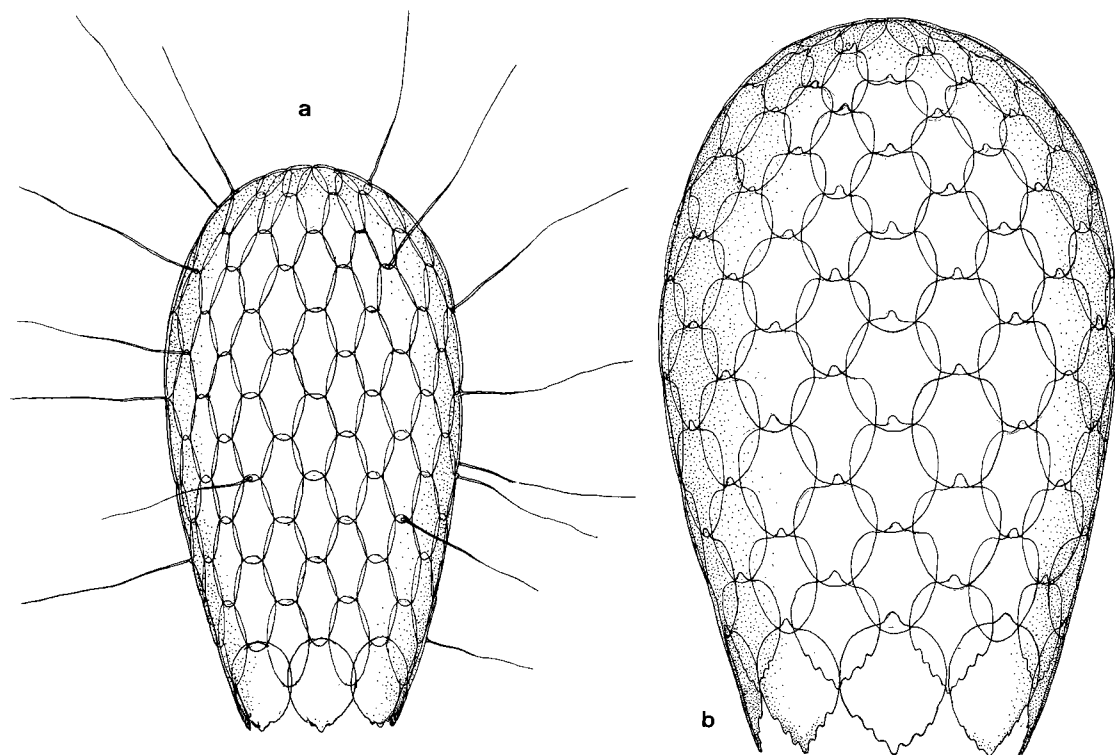


Fig. 5. a. *Euglypha filifera* var. *spinosa*; b. *Euglypha scutigera* (let op de schildvormige plaatjes).

van reeds bestaande schalen worden afgehaald. Hoewel van oorsprong idiosoom worden deze elementen nu xenosomen!

Met name bij het geslacht *Nebela* is het zeer de vraag in hoeverre de elementen op de theca's van eigen fabrikaat zijn. De vierkante plaatjes op de schaal van *Nebela tubulosa* zijn duidelijk afkomstig van *Quadrula symmetrica* (fig. 6). De ovale plaatjes bij andere *nebela*'s zijn klaarblijkelijk afkomstig van *Euglypha*-soorten. Op sommige theca's zijn getande mondplaatjes te vinden en deze zijn verhoudingsgewijs veel minder talrijk dan de ovale plaatjes.

Er zijn ook schaalamoeben die noch xenosomen, noch idiosomen gebruiken voor hun schaalvorming. De bekendste vertegenwoordiger van deze groep is het 'horlogeglasdiertje', zoals het in oudere leerboeken genoemd wordt, ofwel *Arcella*. *Arcella*'s vallen gemakkelijk op door de meestal fraaie cirkelvormige omtrek en de geel tot donkerbruine kleur. De theca is het beste te vergelijken met een stolp die aan de onderkant is afgesloten door een deksel met in het midden daarvan een naar binnen gestulpte opening, het pseudostoom.

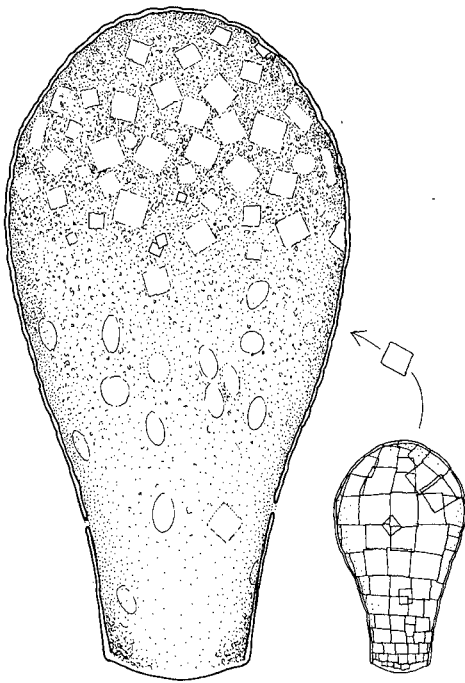
De theca vertoont een mooie honingraatstructuur die ontstaat wanneer bij de vorming van de schaal talrijke korrels zich aaneensluiten aan de oppervlakte van het plasma dat als mal fungeert. De holle, met vloeistof gevulde korrels platten elkaar zijdelings af waardoor de al genoemde zeshoekige structuur ontstaat.

Minder fraai is de structuur bij *Arcella robusta* (fig. 7) waar de korrels minder goed aaneensluiten waardoor tussen de korrels poriën ontstaan. Bij het genus *Centropyxis* vindt men eveneens een korrelige structuur, echter veel onregelmatiger zodat van een honingraatstructuur geen sprake is. Dit komt omdat de schaalwand uit meerdere lagen korrels is opgebouwd, in tegenstelling tot die van *Arcella* die slecht uit één laag bestaat.

Centropyxis-soorten voegen meestal xenosomen in tussen de korrels.

Een glasheldere, structuurloze theca vindt men bij *Hyalosphenia platystoma*, een beweeglijk diertje dat niet zeldzaam is maar door haar doorzichtigheid gemakkelijk aan de aandacht ontsnapt (fig. 8).

Fig. 6 *Nebela tubulosa*, links, en *Quadrula symmetrica*, wiens plaatjes door de eerste gebruikt worden voor de theca.



Een dunne en plooibare theca bezit *Diplogromia gemma*. Beter is het om hier van een membraan te spreken. De dunne schaal is bezet met zeer kleine onregelmatige kiezeldeeltjes waarvan niet duidelijk is of ze door het organisme zelf gevormd zijn. Ze liggen op het schaalmembraan en kunnen soms vele lagen dik zijn. Bijzonder is dat de binnenwand van de theca bedekt is met een laagje gelei dat naar het pseudostoom toe steeds dikker wordt en daar een nauwe buis openlaat voor het pseudopodiastelsel. Jonge exemplaren bezitten alleen een membraan en een geleilaag. De kiezeldeeltjes worden pas later aangebracht!

Tot slot nog een opmerking over het pseudostoom bij sommige soorten. Hier is het pseudostoom een plooibaar membraan dat de vorm van het plasma volgt. De theca ligt dan als een manteltje over het protoplasma en wordt *pellicula* (=velletje, manteltje) genoemd. *Pseudodiffugia horrible* bezit zo'n soepele pellicula (fig.9). Pseudopodia krijgt men zelden te zien, hooguit soms een traag zwaaiend vingervormig pseudopodium, maar wanneer ze zich vertonen en waaivormig uitspreiden, kan men zien hoe het pseudostoom zich verwijdt. Heel soepel is ook het pseudostoom van *Microcorycia flava*, nog het beste te vergelijken met een leren tabaksbuidel die kan worden dichtgetrokken (fig. 9). Deze soort komt voor tussen mossen en een dergelijk pseudostoom bewijst haar waarde in droge perioden. Het organisme kan volledig van het milieu afgezonderd worden.

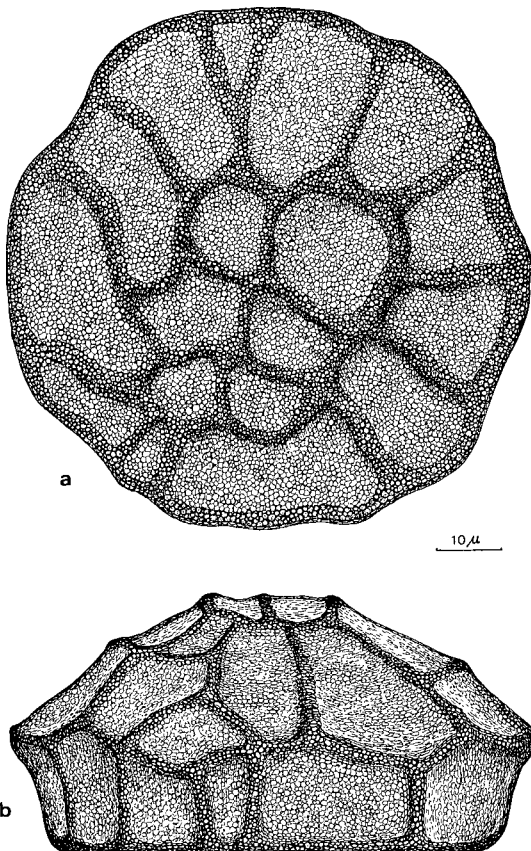
De vorm van de pseudopodia

Naar de vorm van de pseudopodia worden schaalamoeben in drie groepen ingedeeld, samen met de naaktamoeben: de *Lobosea*, de *Filosea* en de *Granuloreticulosea*.

Tot de *Lobosea* rekent men alle schaalamoeben met vingervormige, aan hun uiteinde afgeronde pseudopodia. De pseudopodia hebben een zekere breedte. Een enkele maal is er alleen maar sprake van een brede zoom, soms lopen de uiteinden van de pseudopodia spits toe.

Schaalamoeben met draadvormige, niet-korrelige pseudopodia worden tot de *Filosea* gerekend. Soms zijn de pseudopodia zo dun dat ze alleen met speciale hulpmiddelen (fasecontrast) waar te nemen zijn.

Fig. 7. *Arcella robusta*, a. van boven, b. van opzij gezien.



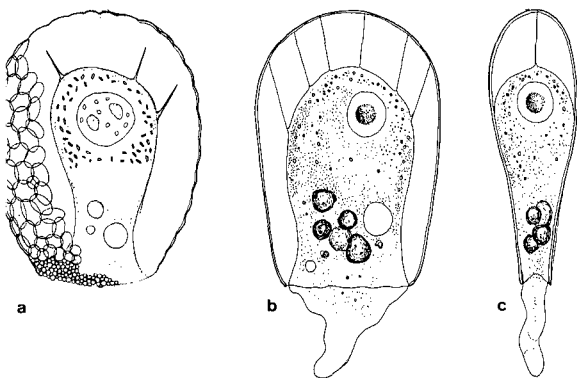


Fig. 8. a. *Placocysta lens*; b. *Hyalosphenia platystoma*, brede zijde en c. smalle zijde.

nemen zijn. Deze draadvormige pseudopodia worden ook *filopodia* genoemd. Filopodia kunnen zich vertakken en met elkaar verbinden. Vele vertegenwoordigers van deze groep zijn klein en over hun leefwijze is nauwelijks iets bekend. Figuur 10 toont enkele soorten.

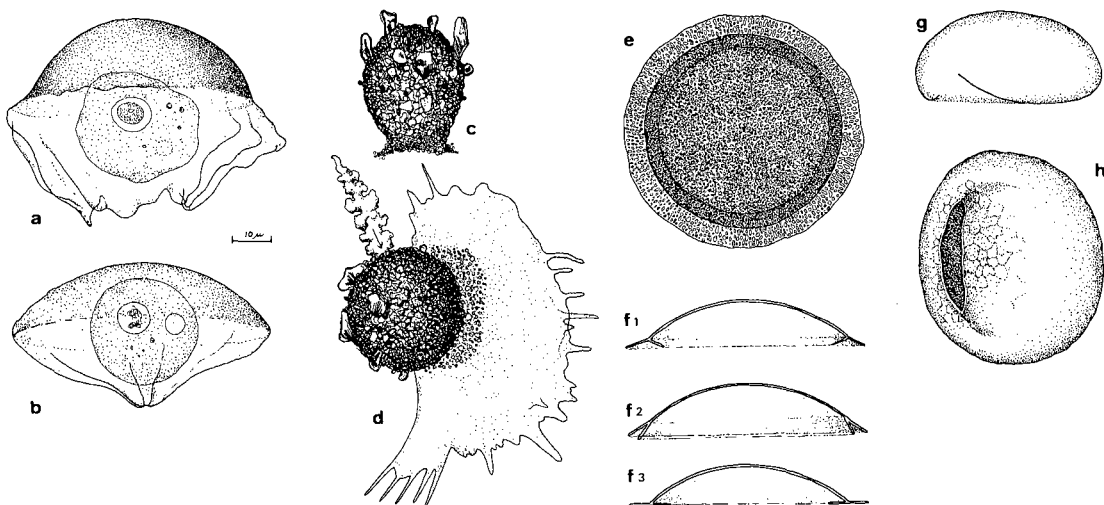
Bij de *Granuloreticulosea* vormen de filopodia een dicht netwerk van zich vertakkende en met elkaar versmeltende plasmadraden. Talrijke korrels glijden in een rusteloze, onregelmatige beweging over de filopodia. Dit is erg goed te zien

bij *Diplogromia gemma*, de fraaiste schaalamoeba die ik ken. Wanneer haar filopodia volledig zijn ontplooid, doet het gehele netwerk (*reticulum*) denken aan een spinneweb met de theca als een spin in het centrum (fig. 11). Dit netwerk is ongelooflijk fragiel en wordt bij een te sterke belichting snel ingetrokken. De filopodia fungeren als rails waarover de korrels glijden en waarlangs gevangen voedsel naar het plasmalichaam wordt getransporteerd. De korrels dienen waarschijnlijk voor het opsporen, selecteren en onschadelijk maken van prooi, functies die enigszins te vergelijken zijn met die van netelcellen bij b. v. kwallen.

Het delingsproces

De voorplanting vindt plaats door deling: vermenigvuldiging door deling. Deze wijze van voortplanten is a-sexueel omdat er geen versmelting van kernen - van erfelijk materiaal - plaats vindt voorafgaande aan de deling. Het samenliggen van twee theca's, met de pseudostomen op elkaar, is weleens beschouwd als een paring waarbij uitwisseling van erfelijk materiaal zou plaats vinden. Penard (1902) beschrijft een dergelijk proces (*conjugatie*) voor *Diffugia capreolata* en *Dif-*

Fig. 9. V.l.n.r.; *Microcorycia flava*, met geopend (a) en gesloten (b) pseudostoom; *Pseudodiffugia horrible*, c. van opzij, d. van boven gezien, met breed waaivormig uitgespreid pseudopodium; *Pyxidicula cymbalum* (= *P. invisitata*), e. van boven, f. 1-3 dwarsdoorsneden, let op de variaties in de stand van de pseudostoomrand; *Plagiopyxis labiata*, g. doorsnede, h. van onderen gezien.



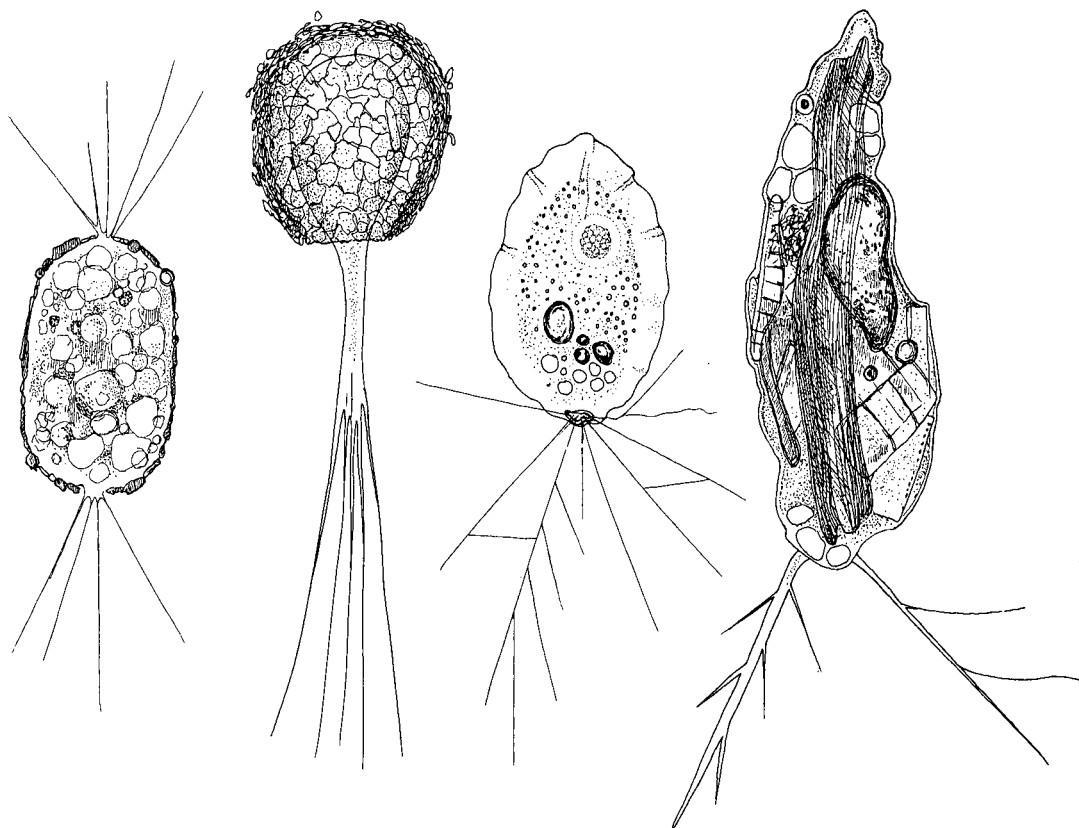


Fig. 10. V.l.n.r.: *Amphitrema stenostoma*, *Pseudodiffugia gracilis*, *Plagiophrys scutiformis* en *Pamphagus mutabilis*.

flugia oblonga. Zelf heb ik een samenliggen van deze twee soorten herhaaldelijk kunnen waarnemen waarbij echter bleek dat *Diffugia capreolata* bezig was het plasmalichaam van de ander uit diens schaal te halen. Een ordinaire zwelgpartij dus en geen conjugatie.

Het geslacht *Cyphoderia* leent zich goed voor het volgen van een deling omdat de schalen zo doorzichtig zijn. De theca is opgebouwd uit kleine ronde kiezelplaatjes die elkaar dakpansgewijs (*C. trochus*) kunnen bedekken of nauw aaneensluiten (*C. ampulla*). De deling van *C. trochus* verloopt als volgt.

Voordat de deling begint, zijn alle plaatjes voor de nieuwe schaal al kant en klaar in het moederdier aanwezig. Het plasma vult de schaal volledig. De deling zet in met de vorming van een plasmaprop buiten het pseudostoom (fig. 12a). Een aantal plaatjes verschijnt nu aan de oppervlakte van deze

prop en wordt vanaf de pseudostoomrand gerangschikt (fig. 12b). Zo groeit de nieuwe theca waarbij de plasmaprop als mal dient en tegelijkertijd de plaatjes ordent en onderling vastkit. De volledige schaalvorming neemt ongeveer een half uur in beslag.

In het protoplasma van *C. trochus* vindt men een aantal oranje bolletjes die *pheosomen* heten en waarvan de functie niet bekend is. Deze pheosomen zijn tijdens de deling alleen in de nieuwe theca aanwezig zodat men kan veronderstellen dat ze een rol spelen bij de deling.

Wanneer de nieuwe theca voltooid is, deelt de kern zich. Voor de waarnemer wordt hij dan enige tijd onzichtbaar om dan weer als een aanvankelijk draderige massa tevoorschijn te komen. Tegelijkertijd wordt dan de dochterkern zichtbaar die zich nu naar de nieuwe theca begeeft, door de nauwe hals glijdt en tenslotte op haar plaats te-

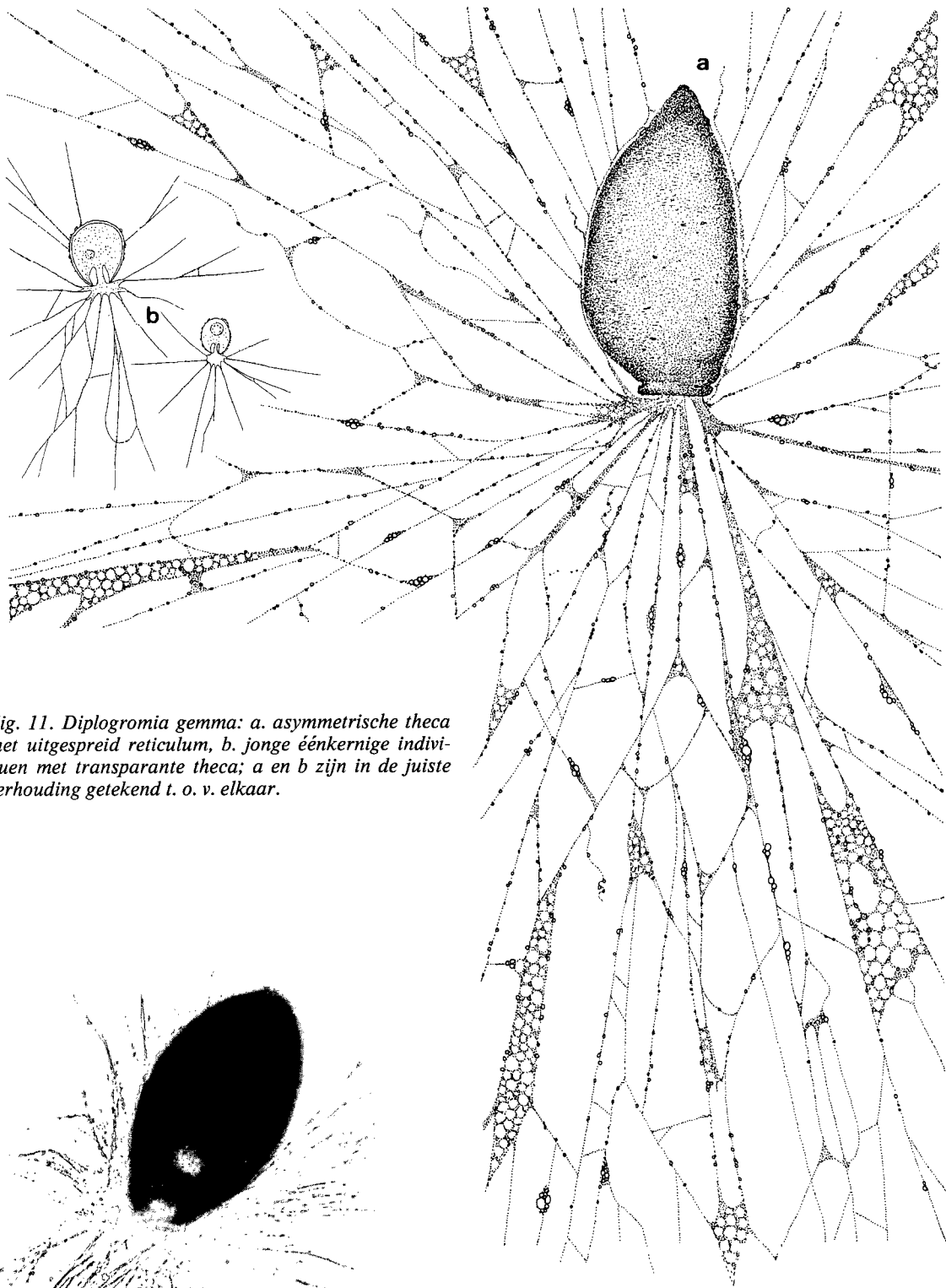


Fig. 11. *Diplogromia gemma*: a. asymmetrische theca met uitgespreid reticulum, b. jonge éénkernige individuen met transparante theca; a en b zijn in de juiste verhouding getekend t. o. v. elkaar.

recht komt, achterin de theca (fig. 12d-e). Dan vinden een aantal zgn. pendelstromingen plaats waarbij het plasma enkele malen heen en terug stroomt. De functie van deze stromingen is niet bekend. Tot slot verdeelt het protoplasma zich gelijkelijk over beide theca's waarna de verbinding verbroken wordt en de deling een feit is (fig. 12f).

De nieuwe schaal is kleurloos en zal na verloop van tijd geel worden en vervolgens bruin. Hetzelfde ziet men ook bij o.a. *Arcella* en *Centropyxis*. Lege schalen die op de bodem van een sloot terecht komen, worden o.i.v. de daar aanwezige zwavelwaterstof blauwzwart gekleurd.

Het is niet zo gemakkelijk om een volledige deling waar te nemen. Meestal treft men exemplaren aan die al bezig zijn te delen en die gemakkelijk verstoord worden door de voorafgaande manipulaties (opzuigen uit monsterpotje en transport naar het objectglas). Het delingsproces wordt dan meestal ook afgebroken.

Bij veel schaalamoeben wordt de schaal ineens gevormd en niet zoals hiervoor beschreven geleidelijk vanaf de mondrand opgebouwd. De moedercel vormt dan eerst met haar plasma de volledige 'mal' waarna vrijwel tegelijkertijd alle bouwelementen aan de oppervlakte gerangschikt worden.

Een afwijkende deling vindt plaats bij *Diplogromia gemma*. In een dekglaspreparaat dat ik in een vochtige ruimte bewaarde, bevond zich een groot meerkernig individu. De lengte van de schaal bedroeg ca. een kwart millimeter. Na twee dagen trof ik de schaal leeg en verschrompeld aan maar er omheen telde ik 36 kleine eenkernige individuen. Hun schalen waren nog zeer doorzichtig en glad en aan de binnenkant was duidelijk de geleilaag zichtbaar. Na verloop van tijd werden de schalen beplakt met kleine kiezeldeeltjes. Een dergelijke deling waarbij het oorspronkelijke individu zich opdeelt in meerdere kleine, wordt een *multiple* deling genoemd. In tegenstelling tot de eerder beschreven deling blijft er hier geen moederdier over (fig. 11).

Aanpassing aan het milieu

Wat betreft het milieu kan men ruwweg twee groepen schaalamoeben onderscheiden: de waterbewoners en de landbewoners. De laatste groep is voortdurend blootgesteld aan het gevaar van uitdroging. Om dit tegen te gaan is bij deze soorten de schaalwand dik en het pseudostoom zo klein mogelijk, vaak niet meer dan een spleet en naar binnen gebogen (fig. 9). De terrestrische schaal-

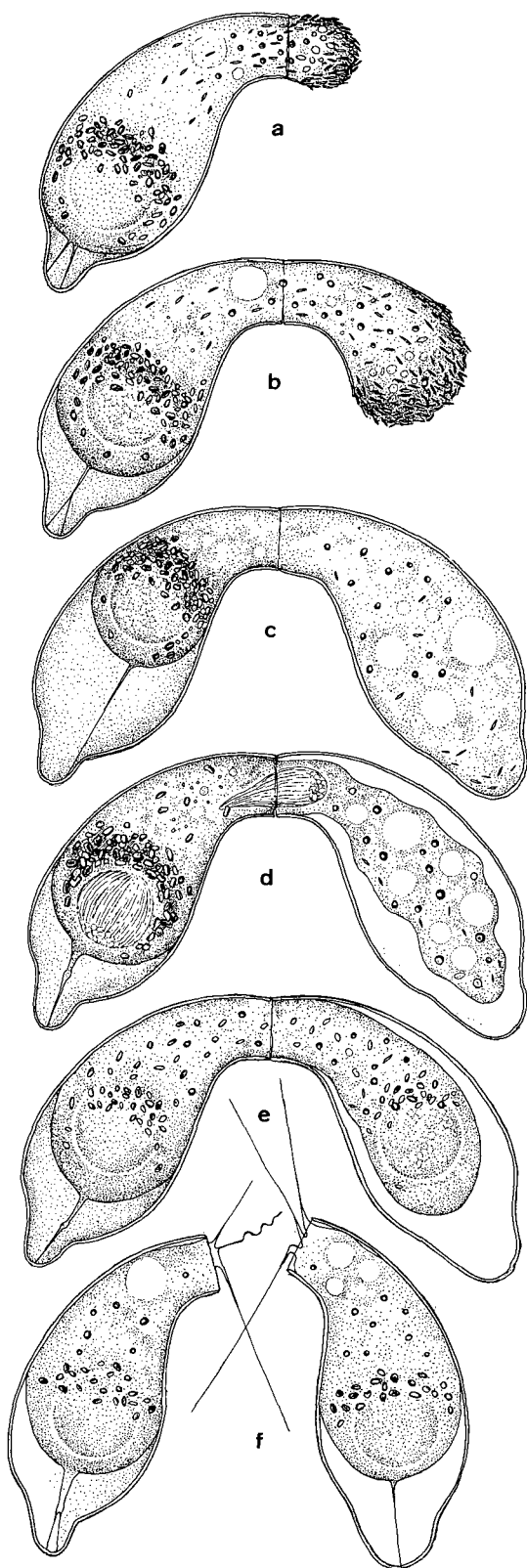


Fig. 12. *Cyphoderia trochus*, delingsstadia. Voor verklaring zie tekst.

amoeben zijn kleiner dan hun aquatische soortgenoten. Enerzijds vergemakkelijkt dit het kruipen tussen b. v. zandkorrels, anderzijds zal ook het gewicht een rol spelen. Verder ontbreken stekels en soortgelijke aanhangsels die een belemmering kunnen vormen, terwijl de theca zelf meestal bolvormig is.

Sommige soorten zijn centimeters diep in de bodem te vinden. Voor een eikenbos is het aantal schaalamoeben dat in de bovenste lagen van de bodem leeft, op meer dan 6 miljoen per vierkante meter geschat.

In water maken sommige soorten gebruik van de opwaartse druk om zich te verplaatsen. Ze vormen in het protoplasma gasbellen waardoor ze gaan drijven. Dit kan men goed waarnemen bij *Arcella's*. De gasbellen zijn als dik zwart-omrande bollen in het plasma te zien. Ze worden in enkele minuten gevormd en het beste kan men ze te zien krijgen onmiddellijk na het opbrengen van een druppel materiaal op een objectglas. De gasbellen worden blijkbaar gevormd ten gevolge van de verstoring in het water, en de theca's zijn dan ook tegen de onderkant van het dekglasje te vinden. Enkele malen kon ik waarnemen hoe *Arcella's* die op hun 'rug' waren terecht gekomen, aan één kant in de theca gasbellen vormden waardoor de theca kantelde, op zijn kant kwam te staan en het organisme weer op haar 'pootjes' terecht kwam.

Dit gasvormend vermogen verruimt voor deze soorten het milieu. Het is aannemelijk dat daardoor voorkomen wordt dat bij elke verstoring door b. v. vissen of watervogels de op waterplanten rondkruipende schaalamoeben op de bodem terecht komen.

Over de eisen die schaalamoeben aan hun milieu stellen, is niet veel bekend. De vochtigheid van het milieu is uiteraard een primaire factor en ook de zuurgraad schijnt voor een aantal soorten een factor van belang te zijn. Een aantal soorten is *kosmopoliet*, wat wil zeggen dat ze over de gehele wereld voorkomen. Een deel daarvan is *ubiquist*: deze soorten komen in zeer verscheiden biotopen voor. Andere soorten zijn aan een specifiek biotoop gebonden. Enkele soorten zijn wat hun verspreiding betreft beperkt tot het noordelijk of zuidelijk halfrond.

Het waarschijnlijk best onderzochte biotoop is het levend hoogveen dat een aantal zeer specifieke soorten herbergt. Elk van deze soorten is kenmerkend voor een bepaald stadium van het veen zodat er associaties van schaalamoeben kunnen worden onderscheiden. De schaaltes van veel

soorten worden door het veen uitstekend geconserveerd en deze sub-fossielen zijn na duizenden jaren nog geschikt om aan te geven in welk stadium het veen zich destijds bevond.

Het onderzoek

De studie van schaalamoeben is boeiend en een eenvoudige microscoop met een vergroting tot 400 X is al geschikt om de meeste soorten te bestuderen. Het aantrekkelijke van deze organismen is dat voor de studie ervan geen ingewikkelde microscopische technieken of hulpmiddelen nodig zijn. Door de trage beweging van deze organismen zijn ze gemakkelijker waar te nemen dan de vaak vlug door het water schietende raderdieren en trilhaardiertjes. Onderzoekmateriaal is overal te verkrijgen. Het is al eerder genoemde bezinskel op de bodem van allerlei watertjes (het zgn. rottingsslib of *sapropelium*) geeft meestal goede resultaten. Ook waterplanten (uitknippen of uitspoelen) en veenmossen zijn vaak rijk aan soorten. Alle in dit artikel beschreven schaalamoeben zijn uit dergelijk materiaal afkomstig uit de onmiddellijke omgeving van Kortenhoef. Niet altijd is men even gelukkig hoewel men soms wekenlang plezier kan hebben van één potje met materiaal. Een bloempot die buiten op het terras stond, heeft mij eens zoveel materiaal opgeleverd dat ik een winter lang daaraan genoeg had voor onderzoek. Wie een schaalamoebe onder ogen krijgt, zal deze uiteraard graag op naam willen brengen. Nu zijn gelukkig de meeste soorten redelijk goed te determineren en met de werken van Hoogenraad & De Groot (1940) en Grospietsch (1958) komt men een heel eind. Het eerste geeft een goede beschrijving van de tot 1940 in Nederland waargenomen soorten; het tweede-Duitstalige werk is vrij volledig wat betreft de systematiek en bevat goede tabellen tot de geslachten, maar is nauwelijks geschikt voor soortbepaling omdat het hierin onvolledig, summier en soms foutief is. Beide boeken zijn overigens niet meer te gebruiken voor het op naam brengen van naaktamoeben vanwege een verouderde systematiek.

Zeer fraaie foto's, gemaakt met een rasterelektronenmicroscoop, vindt men in de Atlas of Freshwater Testate Amoebae, een overigens prijzig boek. Onmisbaar blijft nog steeds het standaardwerk van Penard (1902), een Zwitserse geleerde die zich een groot deel van zijn leven met de studie van schaalamoeben heeft bezig gehouden. Voor de amateur zal dit prachtige boek wel altijd op het verlanglijstje blijven staan.

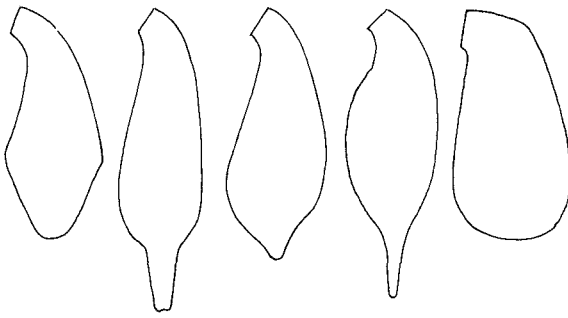


Fig. 13. *Cyphoderia trochus*, variaties in de vorm van de theca; uit eenzelfde monstermateriaal.

Men mag niet verwachten elke schaalamoëbe op naam te kunnen brengen. Op de eerste plaats kan men soorten aantreffen die nog nooit beschreven zijn. Ten tweede is de groep van de schaalamoëben nogal een terrein geworden voor nieuwsoorten-jagers wat geleid heeft tot een nu vaak onoverzichtelijke en verwarrende massa namen. Vele beschreven soorten berusten op de waarneming van één enkele lege schaal. Daarbij is blijkbaar voorbij gegaan aan het feit dat schaalamoëben zeer variabel kunnen zijn in de vorming van de theca. De volgende voorbeelden dienen ter illustratie van deze variabiliteit die tot problemen kan leiden bij de soortbepaling.

Diffugia tuberculata (fig. 2c) vertoont vaak helemaal niet de typische frambozenstructuur en nadert in haar verschijningsvorm dan zeer dicht tot *D. amphora*. Daarentegen vertoont *D. corona* soms de frambozenstructuur van *D. tuberculata*. *Lesquereusia spiralis* (fig. 4e) schijnt goed gekarakteriseerd door haar fraaie worstvormige idiosomen terwijl *L. modesta* alleen xenosomen als kwartskorrels voor haar theca gebruikt. Twee duidelijk te onderscheiden soorten, zou men denken, maar in feite zijn tussen beide soorten talloze overgangen te vinden die zowel idiosomen als xenosomen op hun schaal bezitten. Het soortonderscheid lijkt dan wel moeilijk te handhaven. Er is slechts sprake van een gradueel verschil en het is dan ook interessant om te onderzoeken waarom er de ene keer wel idiosomen gebruikt worden en een andere keer niet of veel minder. Iets soortgelijks is waar te nemen bij *Diffugia oviformis*. Netzel (1976) heeft bij deze soort kopspeldachtige idiosomen waargenomen terwijl in Nederland aangetroffen exemplaren alleen xenosomen gebruiken of hun schaal uitsluitend uit kitstof opbouwen.

Cyphoderia trochus vertoont in de vorm van de theca nogal wat variatie (fig. 13). Het is voor de onderzoeker dan ook belangrijk om de variatiebreedte van een soort te kennen en dit kan het beste bij rijke vondsten. Naast de structuur en de vorm van de theca is ook de kern - meestal verwaarloosd want veel schalen zijn leeg - een waardevol kenmerk.

Diffugia scalpellum en *D. smilion* bezitten vrijwel identieke schalen maar hun kernen verschillen volledig van elkaar. Nu is het waarnemen van een kern een niet zo eenvoudige zaak. Zoals gezegd zijn veel schalen leeg of de theca is ondoorzichtig. Ook kan het protoplasma zoveel voedseldeeltjes bevatten dat de kern onzichtbaar is. Een rigoureuze en meestal de enige oplossing is het vernietigen van de theca door met een naald op het dekglas te drukken. Met wat geluk glipt de kern dan door een scheur naar buiten en kan dan goed bestudeerd worden.

De hiervoor aangeduide moeilijkheden met betrekking tot soortbepaling, biologie en oecologie dienen niet de lezer af te schrikken maar eerder hem te prikkelen om zelf op onderzoek uit te gaan. Zo is b. v. vrijwel niets bekend over onze inlandse terrestrische soorten. Wie zich op deze boeiende groep gaat toeleggen, zal daarin een onuitputtelijke bron van studie vinden.

Adres van de schrijver:

Tekeningen van de schrijver

LITERATUUR:

- GROSPIETSCH, Th., 1958. Wechseltierchen (Rhizopoden). Stuttgart.
 GROSPIETSCH, Th., 1965. Schalenamöben im Boden. Mikrokosmos, 54, 1, 14,-18.
 HOOGENRAAD, H. R. en DE GROOT, A. A., 1940. Zoetwaterrhizopoden en -heliozoën, Deel 9 uit de Fauna van Nederland, Leiden.
 NETZEL, N., 1975. Struktur und Ultrastruktur von *Arcella vulgaris* var. *multinucleata* (Rhizopoda, testacea). Arch. Protistenk., Bd. 117, 219-245.
 NETZEL, H., 1976. Die Ultrastruktur der Schale von *Diffugia oviformis* (Rhizopoda, Testacea). Arch. Protistenk., Bd. 118, 321-339.
 OGDEN, C. G. & HEDLEY, R. H., 1980. An Atlas of Freshwater Testate Amoebae. Oxford.
 PENARD, E., 1902. Faune rhizopodique du Bassin du Léman. Geneve.