

in een dicht kraaiheidededek van een noordelijke duinhelling en onder een goed ontwikkelde Duinroos te midden van een duin-doorncomplex. Behalve Zilver- en Kokmeeuwen werden weinig Laridae gezien, het meest nog Storm- en Mantelmeeuwen aan de strandzijde en wat overvliegende Grote sterns en Visdiefjes. Van de roofvogels werd af en toe een Bruine, een enkele keer ook een Grauwe kiekendief waargenomen. Het broeden van deze soorten acht ik twijfelachtig, terwijl toch speciaal de Bruine kiekendief vroeger in minstens een half dozijn paren aanwezig was.

Het Zwanenwater herbergt ook enkele paren van de Wulp, andere steltlopers werden alleen als bezoekers gesignaleerd. Daarentegen is het terrein zo rijk aan zangvogels, zowel in soorten als in aantallen, dat een inventarisatie zeker een indrukwekkend resultaat zou opleveren. De Rietzan-

ger domineert t.o.v. zijn naaste verwanten, van wie echter ook Kleine karekiet en Sprinkhaanrietzanger en in mindere mate Snor en Bosrietzanger aanwezig zijn. Deze rietvogels vormen als het ware „kensoorten” voor de verschillende nuanceringen in de moerasbiotopen. In de minder vochtige stukken huizen wel alle te verwachten lijsters, inclusief Tapuit, Paapje, Nachtegaal en Blauwborst, en van de zangers nog onder meer alle vier de *Sylvia*-soorten, benevens Fitis, Heggemus en Winterkoning. Hoewel de zeer algemene Rietgors de natte gedeelten prefereert, komt zij ook nog in de relatief droge bosjes voor. In het zuidelijke randgebied werd bovendien een enkele Geelgors gehoord.

Hoewel dit overzicht geenszins volledig is, blijkt wel duidelijk, dat het Zwanenwater buiten haar grote trekpleister, de Lepelaars, nog heel wat meer te bieden heeft.

Een protozo in symbiose met algen in het Veerse Meer

C. BAKKER.

(Hydrobiologisch Instituut, afdeling Delta-Onderzoek Yerseke)

Inleiding.

Verschijselen van krachtige opbloei van micro-organismen in het water (en de oorzaken hiervan) hebben de hydrobiologen altijd sterk geïnteresseerd. De concentratie van planktonische planten en dieren kan zo groot zijn dat het water macroscopisch zichtbaar gekleurd is. We spreken van vegetatie-kleuring in geval van massaal voorkomen van fytoplankton-organismen. In eutrofe zoete en brakke wateren en ook in zeewater komt vegetatie-kleuring perio-

diek voor, vooral in voorjaar en zomer. Deze wordt veroorzaakt door massaproductie van bv. diatomeeën (in voor- en najaar), flagellaten (in ieder jaargetijde mogelijk, zelfs 's winters onder het ijs), protococcale groenwieren en blauwwieren (in de zomer).

Het merkwaardige van de in dit artikel beschreven opbloei is nu dat deze veroorzaakt wordt door een dierlijk en een plantaardig plankton-organisme die in een symbiontische verhouding tot elkaar staan. De dier-

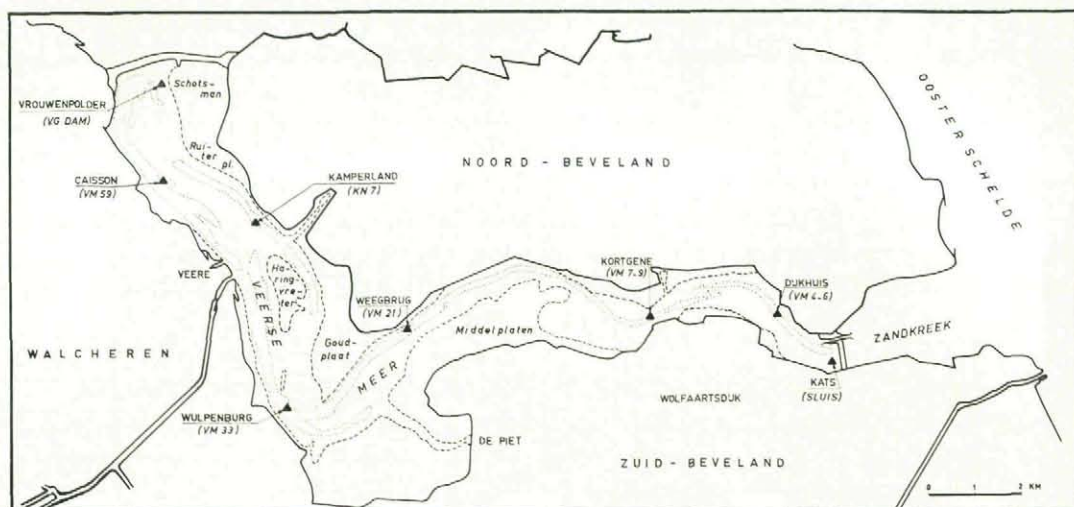


Fig. 1. Topografie van het Veerse Meer. Binnen de stippellijn is de diepte 10 meter of meer.

lijke component wordt gevormd door de ciliaat *Mesodinium pulex* Cl. et Lachm., de plantaardige door een onbekende eencellige bruine algesoort. De kleur van het water wordt bepaald door de kleur van de alg, zodat we hier een paradoxaal voorbeeld hebben van een vegetatiekleuring die onverbrekkelijk samenhangt met een zooplankton-opbloei.

M. pulex wordt in het voorjaar regelmatig in het plankton van Oosterschelde en Veerse Meer aangetroffen. In de Oosterschelde spaarzaam, in het Veerse Meer abundant. De soort staat bekend als saprofiel (19), maar kan ook in niet-verontreinigd (katharob) water voorkomen (9), waarin dan geen grote aantallen worden bereikt. *M. pulex* is holeuryhalien: kan zoet- tot zee-water verdragen. De soort wordt echt pelagisch (zuiver planktisch) aangetroffen, zoals in het Veerse Meer, maar kan ook tijdelijk beperkt zijn tot bentische of littorale detritus, hetgeen wij voor het Oosterscheldemilieu vaak gevonden hebben. *M. pulex* is dus een ubiquist pur sang.

Destijds maakte het Veerse Meer als marien getijdegebied (vm. Veersche Gat en Zandkreek) deel uit van het Oosterscheldestelsysteem. In mei 1960 kwam de oostelijke dam, voorzien van sluisen, bij Kats gereed en de westelijke door het Veersche Gat, een massieve dijk zonder sluisen, in april 1961. Fig. 1 geeft een overzicht van het gebied. De totale lengte van het meer bedraagt ± 25 km. De diepte van de vaargeul is ter plaatse van de oude stroomgeulen 18–26 m, terwijl de gemiddelde diepte ± 10 m bedraagt.

Wat betreft het Veerse Meer als milieu voor plankton-organismen is het volgende op te merken. Het zoutgehalte van het oppervlaktewater schommelde in 1965 (een jaar waarin een wel zeer krachtige ontwikkeling van *Mesodinium pulex* werd waargenomen) tussen de 8 en 9.8 ‰ Cl'. Dit mesohaliene milieu is vrij sterk geeutrofiëerd door de invloed van op het meer uitgeslagen polderwater. In 1965 bereikte het gehalte aan opgelost anorganisch fosfaat een maximale waarde van $\pm 0,021$ mg-at P

per liter. Elders (1) werd een uitvoeriger beschrijving van het milieu van het voormalige getijdegebied en van het huidige Veerse Meer gegeven.

Functionele morfologie van Mesodinium pulex.

Bij de bestudering van levende exemplaren van *M. pulex* onder het microscoop blijken deze over de volgende kenmerken te beschikken (fig. 2a).

Het lichaam bestaat uit twee gedeelten: het achterste is halfbolvormig, het voorste gedeelte (iets kleiner dan het achterste) representeert de mondkegel. Voorste en achterste gedeelte zijn gescheiden door een insnoering waarin de ciliën-kransen staan ingeplant (vandaar de genusnaam *Mesodinium*). Aan de mondrand, op de top van de mondkegel, ontspringen een achttal (niet altijd goed onderscheidbare) tentakels. De functie van deze tentakels, die aan de top een driedelige zuignap dragen (15), is een tijdelijke vasthechting aan het substraat, zoals goed kan worden waargenomen bij een dekglaspreparaat. Ook Van Rees (18) en Kahl (9) maken hiervan melding.

Lohmann (13) en Leegaard (11) alsmede Michanek (14) constateerden dat de soort in het Oostzeegebied in twee grootteklassen uiteen viel. Lohmann trof kleine cellen aan die 0,010—0,018 mm, en grote die 0,020—0,050 mm lang waren. Leegaard's forma *minor* mat 0,020—0,030 mm, de forma *major* 0,040—0,050 mm. Michanek geeft geen afmetingen. Metingen aan gefixeerde exemplaren uit het Veerse Meer laten zien dat de meeste dieren 0,028—0,035 mm groot zijn, dat er ook grotere voorkomen (tot 0,046 mm lang) en eveneens kleinere (tot 0,023 mm lang), maar dat van twee gescheiden grootteklassen geen sprake is.

Het geslacht *Mesodinium* wordt, tezamen

met o.a. de bekende genera *Didinium* en *Askenasia*, in de familie der Didiniidae (in het bezit van twee trilhaarkransen) geplaatst. Kahl (9) rangschikt deze familie in de suborde der Gymnostomata (of Gymnostomatida, Corliss, 4) die gekenmerkt is door de afwezigheid van ciliaire structuren op of rond de mondopening. De Gymnostomata behoren tot de orde der holotriche ciliaten.

Er worden van het geslacht *Mesodinium* verschillende soorten onderscheiden. De bekendste en meest algemeen voorkomende zijn *M. pulex* Cl. et Lachm. en *M. rubrum* Lohm. Oorspronkelijk stonden beide te boek als *Halteria pulex* (Claparède et Lachmann, 3) resp. *Halteria rubra* (Lohmann, 13), maar het genus *Halteria* (met de bekende soort *H. grandinella*, O. F. Müller) behoort tot de oligotriche ciliaten en heeft dus geen enkele affiniteit met bovengenoemde soorten. Om prioriteitsredenen blijft de geslachtsnaam *Halteria* (Dujardin 1842) voor het bewuste oligotrichengeslacht gereserveerd, omdat het genus *Mesodinium* eerst in 1862 door Stein beschreven is. Het onderscheid tussen *M. pulex* en *M. rubrum* zou zijn gelegen in de aanwezigheid der tentakels op de mondkegel van *M. pulex*, welke *M. rubrum* zou missen. Oudere auteurs (7; 12; 19; 20) handhaven dit onderscheid. Omdat de tentakels niet altijd aantoonbaar zijn vervalt de aan- of afwezigheid dezer organellen als soortskenmerk en Kahl rangschikt beide dan ook onder *M. pulex*.

Een aparte en wat uitvoeriger bespreking vraagt de ciliaire apparatuur (fig. 2 b-d). De ciliën zijn van tweeërlei aard. De bovenste krans bestaat uit lange, robuuste, stijve (cirrenachtige) trilharen. Ze steken in rust meestal radiaalwaarts uit in het vlak van de insnoering. Soms is een aantal van deze ciliën naar boven gericht waar de toppen

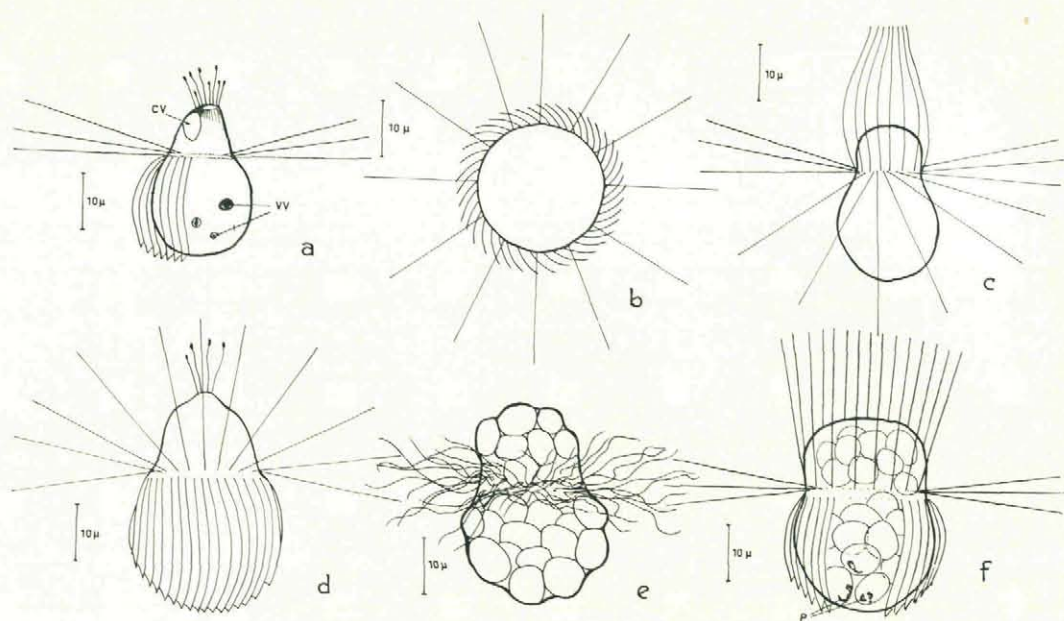


Fig. 2. *Mesodinium pulex* Cl. et Lachm. a. Uit de Oosterschelde; met mondkegel, tentakels, contractiele vacuole (cv) en voedingsvacuolen (vv). b. Van boven gezien, met uitstaande radiaal- en aangedrukte spiraalciliën. c. Uit het Veerse Meer; radiaalciliën gedeeltelijk naar boven gericht. d. Uit het Veerse Meer; van opzij gezien, met spiraal- en radiaalciliën; 4 mondtentakels zichtbaar. e. Uit het Veerse Meer; in gefixeerde toestand, met zoöxanthellen. f. Uit het Veerse Meer; de zoöxanthellen met pyrenoiden (p).

elkaar boven het dier ontmoeten en een kegelvormige figuur insluiten. (Deze stand, fig. 2c, ziet men vaker optreden wanneer de cellen onder het microscoop minder beweeglijk worden. De dieren zijn trouwens bijzonder gevoelig en gaan in een microscopisch preparaat zeer snel te gronde). De tweede krans, eveneens op de mediane insnoering ingeplant maar iets lager, bestaat uit ciliën die minder lang zijn en tevens veel minder star dan de bovengenoemde ciliën. Ze liggen dicht aaneen in een flauwe spiraal en omgeven het achterste gedeelte van het lichaam. Dit posterieure gedeelte wordt zo a.h.w. door een hyaliene rand omhuld, waarbij de fijn getande contour aan de benedenzijde de toppen van deze ciliën voorstelt (fig. 2d). De ciliën zelf, één voor één naast elkaar, ziet men het beste als het

dier van boven of van beneden beschouwd wordt (fig. 2b). Het zijn deze ciliën die de krachtige bewegingsorganellen van het dier representeren. Ze maken een simultane bovenwaarts gerichte slagbeweging, die het dier sprongsgewijze achterwaarts doet wegschieten (vandaar de soortnaam *M. pulex*).

Volgens Penard (16) bestaat ieder trilhaar uit drie versmolten ciliën, waardoor een goetvormig geheel ontstaat. Bij de slagbeweging wordt de open, brede bovenzijde van de goet gebruikt, zodat de weerstand van het water groot is. Wanneer de ciliën weer op hun plaats terugkomen beweegt de smalle, gesloten onderzijde der ciliën benedenwaarts en wordt er dus een veel minder grote druk op het water uitgeoefend. De ciliën schuiven vervolgens dakpansge-

wijze over elkaar waardoor de indruk van een gesloten, slechts van onderen open, omhulsel ontstaat. Van Rees (18) sprak dan ook van een hyalien omhulsel dat sprekend geleek op teruggebogen trilharen. Ook Hofker (8) heeft niet onderkend dat het „pantserachtig” omhulsel door een tweede ciliënkrans wordt gevormd.

Als het dier met de „spiraalciliën” een sprong heeft gemaakt volgt een kleine rustperiode. De spiraalciliën zijn weer in elkaar geschoven en de cirrenachtige ciliën van de eerste krans, de „radiaal-ciliën”, fungeren nu als een zweefscherm bij het passief zwevende dier. Tijdens de sprong worden deze ciliën omhoog geslagen en omgeven ze het voorste gedeelte van het dier, zoals reeds werd opgemerkt, kegelvormig, zodat ze de beweging niet belemmeren. Op een substraat kunnen deze trilharen ook kruipende bewegingen uitvoeren; ze zijn dan functioneel gelijk aan de cirren der hypotriche ciliaten. Ook kunnen deze ciliën, na een sprong, golvende bewegingen maken, m.a.w. ze fungeren dan als echte ciliën en dit resulteert in een langzame aswenteling der cellen. De eerste ciliënkrans bestaat dus eveneens uit zeer flexibele organellen waarmee verschillende motorische functies vervuld kunnen worden. De combinatie van de eerste met de gespecialiseerde tweede krans (spiraal)-ciliën maken *M. pulex* tot een aan de planktische levenswijze bijzonder goed aangepast micro-organisme.

De door Powers (17) als „red-tide” ciliaat beschreven *Cyclotrichium meunieri* doet aanvankelijk, gelet op de habitus, sterk aan *M. pulex* denken (zie fig. 3), maar verschilt van *Mesodinium* o.m. door de volgende kenmerken: de „spiraalciliën” van *Cyclotrichium* zijn anders gebouwd dan die van *Mesodinium* (2); de voorste helft van het lichaam is voorzien van een cytostoomachtige depressie met een buisvormige in-

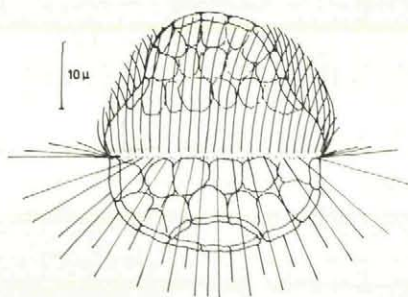


Fig. 3. *Cyclotrichium meunieri* Powers, vereenvoudigd naar Bary en Stuckey 1950.

zinking; de voorste lichaamshelft vormt nooit een mondkegel, een monddopening of mondtentakels.

Het is een bekend feit dat ciliaten en flagellaten steeds levend moeten worden bestudeerd om hun kenmerken nauwkeurig te kunnen vaststellen en tot een betrouwbare determinatie te kunnen komen. Dit geldt ook voor *M. pulex*. Fig. 2e toont een exemplaar zoals dit eruit ziet na fixatie in een oplossing van jodium in KJ. Duidelijk herkenbaar zijn slechts het uit twee delen bestaande cellichaam met de mediane insnoering waarop de ciliën staan ingeplant. De gespecialiseerde ciliënapparatuur is gedeformeerd tot een massa gekronkelde en deels vervloeiende draden (zie ook fig. 4). Bij de fixatie trad een duidelijke krimp van de periplast op, hetgeen ook bleek uit lengtemetingen aan levende dieren: de meeste cellen bezaten nu een gemiddelde lengte van 0,034—0,037 mm.

Mesodinium pulex in symbiose met algen. De exemplaren van *M. pulex* die in het Veerse Meer worden aangetroffen onderscheiden zich steeds in twee kenmerken van de boven beschreven dieren. In de eerste plaats blijken beide lichaamshelften halfbolvormig te zijn en toont het voorste gedeelte in de meeste gevallen geen mondkegel met tentakels meer. Slechts af en toe

worden exemplaren aangetroffen die nog een kleine konische verheffing op de voorste lichaamshelft laten zien benevens enkele tentakels (fig. 2d). In de tweede plaats zijn de *Mesodinium*-cellen gekenmerkt door de aanwezigheid van enkele tientallen kleine algecellen (met een diameter van 0,004—0,009 mm), die de dieren een bruine kleur geven (fig. 2e en 2f). Symbiose met groene algen van het geslacht *Chlorella* (en andere zoöchlorellen) wordt bij verscheidene zoetwater-organismen, bv. bij ciliaten (*Paramecium*), holtedieren (*Hydra*) aangetroffen. Symbiose met geelbruine algen (zoöxanthellen) blijkt bij marine evertetraten als protozoën, sponzen, holtedieren, platwormen en mollusken veel voor te komen. Speciaal bij holtedieren treedt symbiose veelvuldig op, in de tropen zelfs als regel (21).

Steeds zijn beide lichaamshelften van *Mesodinium* met de algen gevuld. De symbiotische verhouding met *Mesodinium* is door Lohmann (13) het eerste gevonden (Kieler Bucht). Leegaard (11) vond de soort in de Finse Golf eveneens met zoöxanthellen. Lohmann constateerde dat zijn kleine individuen (zie terug) niet in het bezit van de bruine algecellen waren en voorzien waren van een mondkegel + mondopening. Zijn grote dieren waren qua habitus geheel gelijk aan de in het Veerse Meer aangetroffen exemplaren: dus met een ongeveer even groot achterste als voorste gedeelte en dit laatste zonder mondopening. Hij vond tussen de grote en de kleine exemplaren overgangen. Er waren exemplaren met slechts enkele algen die zich in het achterste gedeelte bevonden. Nam het aantal algecellen toe dan vergrootte zich de mondkegel en werd deze geleidelijk met algecellen opgevuld. Onze exemplaren uit het Veerse Meer vertoonden de algecellen steeds gelijkmatig verdeeld over vóór- en

achtergedeelte (fig. 2f). In dit verband is het vermeldenswaard dat de exemplaren van *M. pulex* afkomstig uit de Oosterschelde (zie fig. 2a) meestal géén zoöxanthellen bezaten, terwijl het voorstuk altijd een duidelijke mondkegel met goed zichtbare mondopening vormde: deze dieren kwamen dus goed overeen met Lohmann's kleine exemplaren.

We kunnen nu veronderstellen dat de aanvankelijk dierlijke voedingswijze van *Mesodinium* verantwoordelijk is voor de aanwezigheid der algecellen binnen het dier. Dat er vervolgens groei en deling van deze cellen binnen de ciliaat optreedt en er een symbiotische verhouding tot stand komt. Deze zou zich, voor wat de ciliaat betreft, manifesteren in het verlies van de mondopening + tentakels: het dier is nu „auto-troof” geworden. De betekenis van de associatie voor dier en alg is duidelijk: het dier ontvangt extra zuurstof en voedsel van de alg en raakt gemakkelijk anorganische uitscheidingsprodukten kwijt, w.o. fosfaat (21), die de alg opneemt. Voor de *Mesodinium*-populatie in het Veerse Meer mogen we wellicht aannemen dat de symbiose met de algen obligaats (geworden) is en niet eerst in de loop van de cyclus ontstaat. In de voorafgaande jaren hebben wij nl. nooit *M. pulex* in het Veerse Meer waargenomen zonder de algecellen. Ook bij gefixeerd materiaal zijn de algecellen binnen de ciliaat nog goed herkenbaar (zie fig. 2e en 4). Tengevolge van de krimp van de periplast bij de fixatie vertoont de ciliaat de habitus van een druiventros door de enigszins uitpuilende algecellen. Het is dus heel goed mogelijk om aan oud materiaal van jaren her vanaf begin tot einde der cyclus na te gaan of en in welke mate de symbiont in *M. pulex* aanwezig was. Lohmann meende de in de *Mesodinium* levende alg te kunnen identificeren met een

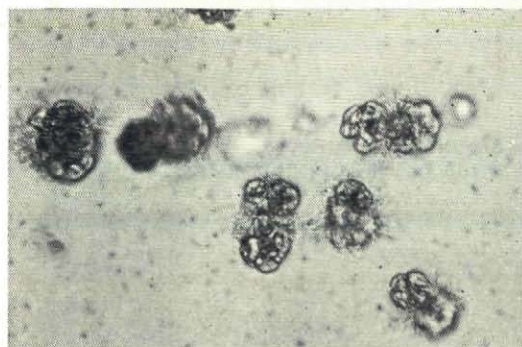


Fig. 4. *Mesodinium pulex*, uit het Veerse Meer; vergroting 250 $\times$.

door hem in *Oikopleura*-huisjes aangetroffen flagellatesoort. Verschaffelt (19) vond de soort (in materiaal uit Zuiderzee, afgesloten IJ en Amsterdamse grachten) in symbiose met een Cyanophyce. De door Kahl (9) in brak water van Neuwerk aangetroffen exemplaren van *M. pulex* hadden eveneens een blauwalg als symbiont. (In het voorste lichaamsgedeelte trad een purperrode verkleuring op door vertering, zodat de dieren tweekleurig werden. Dit is door ons bij de Veerse Meer-vormen niet waargenomen). Kudo (10) vermeldt dat zoöxanthellen worden aangetroffen bij het Cryptomonaden-geslacht *Chrysidella*, dat in Foraminiferen en Radiolariën voorkomt. Kennelijk zijn dus verschillende algesoorten in staat om met *M. pulex* een symbiontische verhouding aan te gaan. Het zou dan van de soortssamenstelling der algengemeenschap in het betreffende biotoop afhangen welke soort dit wordt. Tevens ligt het voor de hand aan te nemen dat de abundantie van een in aanmerking komende flagellatesoort van grote betekenis is. In dit verband is het duidelijk dat het Veerse Meer gezien zijn brak-eutroof karakter veel betere kansen biedt dan de Oosterschelde.

De identiteit van de algen in de ciliaten

uit het Veerse Meer is nog niet bekend. Ook in ons geval komen kleine Crypto- of Chrysomonaden in aanmerking gezien de kleur van de chromatofoor (waarin 1 of 2 pyrenoiden liggen).

In het algemeen zou gelden dat de zoöxanthellen tot de Cryptomonaden behoren op grond van de zoösporen die ze vormen (5). Yonge (21) echter, meent op grond van literatuurgegevens, dat het niet waarschijnlijk is dat vrijlevende stadia worden gevormd en dat de zoöxanthellen van de ene op de andere generatie overgaan. Bij *M. pulex* in het Veerse Meer zou de alg dus bij iedere deling van de ciliaat overgedragen kunnen worden zonder enige onderbreking. Fritsch (6) acht het mogelijk dat de zoöxanthellen slechts op bepaalde tijd zwermstadia vormen. Deze auteur vermeldt dat voor de symbiontische *groene* algen (zoöchlorellen) i.h.a. geldt dat ze van generatie op generatie worden doorgegeven, maar dat re-infectie door vrijlevende chlorellen beslist voorkomt. Yonge (21) stelt, dat de zoöxanthellen, althans in hun onbewegelijke vorm, gespecialiseerd zijn voor een leven binnen de dierlijke cel. Dit alles beklemtoont het mutualistisch karakter van de symbiose van *M. pulex* met de algecellen in het Veerse Meer. Immers: *M. pulex* wordt geheel afhankelijk van zijn symbiont door verlies van mondopening en de zoöxanthellen kunnen niet als zodanig een vrijlevend bestaan leiden. Yonge spreekt in dit geval treffend van „imprisoned plankton”.

Over de verhouding tussen de symbiont en *M. pulex* zijn nog verschillende vragen te stellen. Bv.: worden er algen verteerd in de voedingsvacuolen van de ciliaat? Volgens Fritsch zou vertering van enkele algecellen een normaal verschijnsel zijn bij diverse gastheren. Kunnen de ciliaten bij het „aflopen van de algencultuur binnen het

dier" (bv. door de dieren een tijdlang in het donker te houden) terugkeren tot een normale holozoische levenswijze door weer een mondopening etc. te vormen?

Duidelijk is dat de symbiose van de beide organismen goede mogelijkheden schept voor een massale ontwikkeling. Op dit aspect hopen wij nog terug te komen.

Summary. Protozoa symbiotic with algae in Lake Veere.

In the mesohaline eutrophic Lake Veere (a recently closed sea-arm in the S.W.-Netherlands) the occurrence is mentioned of the holotrichous ciliate *Mesodinium pulex* Cl. et Lachm. Some details are given about the morphological structure of the species. Symbiotic algae (zooxanthellae) within the ciliate caused a brown discoloration of the lake water. The exact taxonomic position of the zooxanthellae is, as yet, unknown.

Probably we are dealing here with a cryptomonad species.

Litteratuur:

1. Bakker, C. 1964. Planktonuntersuchungen in einem holländischen Meeresarm vor und nach der Abdeichung. Helgol. Wiss. Meeresunters. 10 (1-4): 456-472.
2. Bary, H. M. & Stuckey, R. G. 1950. An occurrence in Wellington Harbour of *Cyclotrichium meunieri* Powers, a ciliate causing red water, with some additions to its morphology. Trans. Roy. Soc. New Zealand. vol. 78 (1): 86-92.
3. Claparède, E. & Lachmann, J. 1858-'61. Etudes sur les infusoires et les Rhizopodes. Genève.
4. Corliss, J. O. 1961. The ciliated Protozoa: characterization, classification and guide to the literature. Intern. series of Monographs on pure and applied biology, vol. 7. Pergamon Press. Oxford.
5. Fott, B. 1959. Algenkunde. Fischer Verlag. Jena.
6. Fritsch, F. E. 1952. Algae in association with heterotrophic or holozoic organisms". Proc. Roy. Soc. Lond. Ser. B. vol. 139: 185-192.
7. Hamburger, Cl. & v. Buddenbrock, W. 1911. Nordische ciliaten. In: Nordisches Plankton Bd. 13 Kiel.
8. Hofker, J. 1922. Protozoën. In: Flora en Fauna der Zuiderzee, p. 127-183. C. de Boer Jr., Den Helder.
9. Kahl, A. 1930. Urtiere oder Protozoa. Die Tierwelt Deutschlands. 18. Teil. Gustav Jena Fischer.
10. Kudo, R. R. 1954. Protozoology. 4th. Ed. C. C. Thomas, publ., Springfield, Illinois U.S.A.
11. Leegaard, C. 1920. Microplankton from the Finnish waters during the month of May. 1912. Acta Soc. Sci. Fenn. 48: 1-44.
12. Lepsi, J. 1926. Die Infusorien des Süßwassers und Meeres. Hugo Bermichter Verlag, Berlin.
13. Lohmann, H. 1908. Untersuchungen zur Feststellung des vollständigen Gehalts des Meeres an Plankton. Wiss.-Meeresunt. Kiel 10: 129-370.
14. Michanek, G. 1965. Zooplankton of the Baltic, observations on some smaller species. Botanica Gothoburgensia III (Proc. 5th. Mar. Biol. Symp. ed. Tore Levring: 157-160).
15. Noland, L. E. 1937. Observations on marine ciliates of the Gulf Coast of Florida. Trans. Am. Micr. Soc. 44: 3.
16. Penard, E. 1922. Etudes sur les infusoires d'eau douce. Ed. Georg & Cie. Genève.
17. Powers, P. B. H. 1932. *Cyclotrichium* sp. nov. (Protozoa Ciliata): cause of red water in the Gulf of Maine. The Biol. Bull. 63: 74-80.
18. Rees, J. van 1883-1884. Protozoen der Oosterschelde. Tijdschr. Ned. Dierk. Ver. suppl. Dl. I.
19. Verschoffelt, F. 1929. Bijdrage tot de kennis der Nederlandsche zoet- en brakwaterprotozoën. Dr. Erasmus, Ledeborg. Gent.
20. Wiersma-Verschoffelt, F. 1936. Protozoa. In: Flora en Fauna der Zuiderzee. Supplement, p. 24-40. C. de Boer Jr., den Helder.
21. Yonge, C. M. 1957. Symbiosis. In: J. W. Hedgpeth: Treatise on marine ecology and paleoecology vol. I Ecology. Geol. Soc. Am. Mem. 67. vol. I: 429-442.