

kele waarnemingen betreffende de ongeslachtelijke voortplanting
van de Scyphozoa: Aurelia aurita (Lam.); Cyanea capillata (L.);
en Chrysaora hysoscella (L.)

door

J. van Erp

NEDERLANDS INSTITUUT VOOR ONDERZOEK DER ZEE

PUBLICATIES EN VERSLAGEN:

nummer 1958-1

Enkele waarnemingen betreffende de ongeslachtelijke voortplanting
van de Scyphozoa: Aurelia aurita (Lam.); Cyanea capillata (L.);
en Chrysaora hysoscella (L.)

door
J. van Erp

(Intern verslag)

over
werkzaamheden verricht als doctoraal studie
in het tijdvak eind 1957 - begin 1958
aan

het Zoölogisch Station, Den Helder

voor
Rijks Universiteit, Utrecht

onder supervisie van

Dr. J. Verwey

Juni 1958

NEDERLANDS INSTITUUT VOOR ONDERZOEK DER ZEE

PUBLICATIES EN VERSLAGEN:

nummer 1958-1

Enkele waarnemingen betreffende de ongeslachtelijke voortplanting
van de Scyphozoa: Aurelia aurita (Lam.); Cyanea capillata (L.);
en Chrysaora hysoscella (L.)

door

J. van Erp

Geen publicatie in 1958

NEDERLANDS INSTITUUT VOOR ONDERZOEK DER ZEE

PUBLICATIES EN VERSLAGEN:

nummer 1958-1

I. Samenvatting

Kwalpoliepen zijn opgekweekt uit planulalarven, verkregen door volwassen kwallen in aquaria te brengen.

De poliepen van drie soorten, nl. Aurelia aurita, Cyanea capillata en Chrysaora hysoscella, zijn onder verschillende temperatuur omstandigheden gebracht.

Scyphistoma's van Aurelia blijken zich in de eerste plaats door stolonisatie ongeslachtelijk te vermenigvuldigen. Een temperatuurinvloed hierop is niet gevonden.

Strobilatie treedt bij Aurelia poliepen naar alle waarschijnlijkheid op bij temperaturen tussen 4°C en 10°C .

Scyphistoma's van Cyanea planten zich in de eerste plaats ongeslachtelijk voort door podocystenvorming. Een temperatuur invloed hierop is aangetoond, in die zin dat een hogere temperatuur de vorming van de podocysten bevordert.

Strobilatie treedt bij Cyanea op in een temperatuurgebied van 2°C tot 12°C , met waarschijnlijk een optimum bij ongeveer 7°C .

Strobilatie vindt bij Chrysaora plaats bij temperaturen gelegen tussen 7°C en 15°C .

Stolonisatie is bij Chrysaora niet, podocystenvorming in zeer geringe mate waargenomen. De oorzaak hiervan is dat de scyphistoma's te jong zijn geweest.

Temperatuur is gebleken een voor strobilatie zeer belangrijke factor te zijn. Of ze echter primair is, en of er nog andere factoren een belangrijke rol spelen valt aan de hand van de gedane proeven nog niet te zeggen.

Summary

Polyp stages were reared from planulae by keeping adult jelly fishes in aquaria.

Polyps of the species Aurelia aurita, Cyanea capillata and Chrysaora hysoscella, were kept at different temperatures.

Scyphistomae of Aurelia reproduce mainly by stolonization. An influence of temperature on this was not found. Strobilation occurs probably at temperatures between 4° and 10° C.

Scyphistomae of Cyanea reproduce mainly by the formation of podocysts. Higher temperatures stimulate this formation. Strobilation occurs between 2° and 12° C, with probably an optimum at about 7° C.

Strobilation of Chrysaora takes place at temperatures between 7° and 15° C. Stolonization was not observed and only very few podocysts were produced. The scyphistomae were too young for these process.

Temperature appeared to be an important factor in strobilation. The experiments were not conclusive about the influence of other factors and their importance in relation to temperature.

II. Inleiding

Over het periodieke voorkomen van kwallen langs de West Europese kusten, zijn gedurende de laatste vijf decennia door talrijke onderzoekers gegevens verzameld.

In aansluiting op de waarnemingen van VAN DER MAADEN, langs de Hollandse kust bij Katwijk, zijn door VERWEY al deze gegevens samengevat en verwerkt. Hieruit blijkt in de eerste plaats, dat de periode waarin de vorming van ephyren bij Aurelia en Cyanea plaats vindt, ongeveer

samenvalt met de winter, dus met lage temperaturen van het zeewater. Chrysaora daarentegen vormt ephyren in het voorjaar en begin van de zomer, dus bij iets hogere temperaturen.

Het ligt dus voor de hand te veronderstellen, dat de temperatuur een belangrijke factor is die de periode bepaalt, waarin de kwalpoliepen ephyren vormen. Om dit nader te onderzoeken, zijn kwalpoliepen van Aurelia, Cyanea en Chrysaora opgekweekt, en bij verschillende temperaturen gehouden.

Om de kwalpoliepen te krijgen, zijn in de zomer volwassen kwallen gevangen en overgebracht in aquaria. Het vangen gebeurt vanaf een boot, met behulp van een net; dit om goed levende exemplaren te krijgen. De aquaria, waarvan de wanden en bodem belegd zijn met dakpannen en schelpen, zijn 130 cm lang, 30 cm breed en 15 cm diep. De eerste weken, waarin de vrijgekomen planula larven zich moeten vasthechten, is slechts zeer langzaam water doorgestroomd. Later, nadat de uiteengevallen kwallen zijn verwijderd, is het water met een grotere snelheid doorgevoerd, nl. ongeveer een halve liter per minuut.

Dit water dat uit het Marsdiep voor Den Helder komt, heeft een zoutgehalte dat gemiddeld 1,7 à 1,8 % bedraagt. Voor het in het aquarium komt, wordt het eerst over een mosselbed gevoerd, om het van het grofste slib te ontdoen. Het bevat daarna echter nog voldoende voedselbestanddelen om de planula larven uit te laten groeien tot vrij behoorlijke scyphistoma's, zonder dat behoeft te worden bijgevoerd. Een groot bezwaar blijkt echter de nog vrij grote hoeveelheid slib te zijn, welke in de aquaria bezinkt.

Daar kwalpoliepen niet in staat zijn slib weg te werken, zijn al diegenen, die zich op de bovenzijde van de schelpen of dakpannen hebben gevestigd, verstikt. In de uiteindelijke proefopstelling is

dit voorkomen, door er voor te zorgen, dat alle poliepjes aan de onderzijde van de schelpen komen te hangen.

De poliepjes hangen in bakjes van een halve liter inhoud, waar het water langzaam door stroomt. Het uit het bakje stromende water wordt door een zeefje gevoerd, zodat alle afgesnoerde ephyren worden opgevangen. Door deze zeefjes nu regelmatig te controleren, is dus direct te zien of een scyphistoma jonge ephyren afsnoert.

De poliepjes zijn bij vier verschillende temperaturen gehouden nl. 3; 6; 9 en 12 graden Celcius; terwijl tevens een aantal bij aquariumwatertemperaturen blijft, die met de seizoenen veranderen.

Het verkrijgen van een constante temperatuur met behoud van doorstromend water is bereikt door de kleine bakjes met de kwalpoliepen in een groot aquarium te plaatsen. Dit grote aquarium wordt verwarmd met pekelpuisverwarmers, gekoppeld aan een thermostaat met relais. Dit grote aquarium is nu ingeschakeld in het doorstroomcircuit, zodanig dat het hierin verwarmde water in de bakjes met de poliepjes stroomt. Men heeft zo dus het voordeel dat de kleine bakjes niet allen afzonderlijk behoeven te worden verwarmd, en dat het instromende water al de juiste temperatuur heeft. De lage temperaturen van 3 en 6 graden Celcius zijn verkregen door de aquaria in een koelcel te plaatsen. Om van een optimale groei van de poliepen verzekerd te zijn is extra gevoerd. Dit geschiedt twee maal per week met vers gevangen plankton, of met Artemia larven. Deze laatste zijn de larven van een kreeftje uit de Amerikaanse zoutmeren. De eieren zijn in de handel, en de larven zijn eenvoudig te verkrijgen door wat eieren in een bakje met zeewater te doen. Na enkele dagen komen deze dan uit, en kunnen als voer worden gebruikt.

III. De Voortplantingscyclus

Deze is voor het eerst volledig beschreven door HEROUARD in (1909). Uit de bevruchte eieren ontwikkelen zich de planula larven. Na kortere of langere duur zetten deze, met trilhaar voortbewegende vrij zwemmende larven, zich met de aborale zijde op een substraat vast. Aan de orale zijde wordt nu een mond gevormd, waaromheen eerst vier, later meer tentakels, steeds veelvouden van vier, komen te staan. Is de zo ontstane scyphistoma volgroeid, dan kan deze zich afhankelijk van de milieuomstandigheden op verschillende wijzen ongeslachtelijk gaan vermenigvuldigen.

I). Strobilatie. Hierbij worden, beginnend onder de tentakelkrans, één of meer insnoeringen boven elkaar gevormd. De scyphistoma neemt hierbij sterk in lengte toe. In de zo ontstane schijfjes komen inbochtungen, de toekomstige randlappen van de ephyren. Zijn de ephyren volledig ontwikkeld, dan komen ze vrij door hevig te pulseren, waardoor de laatste verbinding met de scyphistoma doorbreekt. De nu vrijgekomen ephyre groeit dan uit tot een volwassen meduse, een groei-proces, waarbij de randlappen van de ephyre min of meer verloren gaan, en een meer ronde vorm ontstaat.

De strobilerende scyphistoma wordt wel strobila genoemd. Bij dit proces wordt de tentakelkrans langzaam geresorbeerd, zodat deze geheel verdwenen is op het ogenblik dat de eerste ephyre rijp is. Zijn bijna alle ephyren afgesnoerd, dan wordt onder de laatste ephyre een nieuwe tentakelkrans aangelegd. De scyphistoma sterft dus na het strobilatieproces niet af, maar groeit opnieuw uit tot een volwassen poliep.

II). Stolonisatie. Dit proces kan op twee verschillende manieren verlopen.

A). De Scyphistoma vormt op de grens van kelk en voet een uitstulping. Dit wordt een ronde knop, die vlak tegen het lichaam blijft zitten. In deze knop breekt een mond door en er worden tentakeltjes gevormd. Vanuit de knop nu groeit een uitstulping die zich vasthecht aan het substraat. De verbinding met de "stam"-poliep breekt daarna door en er is een nieuwe scyphistoma ontstaan. Dit proces wordt wel knopvorming genoemd.

B). Op de grens van kelk en voet ontstaat een uitstulping die direct lang uitgroeit en zich vasthecht op het substraat. Hierna ontstaat nu ergens op deze uitstulping, de stolon, een knop waarin een mond en tentakels worden gevormd. Daarna breekt ook hier de verbinding met de "stam"-poliep door en is een nieuwe scyphistoma gevormd. Dit proces, wat dus van het vorige verschilt doordat eerst de stolon en dan de knop wordt gevormd, wordt stolonisatie genoemd. In het verdere betoog worden deze twee processen niet nader onderscheiden, maar samengevat onder de ene naam stolonisatie.

III). Podocystenvorming. Hierbij worden onder de voetschijf chitine kapsels gevormd. In deze kapsels worden verschillende cellen samen met een grote hoeveelheid reserve voedsel opgeslagen. Deze zogenaamde podocysten kunnen na kortere of langere tijd uitkomen en een nieuwe scyphistoma leveren.

IV. Resultaten

Aurelia aurita. Van de in totaal zes aanwezige scyphistoma's zijn er twee bij wisselende aquariumwater temperaturen gehouden, en vier bij 12 graden Celcius. Allen gedurende de vijf maanden proefduur.

Stolonisatie.

Bij de wisselende temperaturen heeft de een zich uitgebreid tot

een groep van 80 scyphistoma's, de ander tot een groep van 55. Deze enorme uitbreiding is uitsluitend door stolonisatie tot stand gekomen. Hierbij hebben de afgestoloniseerde scyphistoma's, wanneer ze voldoende groot zijn, op hun beurt eveneens gestoloniseerd, zodat de toename van het aantal poliepen steeds sneller gaat. Alle 80 respectievelijk 55 nieuwe scyphistoma's zijn dus indirect uit één "stam"-poliep ontstaan, het direct uit die ene stam ontstane aantal poliepen is echter veel kleiner. Als voorbeeld voor het tempo van uitbreiding, kan de scyphistoma met een nakomelingschap van 80 stuks dienen.

3	-	1	-	1958,	1	scyphistoma (De "stam")
18	-	1	-	1958,	3	scyphistoma's
17	-	2	-	1958,	7	scyphistoma's
17	-	3	-	1958,	25	scyphistoma's
16	-	4	-	1958,	62	scyphistoma's
19	-	5	-	1958,	80	scyphistoma's

De vier scyphistoma's die bij 12 graden Celcius zijn gehouden hebben zich in dezelfde periode als volgt tot een aantal van 160 stuks uitgebreid.

21	-	12	-	1957,	4	scyphistoma's
24	-	1	-	1958,	21	scyphistoma's
18	-	2	-	1958,	30	scyphistoma's
18	-	3	-	1958,	66	scyphistoma's
16	-	4	-	1958,	120	scyphistoma's
20	-	5	-	1958,	160	scyphistoma's

Enkele van de scyphistoma's hebben aan het einde van de proeven een grootte bereikt van 5 mm lang en 2 - 3 mm breed.

De tentakels van deze poliepen kunnen in uitgestrekte toestand een lengte van meer dan twee cm bereiken. Deze grootte mag wel als zijnde

maximaal gerekend worden voor een scyphistoma die niet strobileert.

Podocystenvorming.

Bij de grote scyphistoma's zijn aan het einde van de proeven enkele podocysten gevonden. Op dit tijdstip is de temperatuur van het aquariumwater ook ongeveer 12 graden Celcius geworden, zodat alle podocysten bij ongeveer deze temperatuur zijn gevormd.

Strobilatie.

Dit is slechts in een geval waargenomen, en wel bij een temperatuur van $7 - 7\frac{1}{2}$ graad Celcius; van 25/12 - 1957 tot 12/1 - 1958. De scyphistoma heeft in deze periode 8 ephyren afgesnoerd. Een poging om strobilatie in Mei te krijgen, door de uitwendige omstandigheden gelijk te maken aan die, waarbij in december strobilatie is opgetreden, is mislukt. De scyphistoma's, die toen gedurende een maand bij een temperatuur van ongeveer 7 graden Celcius en een daglengte van 8 uur zijn gehouden, vertoonden aan het einde van de behandeling geen spoor van strobilatie.

Cyanea capillata

In totaal zijn hier 49 scyphistoma's ingezet, waarvan 9 bij 3°C ; 9 bij 6°C ; 3 bij wisselende temperaturen ; 18 bij 9°C ; en 15 bij 12°C .

Stolonisatie.

Dit is nergens opgetreden.

Podocystenvorming.

Vermenigvuldiging van de aantallen scyphistoma's, heeft bij alle temperaturen door middel van podocystenvorming plaatsgevonden. Voor de proefduur is het gemiddeld aantal podocysten, per poliep gevormd, berekend, en eveneens het percentage wat hiervan in deze 5 maanden is uitgekomen. Onderstaand zijn deze gemiddelden weergegeven.

3° C	gemiddeld	3	podoc. gevormd,	waarvan	3½ %	uitgekomen
6° C	"	4	"	"	7½ %	"
9° C	"	4½	"	"	15 %	"
12° C	"	15	"	"	43 %	"

Hieruit blijkt dus zeer duidelijk dat een temperatuur boven de 9° Celcius zeer sterk bevorderend werkt, zowel op het aantal podocysten dat wordt gevormd, als op het percentage podocysten dat per tijdseenheid uitkomt.

Strobilatie.

Bij 3° C is in één geval strobilatie waargenomen, bij 6° C eveneens. Bij de wisselende temperaturen is bij ongeveer 7° C in vijf gevallen strobilatie opgetreden, bij 9° C in 18 gevallen en bij 12° C in 24 gevallen.

Uit deze gegevens is de gemiddelde duur van de strobilatie en het gemiddeld aantal ephyren per scyphistoma gevormd berekend. Onderstaand is dit weergegeven; waarbij ook de enkele gegevens van 3° en 6° C zijn opgenomen.

3° C	3	ephyren gevormd in 30 dagen
6° C	8	" " " 37 "
7° C	10	" " " 30 "
9° C	9½	" " " 28 "
12° C	11	" " " 24 "

Hier volgt dus uit dat de hogere temperaturen de duur van het strobilatieproces verkorten, terwijl het aantal ephyren dat door een scyphistoma wordt gevormd, groter wordt. In Tabel II staan de afzonderlijke gegevens weergegeven.

Het blijkt verder nog dat de begin data van strobilatie voor de verschillende temperaturen een verschuiving naar latere tijdstippen

van het jaar vertonen, naarmate de temperatuur hoger is. (Fig. 1)

Onderstaande is dit in het kort weergegeven.

3° C 2 febr.

6° C 10 jan. - 20 jan.

7° C 1 jan. - 26 mrt.

9° C 1 mrt. - 17 mrt. en 13 apr. - 16 mei

12° C 14 mrt. - 25 apr.

Bij 9° C blijken bovendien twee groepen verschillende scyphistoma's in twee duidelijk gescheiden perioden te hebben gestrobileerd. Opvallend is verder dat de periode waarin de scyphistoma's bij 12° C hebben gestrobileerd, net tussen deze twee perioden invalt.

Tabel I

Temp. °C	Begin proeven (jan 1958) Aantal podocysten		Einde proeven (mei 1958) Aantal podocysten	
	Niet uitgekomen	Wel uitgekomen	Niet uitgekomen	Wel uitgekomen
3	4	2	8	2
	-	-	-	-
	-	-	2	-
	-	-	2	-
	5	2	6	2
	2	-	2	1
	22	2	14	2
	8	1	12	2
	1	4	7	4
6	-	-	-	-
	-	-	-	-
	-	-	1	-

Tabel I (vervolg)

Temp. °C	Begin proeven (jan 1958) Aantal podocysten		Einde proeven (mei 1958) Aantal podocysten	
	Niet uitgekomen	Wel uitgekomen	Niet uitgekomen	Wel uitgekomen
6	-	-	-	-
	-	-	1	-
	-	-	-	-
	3	2	9	2
	-	2	10	3
	5	3	16	3
9	8	2	10	3
	8	1	6	3
	10	-	11	-
	6	1	4	3
	2	-	4	-
	5	-	7	-
	-	-	-	-
	-	-	3	1
	-	-	2	1
	-	-	-	3
	-	-	-	2
	-	-	2	-
	-	1	3	4
	-	-	-	3
	6	1	8	2
	10	-	8	2
	-	-	-	-
12	2	7	-	9
	-	-	9	5
	-	-	5	4
	2	1	7	9

Tabel I (vervolg)

Temp. °C	Begin proeven (jan 1958) Aantal podocysten		Einde proeven (mei 1958) Aantal podocysten	
	Niet uitgekomen	Wel uitgekomen	Niet uitgekomen	Wel uitgekomen
12	-	-	-	-
	3	1	15	15
	-	-	5	5
	-	2	2	6
	4	-	12	6
	-	2	4	6
	3	4	4	2
	7	1	12	12
	7	3	2	10
	2	1	4	7

Tabel II

Strobilatie

Temp. °C	Begin-datum	Eind-datum	Aantal dagen	Aantal ephyren
3	6-2	6-3	28	3
6	20-1	27-2	38	8
7	25-4	25-5	30	16
	12-3	20-4	39	12
	10-2	24-2	14	2
	1-1	29-1	28	7
	1-1	28-1	27	5

Tabel II (vervolg)

Strobilatie

Temp. °C	Begin-datum	Eind-datum	Aantal dagen	Aantal ephyren
9	24-4	30-5	36	21
	16-4	20-5	34	14
	24-4	25-5	31	10
	13-3	20-4	38	12
	16-4	25-5	39	10
	28-4	25-5	27	10
	21-4	22-5	31	16
	12-3	30-4	49	19
	8-3	18-4	41	7
	16-3	22-4	37	14
	1-5	29-5	28	12
	29-4	29-5	30	14
	10-5	25-5	15	11
	10-5	25-5	15	5
	13-4	20-5	37	10
	1-3	12-3	12	2
	1-3	15-3	15	3
	7-3	24-3	17	2
	9-3	18-3	9	1
	14-3	15-4	30	3
	13-3	20-3	7	1
12	25-3	30-4	36	18
	14-4	14-5	30	18
	14-3	28-4	43	36
	30-3	30-4	31	26
	25-3	17-4	23	13
	3-4	30-4	27	7
	1-4	22-4	22	6
	4-4	22-4	18	2
	16-4	25-5	39	16

Tabel II (vervolg)

Strobilatie

Temp. °C	Begin-datum	Eind-datum	Aantal dagen	Aantal ephyren
12	5-4	15-4	10	4
	5-4	25-4	20	8
	5-4	10-5	35	15
	28-3	15-4	18	6
	30-3	30-4	31	20
	25-4	5-5	10	2
	8-4	10-5	22	14
	20-3	20-4	31	18
	26-3	16-4	21	13
	14-4	26-4	12	3
	14-4	26-4	12	2
	16-4	1-5	15	2
	31-3	1-5	32	10

Chrysaora hysoscella

Hiervan zijn zeer vele scyphistoma's onder de verschillende temperaturomstandigheden gebracht. Bij 3° C blijkt het grootste deel na de vijf maanden proefduur te zijn gestorven. Bij 6° C is ook nog wel een aantal dood gegaan, doch hier blijken ze in leven te blijven wanneer ze eenmaal een bepaalde grootte hebben gekregen. Bij 9° C en 12° C blijkt geen sterfte meer op te treden welke het gevolg is van een te lage temperatuur.

Stolonisatie

Dit is bij geen enkele temperatuur opgetreden.

Podocystenvorming.

Alleen aan het einde van de proeven is in enkele gevallen bij

9° C en bij 12° C podocystenvorming opgetreden.

Strobilatie

Bij 3° C en 6° C is geen strobilatie opgetreden. Bij de wisselende temperaturen begint de strobilatie op een tijdstip dat de temperatuur tot 8° C is opgelopen; in sterke mate is ze echter pas opgetreden, nadat de temperatuur 11° C was geworden. Bij 9° C en bij 12° C heeft een deel van de scyphistoma's gestrobileerd. Bij alle temperaturen begint de strobilatie in de eerste helft van april, en is ze in de tweede helft van mei nog niet afgelopen. In Tabel III staan de gegevens weergegeven.

Tabel III

Temperatuur °C	Aantal scyph.	Aantal strobil. scyph.
9	150	15
	16	16
	12	6
12	110	15
	110	10
	84	6
8 - 11	100	40
	19	6
	180	40

V. Discussie

a. Stolonisatie, podocystenvorming en strobilatie bij Aurelia aurita.

Het is gebleken, dat Aurelia zich bij temperaturen van $6\frac{1}{2}^{\circ}$ C tot 12° C in zeer sterke mate door stolonisatie vermenigvuldigt. DELAP (1905) heeft in haar Aurelia culturen het hele jaar door stolonisatie waargenomen, wat dus overeen komt met de waarnemingen. Ook HALISCH (1933) en HARGITT & HARGITT (1910) beschrijven stolonisatie bij Aurelia. HALISCH heeft bovendien gezien dat een scyphistoma in drie maanden tijd dertig knoppen afstoloniseerde. Indien hierbij ook de knoppen, gevormd door de eerst afgestoloniseerde scyphistoma's zijn gerekend, dan komt dit vrij nauwkeurig overeen met de in de proeven gevonden aantallen. Het aantal gegevens en het temperatuurgebied zijn echter te klein om een temperatuurinvloed op de stolonisatie aan te wijzen.

Over podocystenvorming zijn geen literatuurgegevens bekend. Aan het eind van de proeven is evenwel de vorming van podocysten waargenomen, wat er echter te weinig zijn om enigerlei conclusie uit te kunnen trekken. HALISCH (1933) beschrijft wel podocysten voor Chrysaora, en veronderstelt dat deze alleen bij kustbewonende soorten voorkomen. Dit nu klopt uitstekend voor Aurelia, die een bij uitstek kustbewonende vorm is.

Uit het volledig ontbreken van literatuurgegevens, zowel als uit het in zeer geringe mate in de proeven optreden van de podocysten, mag wel geconcludeerd worden dat dit voor Aurelia een minder veelvuldig voorkomende wijze van ongeslachtelijke voortplanting is. Mogelijk is nog, dat lage temperaturen de podocystenvorming bij Aurelia bevorderen, zoals CHUIN (1930) dit voor Chrysaora aanneemt. Bewijzen

hiervoor zijn echter nog niet voorhanden.

Slechts bij een scyphistoma is strobilatie waargenomen, en wel in december bij een temperatuur van ongeveer 7° C. In Tabel IV zijn de door VERWEY (1942) verzamelde literatuurgegevens betreffende het voorkomen van Aurelia ephyren, gecombineerd weergegeven met de gemiddelde maandtemperaturen van het oppervlakte water.

Tabel IV

	jan	feb	mrt	apr	mei	jun	jul	aug	sep	oct	nov	dec
Triest	11	9	8	11	14	18	21	21	21	<u>19</u>	16	14
Z. + W. Engeland	<u>8</u>	8	7	9	<u>10</u>	12	14	15	15	14	12	10
Nederland	<u>4</u>	<u>4</u>	<u>4</u>	7	<u>10</u>	13	16	16	16	13	<u>10</u>	<u>6</u>
Helgoland	<u>3</u>	2	3	5	8	14	17	18	16	13	10	<u>5</u>
Kiel	3	<u>2</u>	<u>3</u>	5	8	14	17	17	16	13	9	5
O. Jutland	2	1	<u>2</u>	<u>5</u>	<u>9</u>	13	16	16	14	11	6	4
Bergen (Noorwegen)	5	4	<u>4</u>	5	8	11	14	15	<u>13</u>	11	8	6
Polen + Finland	2	0	1	4	<u>8</u>	12	14	15	14	11	6	4

De onderstreepte temperaturen zijn van de maanden waarin ephyren zijn waargenomen. In de onderstaande lijst staan de namen van de betreffende auteurs waarop de gegevens volgens VERWEY berusten.

Triest	oct	GRAEFFE (1884)
Z. + W.	jan	BROWNE (1906); feb + mrt
Engeland	apr + mei	SOUTHWARD (1954)
		DELAP (1905)

Nederland	nov	KORRINGA en BURGERS (1944)
	dec + jan	VERWEY (1957)
	feb + mrt + apr + mei	VAN DER MAADEN en VERWEY (1942)
Helgoland	dec + jan	THILL (1937)
Kiel	feb + mrt	LOHMANN (1908)
O. Jutland	mrt + apr + mei	USSING (1927)
Bergen	mrt	SARS (1841)
(Noorwegen)	sep	BROWNE (1904)
Polen + Finland	mei + jun	BOGUCKI (1933) en WICKSTROM (1932)

Deze gegevens zijn, zoals uit bovenstaande auteurslijst is gebleken uitgebreid met na 1942 gedane waarnemingen.

In de eerste plaats blijkt uit Tabel IV, dat de ephyren voorkomen in perioden waarin het oppervlakte water tussen de 3°C en 12°C bedraagt.

Buitenwaarnemingen over strobilatie zijn bekend van USSING (1927), voor de Mariager Fjord in Oost Jutland, van februari tot half april bij een temperatuur van ongeveer 4°C ; en van KORRINGA en BURGERS (1944), voor de oesterputten van Yerseke in Zeeland, in november bij een temperatuur van ongeveer 7°C .

Verder zijn er aquariumwaarnemingen van LAMBERT (1936), die in februari strobilatie verkreeg bij een temperatuur van 3°C ; en van HAGMEIER (1930) die strobilatie in een temperatuurgebied van 4°C tot 10°C vond.

Uit deze buiten en aquariumwaarnemingen volgt dat Aurelia strobileert bij temperaturen tussen 4°C en 10°C . Dit nu komt goed overeen met de perioden van voorkomen van ephyren, zoals deze blijken uit de verzamelde gegevens van VERWEY. Alleen het voorkomen van

ephyren in oktober in de Golf van Triest en in september aan de Noorse kust bij Bergen wordt enigszins onwaarschijnlijk, temeer daar ze slechts op een enkele, al oude, waarneming berusten, die nooit is bevestigd.

Uit al deze gegevens en het gevonden resultaat is echter voor Aurelia als zeker aan te nemen, dat een temperatuur beneden 10° C nodig is om strobilatie te verkrijgen. Het blijft evenwel nog een open vraag, of de temperatuur wel de enige factor is die de strobilatie bepaalt. De temperaturen aan de Noorse, Deense en Finse kusten zijn namelijk in november en december al zo laag, dat in geval strobilatie uitsluitend temperatuurafhankelijk is, in deze maanden ook ephyren te vinden moeten zijn. In de Golf van Triest moet dan bovendien in februari en maart strobilatie optreden. Gegevens hierover ontbreken echter nog geheel.

De gedachte dat licht van invloed is op de strobilatie wordt onwaarschijnlijk, door de waarnemingen van KORRINGA en BURGERS enerzijds, die strobilatie in november vinden en USSING anderzijds, die strobilatie in februari, maart en april vindt. Ook LAMBERT heeft strobilatie in het donker verkregen, doch hierbij wordt de soort niet vermeld. Verder geeft VERWEY een opgaaf van THILL, die strobilatie van Aurelia verkreeg bij constante temperatuur - welke is niet bekend - en constant gehouden hoeveelheid licht.

Het ontbreken van gegevens over het voorkomen van ephyren, in november en december, langs de Noorse, Deense en Finse kusten blijft dus voorlopig nog onverklaarbaar.

Pogingen om later in het jaar nog strobilatie van Aurelia in de proeven te verkrijgen, zijn zoals al medegedeeld mislukt.

Deze feiten, en de proeven van THILL, kunnen er gemakkelijk toe leiden om een zogenaamde inwendige periodiciteit van de scyphistoma's

aan te nemen. Direct aanwijsbare uitwendige oorzaken ontbreken namelijk tot op heden volledig. Voordat dit echter met enige zekerheid mag worden geponeerd, moeten nog uitgebreide proeven met meer materiaal worden gedaan, waarbij dus vooral een groot temperatuur traject, een constante hoeveelheid licht en een lange proefduur essentieel zijn.

b. Stolonisatie, podocystenvorming, en strobilatie bij Cyanea capillata

Stolonisatie is bij Cyanea niet opgetreden, hetgeen min of meer in overeenstemming is met de waarnemingen van HARGITT & HARGITT, (1910), die weliswaar stolonisatie en knopvorming bij Cyanea waar hebben genomen, doch in veel mindere mate dan bij Aurelia het geval is. Dat in de proeven in het geheel geen stolonisatie is opgetreden kan een gevolg zijn van een te korte proefduur.

Uit de proeven blijkt dat de podocystenvorming groter is bij hoger temperaturen, terwijl tevens het percentage dat in een bepaalde periode uitkomt, toeneemt met een oplopende temperatuurreeks.

Voor Cyanea ontbreekt in de literatuur ieder gegeven omtrent podocystenvorming, evenals dit bij Aurelia het geval is. Slechts voor Chrysaora is ze uitgebreid beschreven en bestudeerd. HALISCH (1933), CHUIN (1930) en HADZI (1912), veronderstellen dat het een rustvorm is, die er voor dient om ongunstige perioden te overbruggen.

HADZI heeft zelfs een podocyste van Chrysaora vervolgd, welke pas na drie jaar uit kwam, en een kleine scyphistoma leverde. Hiernaast staat een waarneming van HALISCH, die een podocyste al na vijf dagen uit zag komen. Jammer genoeg ontbreken de temperatuurgegevens bij deze waarnemingen.

CHUIN veronderstelt, omdat hij in zijn proeven geen enkele

podocyste heeft zien uitkomen, dat dit na een ongunstige periode, wanneer de omstandigheden weer goed zijn, plaats vindt. Dit komt overeen met het proefresultaat, dat bij hogere temperaturen een groter percentage uitkomt dan bij de lagere temperaturen.

De aantallen podocysten door een poliep gevormd, kunnen zeer aanzienlijk zijn. Zo heeft in de vijf maanden proefduur een scyphistoma bij 12° C 26 podocysten gevormd, terwijl in deze periode ook nog strobilatie is opgetreden, waarbij 18 ephyren zijn vrijgekomen. Soms worden tegelijkertijd wel vier podocysten door een scyphistoma onder de voet gevormd. De veronderstelling van HADIZ, dat ongunstige omstandigheden een stimulans voor de podocystenvorming zouden zijn, wordt hierdoor wel zeer onwaarschijnlijk. Het ziet er voor Cyanea veel meer naar uit dat het een veelvuldig optredende normale manier van ongeslachtelijke voortplanting is naast stolonisatie en strobilatie, waarbij het waarschijnlijk belangrijker is dan stolonisatie, hetgeen dus net omgekeerd is aan wat bij Aurelia het geval is.

Strobilatie is opgetreden bij alle gerealiseerde temperaturen. Bij de hogere temperaturen is echter het aantal gevormde ephyren per scyphistoma groter, terwijl bovendien het tijdsinterval tussen het begin van de strobilatie en het moment waarop de laatste ephyre wordt afgesnoerd, korter is, dan bij de lagere temperaturen. Uit metingen van VAN DER MAADEN (1942) heeft VERWEY (1942) de periode van ephyrenaf snoering voor Cyanea capillata langs de Nederlandse kust berekend. Dit met behulp van de door DELAP (1905) vastgestelde groeiselheden van Cyanea Lamarcki. Hier volgt uit, dat de ephyren aan de Nederlandse kust van maart tot juni ontstaan. Volgens latere gegevens begint deze periode daar al ongeveer half december. Langs de Zweedse kust worden de ephyren in maart en april gevonden. Voor de

Nederlandse kust komt dit overeen met temperaturen tussen 4°C en 10°C , voor de Zweedse kust van 2°C tot 5°C . Er zijn verder noch aquariumproeven met temperatuuropgave, noch buitenwaarnemingen van strobilatie bekend.

Uit de genoemde gegevens en de proefresultaten blijkt echter duidelijk, dat Cyanea capillata strobileert in een temperatuurtraject van 2°C tot 12°C , en waarschijnlijk nog hoger. Aangezien strobilatie bij 3°C tot 6°C slechts sporadisch optreedt, en bij 9°C en 12°C in de proeven de strobilatie vaak zeer onregelmatig verloopt, waarbij soms vele ephyren tegelijk loslaten, voordat ze rijp zijn, is het waarschijnlijk, dat de optimale temperatuur voor strobilatie bij ongeveer 7°C à 8°C ligt. Voor het typische in de proeven - opschuiven van de strobilatie bij hogere temperaturen naar later tijdstippen in het jaar, evenals het voorkomen van twee strobilatie perioden bij 9°C - is voorlopig nog geen verklaring te geven. Dit bij hogere temperaturen later in het jaar strobileren, kan overeenkomen met de omstandigheden buiten, waar immers ook de uitgestrekte strobilatie periode een groot temperatuurtraject omvat. Deze uitgestrekte periode waarin ephyren worden gevormd, heeft VERWEY trachten te verklaren, door aan te nemen dat grote temperatuur verschillen de snelheid van het strobilatieproces beïnvloeden. Dit is waar gebleken, doch de verschillen tussen de temperaturen zijn te gering om de lange periode van ephyrenafsnoring te verklaren. Verder heeft VERWEY verondersteld, dat een leeftijdsverschil tussen de scyphistoma's het tijdstip van strobilatie kon beïnvloeden, dit in die zin, dat een overjarige scyphistoma bijvoorbeeld eerder zou strobileren dan een éénjarige. Ook dit is door de proeven onwaarschijnlijk geworden, daar een negen maanden oude scyphistoma tegelijkertijd met een twee maanden oude scyphistoma,

ontstaan uit een podocyste van de betreffende oude scyphistoma, strobileerde. De proefresultaten doen veel meer verwachten, dat de verklaring van dit verschijnsel gezocht moet worden in een verschillende temperatuurvoorkeur van de onderscheiden scyphistoma's voor stobilatie. Dit is echter nog slechts een veronderstelling die door verdere proeven nog geverifieerd zal moeten worden.

c. Stolonisatie, podocystenvorming en strobilatie bij Chrysaora hysoscella

Er trad geen stolonisatie op in de proef, dit kan een gevolg zijn van de langzame groei van de scyphistoma's. HALISCH (1933), beschrijft dat jonge scyphistoma's van Aurelia met de voet vastzitten in een peridermnapje. Dit nu is bij de Aurelia en Cyanea scyphistoma's niet waargenomen, doch voor de Chrysaora scyphistoma's wel. Dit duidt er op dat deze aanzienlijk jonger zijn dan Aurelia en Cyanea.

Tot in maart hebben de Chrysaora scyphistoma's op deze wijze vastgezet. Verder stoloniseert volgens CHUIN (1928) Chrysaora pas bij temperaturen hoger dan 15°C , zodat een te lage temperatuur mede een oorzaak voor het achterwege blijven van de stolonisatie kan zijn.

Podocystenvorming is in de proeven eerst bij temperaturen van 9°C en 12°C opgetreden. Ook deze late vorming van podocysten moet worden toegeschreven aan de langzame groei van de scyphistoma's. Zolang deze namelijk met de voet nog vastzitten in het peridermnapje, is podocystenvorming ten enemale uitgesloten.

Dat zowel stolonisatie als podocystenvorming bij Chrysaora voorkomen blijkt wel uit de litteratuur hierover van HADZI (1912), HEROUARD (1909; 1912 en 1913), en CHUIN (1930).

Strobilatie blijkt tussen de 8°C en 12°C te verlopen. Uit de gegevens blijkt verder dat een temperatuur boven de 11°C gunstiger is dan lagere temperaturen.

Uit de door VERWEY (1942) verzamelde literatuurgegevens, blijkt dat Chrysaora in West Engeland strobileert in april bij een temperatuur van 8°C ; in Nederland van april tot september bij temperaturen van 7°C tot 16°C ; en in West Denemarken van juni tot september bij temperaturen van 14°C tot 17°C .

Aquariumwaarnemingen zijn van DELAP (1901), zij verkreeg strobilatie in begin april bij een vermoedelijke temperatuur van 7°C à 8°C ; verder van LAMBERT (1933), die strobilatie in februari bij een lucht temperatuur van 7°C tot 9°C verkreeg, en CHUIN (1928), volgens wie strobilatie slechts beneden 15°C optreedt.

Uit al deze gegevens valt zoveel af te leiden, dat strobilatie pas begint bij een temperatuur boven de 7°C à 8°C ; terwijl de bovenste grens bij ongeveer 15°C zal liggen.

In tegenstelling tot Aurelia en Cyanea, die beide een optimum temperatuur van 7°C à 8°C hebben voor de strobilatie, blijkt Chrysaora daarentegen een optimum temperatuur te hebben, die waarschijnlijk bij 11°C à 12°C ligt.

Dit nu komt mooi overeen met het feit, dat Chrysaora een soort is met een meer zuidelijke verbreiding dan Aurelia aurita en Cyanea capillata.

d. Niet soortspecifieke strobilatie waarnemingen

LAMBERT (1935, 1936) veronderstelt naar aanleiding van zijn proefresultaten, dat scyphistoma's om te strobileren behalve een bepaald vrij laag gelegen temperatuurgebied, ook nog speciaal voedsel

nodig hebben. Zo vermeld hij dat een van zijn vier Aurelia typen slechts strobileert, wanneer deze fijngevreven Nereis tot voedsel krijgt. Het ziet er evenwel naar uit dat deze veronderstelling, naar alle waarschijnlijkheid het gevolg is geweest van een toevallige samenloop van omstandigheden. Dit in die zin, dat de scyphistoma ook wel zou zijn gaan strobileren, wanneer LAMBERT niet was begonnen met het voeren van fijngevreven Nereis.

CHUIN (1930) vermeld, dat een strobilerende scyphistoma geen voedsel meer opneemt. Uit de proeven is echter gebleken, dat dit op een onnauwkeurige waarneming moet berusten. Het is namelijk zo, dat zolang de tentakels nog aanwezig zijn, een prooi op de normale wijze wordt gevangen en opgegeten. Zijn op een later stadium de tentakels gereduceerd, en zijn de randlappen van de eerste ephyre al ontwikkeld, dan wordt een prooi op dezelfde manier gevangen als een ephyre dit doet. Tussen deze twee stadia in ligt nu een periode, waarin de tentakels al vrij sterk geresorbeerd zijn, en de randlappen van de eerste ephyre nog niet ontwikkeld. Op dit stadium is het nu voor de scyphistoma inderdaad zeer moeilijk om voedsel te vangen. Heeft hij echter eenmaal een prooi gevangen, dan wordt deze ook opgegeten.

Al naar gelang de gastrale holte onder de eerste ephyre nog open is, of al is gesloten komt het gevangen voedsel of aan de hele poliepten goede, of alleen aan de bovenste ephyre.

Over het algemeen strobileert een scyphistoma maar eenmaal per jaar. Dit is volgens CHUIN (1930) een gevolg van de grote eisen die strobilatie aan een scyphistoma stelt. Het duurt daarna namelijk een lange tijd voordat, de na de strobilatie overgebleven kleine scyphistoma, weer is gegroeid, en voldoende reservemateriaal heeft opgeslagen om

opnieuw te gaan strobileren. Wanneer dit weer zo ver is, zal over het algemeen de temperatuur al weer te hoog zijn geworden om strobilatie voor een tweede maal mogelijk te maken.

In de proeven is echter bij een Cyanea scyphistoma tot drie maal vrij kort achter elkaar strobilatie waargenomen. Voor het eerst in de eerste helft van januari, waarbij twee ephyren zijn gevormd, voor de tweede maal in de tweede helft van februari, met twee ephyren en een derde die op het laatste moment in de scyphistoma is terug geresorbeerd. De derde maal strobilatie vond in de eerste helft van april plaats, waarbij drie ephyren zijn gevormd. De temperatuur heeft steeds ongeveer 7° C bedragen. Er is hier dus steeds een klein aantal ephyren gevormd, in totaal zeven, met steeds een tussenperiode van een maand. De eisen aan de scyphistoma gesteld zijn hier iedere keer afzonderlijk lang niet zo zwaar, als wanneer in een keer een groot aantal ephyren wordt gevormd. Deze waarneming is dus in het geheel niet in tegenspraak met de veronderstelling van CHUIN.

DELAP (1902, 1905) en CHUIN (1900) beschrijven dat scyphistoma's vaak pas voor het eerst in het tweede of zelfs derde jaar strobileren. Uit de proeven is nu gebleken, dat dit steeds moet zijn terug te voeren op ongunstige omstandigheden. Dit kunnen zowel voedselgebrek, als voor strobilatie ongeschikte temperaturen zijn geweest. Het is immers gebleken dat nauwelijks drie maanden oude scyphistoma's al strobileerden. HARGITT (1902) heeft waargenomen, dat een scyphistoma uit een planula ontstaan na twintig dagen al strobileerde met rijpe ephyren. Volgens BIGELOW (1924) was de temperatuur bij deze proeven van HARGITT 19° C à 20° C. Hoe dit mogelijk is is niet geheel duidelijk.

é. Groei en verplaatsen van scyphistoma's

HALISCH beschrijft, zoals al eerder vermeld, voor Aurelia jonge scyphistoma's die met de voet in een peridermnapje vastzitten. Dit is in de proeven waargenomen voor Chrysaora.

Wanneer de scyphistoma een zekere grootte heeft gekregen wordt deze bevestiging te onstabiel. De poliep gaat nu een stolon vormen, die naast het peridermnapje op het substraat vasthecht. Daarna maakt de poliep zich los uit het peridermnapje, en schuift over de stolon naar de plaats waar deze op het substraat zit vastgehecht. Wanneer ze daar is aangekomen, wordt de nu van de poliep naar peridermnapje lopende stolon, losgemaakt en geresorbeerd. Dit zelfde verschijnsel is waargenomen voor jonge uit podocysten gevormde Cyanea scyphistoma's.

Het hele verplaatsingsproces lijkt veel op hetgeen door HEROUARD (1921) beschreven is onder de naam "laceratie". Het is evenwel een geheel ander proces, wat vergelijkbaar is met het laceratieproces van Metridium, waarbij stukjes van de voetschijf blijven staan, die later weer uit kunnen groeien tot kleine anemoontjes.

HEROUARD heeft namelijk gezien, dat overvoerde scyphistoma's een stolon vormen die naast de poliep wordt vastgehecht. De poliep verschuift daarna op dezelfde wijze als boven beschreven over de stolon naar de nieuwe aanhechtingsplaats. De stolon die nu met de oorspronkelijke voet is verbonden wordt nu niet met voet en al geresorbeerd, doch wordt boven de voet afgesnoerd, en geresorbeerd. De oude voet blijft dus staan, en kan een nieuwe scyphistoma vormen.

Bij laceratie blijft dus een levend deel van de scyphistoma achter, terwijl bij de boven beschreven verplaatsing, die het gevolg van een sterke groei was, slechts een leeg en dood peridermnapje achterblijft.

f. Planulavorming bij medusen

LAMBERT (1933) beschrijft dat Chrysaora medusen veel grotere aantallen planula larven leveren, dan medusen van Aurelia en Cyanea. Dit nu komt overeen met de aantallen scyphistoma's die in de aquaria zijn gevonden, waarin overeenkomstige aantallen medusen van de drie verschillende soorten waren geplaatst.

Aurelia en Cyanea blijken nu van gescheiden geslacht te zijn, terwijl Chrysaora beide geslachten in een meduse verenigd heeft. Het lijkt nu niet onmogelijk dat hierin de grote verschillen in de aantallen gevormde planulae van Aurelia en Cyanea enerzijds, en van Chrysaora anderzijds moeten worden gezocht.

g. Voedingswijze van de scyphistoma's

Dit geschiedt met behulp van de tentakels, die in volledig gestrekte toestand enige malen de lengte van de scyphistoma kunnen bereiken. De stand van de tentakels is zodanig, dat ze een zo groot mogelijk gebied bestrijken. Dit wordt bereikt doordat ze om en om of, afhangen, of min of meer naar opzij uitstaan. Bovendien zijn alle tentakels in een voortdurende beweging.

Zwemt nu een prooi tegen een van de tentakels, dan wordt ze verlamd door het gif uit de netelcellen. De tentakel wordt zodra deze is aangeraakt zeer snel samengetrokken, en naar de mond gebracht.

Tegelijkertijd opent de mond naar de kant van de betreffende tentakel. Het stuk van de tentakel waar de prooi aan vast zit, verdwijnt daarna in de mondopening. Wanneer de poliep sterk verzadigd is, kan het gebeuren dat de prooi tegen een tentakel zwemt, verlamd wordt, doch dat de tentakel niet direct samentrekt.

De prooi wordt dan pas na een vrij lange tijd naar de mond gebracht. Het kan zelfs gebeuren dat de tentakel in het geheel niet samentrekt, en dat de verlamde prooi na enige tijd weer van de tentakel afvalt. In de mond raakt de prooi vrij snel los van de tentakel, die daarna weer schoon naar buiten wordt getrokken.

PEREZ (1920) en CHUIN (1930) beschrijven dat na het voeren de tentakels contraheren, en de mond wordt gesloten. Evenals bij HEROUARD (1921), die dit verschijnsel niet heeft waargenomen, maar zegt dat de tentakels na het voeren uitgestrekt blijven hangen, is ook dit laatste alleen in de proeven waargenomen. Een overeenkomstige toestand als door PEREZ en CHUIN beschreven is wel verkregen, nadat gedurende een lange tijd zeer overvloedig is gevoerd. Op een gegeven ogenblik bleken toen de tentakels tot ongeveer de lengte van de scyphistoma te zijn gecontraheerd, en werd verder voer geweigerd.

HEROUARD (1913) beschrijft verder nog een tentakelreductie als gevolg van zeer sterk overvoeren. Dit bleek in zijn proeven zo ver te gaan, dat de tentakels zelfs als kleine bolletjes werden afgesnoerd. Op deze afgesnoerde tentakels nu kan trilhaar tot ontwikkeling komen, en deze kunnen daarmee rondzwemmen. HEROUARD heeft ze "Pseudoplanula tentaculaire" genoemd, en heeft verder waargenomen, dat deze zich vastzetten, en een kleine scyphistoma ontwikkelen. Dit is in de proeven niet waargenomen. Wel is een tentakelreductie opgetreden ten gevolge van te lage temperatuur, bij 3°C en 6°C , waarschijnlijk gecombineerd met een te geringe hoeveelheid voedsel. Worden deze poliepen met gereduceerde tentakels namelijk kunstmatig sterk gevoerd, dan herstelt zich de normale toestand.

Een nog onopgelost probleem bij de hele voedingswijze is het weer losraken van de prooi van de tentakel, wanneer deze in of boven de

mond is gekomen. Ook in het geval van oververzadiging, waarbij de prooi niet naar de mond wordt gebracht, laat de prooi na enige tijd toch van de tentakel los. In dit laatste geval kan men zich voorstellen, dat de lassodraden van de netelcellen na enige tijd breken, daar ze er niet op berekend zijn een prooi gedurende een langere periode vast te houden. Dit is echter onwaarschijnlijk voor het loslaten in of boven de mond, daar dit meestal zeer kort na het vangen gebeurt. Het ligt eerder voor de hand aan te nemen, dat hier spijsverteringsstoffen uit de gastrale holte een rol spelen bij het oplossen van de lassodraden, of dat de poliep de mogelijkheid bezit de netelcellen uit te stoten wanneer dit nodig is.

Dat de prooi van de tentakel af wordt getrokken is onwaarschijnlijk, daar het manubrium meestal pas sluit nadat de prooi al van de tentakel heeft losgelaten.

Wanneer men een scyphistoma bekijkt, valt het op dat de tentakels van tijd tot tijd contraheren, en in de mond worden gestopt. Door de gesloten mond worden ze daarna weer naar buiten getrokken. PEREZ (1920) ziet dit als een schonmaken van de tentakels van zeer kleine deeltjes. RENTON (1930) zegt dat op deze wijze vele kleine protozoa worden opgegeten. Men kan dit misschien vergelijken met de waarnemingen van GEMMILL (1921), die de voedingswijze van ephyren aan de hand van mariene ciliaten en infusoria heeft bestudeerd. Hij ziet daarbij dat een randlap naar het manubrium wordt gebogen, en daar wordt schoongeveegd.

Op het pharyngeale entoderm zitten volgens histologische onderzoekingen van CHUIN (1930), geen cilien. Dit nu levert nog een moeilijkheid op voor de verklaring van het naar binnen werken van een prooi. Het is namelijk meerdere malen waargenomen, dat een prooi, bij voorbeeld een Crustaceeënlarve, op het mondveld komt te liggen, doordat het

hierboven van de tentakel is losgelaten. De mondopening wordt dan naar de plaats waar de larve ligt toegebogen, en men ziet deze daarna zeer langzaam hierdoor naar binnen glijden. Aangezien er dus geen cilienwerking hiervoor aansprakelijk kan worden gesteld moet er een andere verklaring zijn voor dit langzaam naar binnen glijden van de prooi. Nu is uit dezelfde onderzoeken van CHUIN gebleken, dat dit manubrium zeer sterk gespierd is, en het is dan ook in alle richtingen zeer beweeglijk. Het lijkt nu niet onmogelijk, dat hier een dergelijk mechanisme als bij het kruipen van een slakkenvoet wordt gebruikt, om een prooi naar binnen te werken. Men moet zich dit dus zo voorstellen, dat het manubrium als het ware over de prooi heen naar boven kruipt.

h. Ephyren

De gebruikte anatomische namen zijn ontleend aan "Das Handbuch der Zoölogie" van KUKENTHAL & KRUMBACH.

Aangezien het niet mogelijk is gebleken de scyphistoma's van de verschillende soorten kwallen te onderscheiden, is determinatie slechts mogelijk aan de hand van afgesnoerde ephyren.

Als enig houvast voor de determinatie kunnen de tekeningen van DELAP (1901, 1905, 1907) dienen (Fig. 2). Gedurende het onderzoek is echter gebleken, dat deze alleenvoor Aurelia aurita zonder restricties te gebruiken zijn. De variatie in bouw bij deze ephyren is namelijk klein. Dit afgezien van de vele abnormaliteiten, die bij deze soort veelvuldig voorkomen (VANNUCCI 1957 ; LOW 1921).

Ze verschillen duidelijk van de ephyren van Cyanea en Chrysaora, vooral door de gastraalfilamenten, die direct al duidelijk ontwikkeld zijn. De punten van de randlappen of vleugels zijn afgerond, en altijd doorschijnend zeer licht rose. De vleugelzakken van de gastrale holte,

nemen van het centrum uit naar de rand een weinig in breedte toe, terwijl de marginaalzakken kort en afgerond tot zwak hoekig zijn, doch nooit spitse punten vertonen zoals de vleugelzakken.

De aanleg van de kathamnaalplaten eindigt naar het centrum toe afgerond. De grootte is volgens DELAP tot 4 mm. De in de proeven verkregen exemplaren meten gemiddeld 2,7 mm., met een maximum van 4,5 mm en een minimum van 1,5 mm.

Cyanea Lamarcki. Karakteristieke eigenschappen zijn volgens de tekeningen van DELAP, sterk toegespitste met twee horens eindigende marginaalzakken, naar buiten toe geleidelijk breder wordende vleugelzakken, kleine gastraalfilamenten, een lange smalle kathamnaalplaat-aanleg met een naar het centrum gerichte afgeronde punt. De vleugels zijn verder mooi regelmatig van vorm, met toegespitste punten. Reeds zeer vroeg zijn twee tegenovergesteld gelegen tentakelaanleggingen zichtbaar.

Deze beschrijving klopt in het algemeen ook voor Cyanea capillata in zijn meest typische vorm. Een groot onderscheid is alleen, dat de kleur niet doorschijnend wit is, doch mooi donker bruin. De tentakelaanleg kan evenwel afwezig zijn, ofwel er zijn twee of acht aanleggingen te vinden. De marginaalzakken zijn meestal in twee punten gesplitst, doch soms ook ontbreken ze en het beeld is dan vrijwel gelijk aan dat van Aurelia. De bruine kleur kan allerlei overgangen tot volkomen doorschijnend hebben. Aan de dorsale zijde van de hoed zitten vaak, doch niet altijd, groepen grote heldere cellen. Deze komen misschien overeen met de door KRUMBACH vermelde papillen op de medusen. De grootte van Cyanea Lamarcki is volgens DELAP ongeveer 4 mm. Die in de proeven verkregen ephyren van Cyanea capillata meten gemiddeld 4,2 mm., met een maximum van 5,5 mm. en een minimum van

2,5 mm.

Chrysaora hysoscella. Een beschrijving naar een tekening van DELAP is als volgt.

De kleur is rose-rood. De gemiddelde grootte bedraagt ongeveer 2 mm. De vleugels zijn niet overal gelijk van breedte, en eindigen met twee toegespitste punten. De vleugelzakken worden naar buiten toe eerst breder, om daarna even breed te blijven en in twee spitse horens te splitsen. De marginaalzakken zijn kort en afgerond, niet gesplitst; ze vertonen dus het beeld van Aurelia, doch zijn iets smaller. De gastraalfilamenten zijn klein. Op de dorsale zijde zitten groepen grote heldere cellen net als bij Cyanea capillata.

Bij een vergelijking van deze beschrijving, met de in de proeven verkregen ephyren, blijkt dat dit weer overeenkomt met de meest typische vorm van Chrysaora. Ook hier zijn echter weer vele variaties. De marginale zakken zijn namelijk soms wel in twee horens gesplitst als bij Cyanea. De kleur varieert van rose-rood via doorschijnend licht rose tot bruinachtig. De groepen grote heldere cellen aan de dorsale zijde zijn niet altijd aanwezig. De vleugels zijn vaak regelmatig van breedte en lijken dan veel op die van Cyanea. De grootte blijkt gemiddeld 2,1 mm. te zijn, met een maximum van 3,5 mm. en een minimum van 1,0 mm.

Uit deze beschrijvingen volgt dus dat een nauwkeurige tekening van een Cyanea of een Chrysaora ephyre niet is te geven. De variaties bij deze soorten zijn immers zo groot, dat ze elkaar overlappen. Zekerheid over de soort ephyre is dus alleen te krijgen, wanneer een van de typische vormen voorhanden is, of wanneer de poliep is opgekweekt uit een planula van een volwassen meduse.

VI. Literatuur

- BIGELOW, H.B., 1924. Plankton of the offshore waters of the Gulf of Maine. Bull. U.S. Bur. Fisheries. 40 (2): 1-509.
Scyph. 357-364.
- BURGERS, J.M., 1944. Over de poliepen van de oorkwal, (Aurelia aurita). De levende Natuur. 48 (11): 129-133 ; (12): 141-145.
- CHUIN, T.T., 1928. Absence de strobilisation et persistance du bourgeonnement pendant l'hiver chez des scypistomes alimentés artificiellement. C.R. Acad. Sci. Paris. 186 (12): 790-791.
- , 1930. Le cycle évolutif du scypistome de Chrysaora, étude histophysiologique. Trav. Stat. Biol. Roscoff. 8: 1-179.
- DELAP, M.J., 1901. Notes on the rearing of Chrysaora isosceles in an aquarium. The Irish Naturalist. 10: 25-28.
- , 1905. Notes on the rearing in an aquarium of Cyanea Lamarcki (Pér. et Les.) Rep. Sea & Inl. Fish. Ireland 1902, 1903. Part II, Sci. Invest. 160-164.
- , 1907. Notes on the rearing in an aquarium of Aurelia aurita (L.) and Pelagia perla (Slabber). Rep. Sea and Inl. Fish. Ireland 1905. Part II, Sci. Invest. 160-164.
- GEMMILL, J.F., 1921. Notes on food-capture and ciliation in the ephyrae of Aurelia. Proc. Roy. Phys. Soc. Edinb. 20: 222-225.

- HAGMEIER, A., 1930. Die Züchtung verschiedener Wirbelloser Meerestiere. Abderhalden's Handbuch der Biologischen Arbeitsmethoden. Abt. 2 (5): 552-572.
- HALISCH, W., 1933. Beobachtungen an Scyphopolypen. Zoöl. Anz. 104: 296-304.
- HARGITT, Ch.W., 1902. Notes on the coelenterate fauna of Woods Hole. The Amer. Natural. 36: 549-560.
- HARGITT, Ch.W. & G.T. HARGITT, 1910. Studies in the development of scyphomedusae. J. Morph. 21: 217-262.
- HEROUARD, E., 1909. Sur les cycles évolutifs d'un scyphistome. C.R. Acad. Sci. Paris. 148: 320-323.
- , 1912-1913. Histoire de kyste pédieux de Chrysaora et sa signification. Arch. Zoöl. Exp. Gen. (5) 10 (Notes et Revue II): XI-XXV.
- , 1913. Relations entre la dépression et la formation de pseudoplanula tentaculaires chez le scyphistome. C.R. Acad. Sci. Paris. 156: 1093-1095.
- , 1921. Rétablissement de l'équilibre de corrélation par lacération chez le scyphistome. Bull. Soc. Zoöl. France. 46: 68-72.
- KRUMBACH, T., 1930. Die Tierwelt der Nord und Ostsee. 3 d. Scyphozoa. 1-88.
- LAMBERT, F.J., 1935. Observations on the Scyphomedusae of the Thames estuary and their metamorphosis. Trav. Stat. Biol. Wimereux. 122: 281-307.
- , 1936. The difficulties of the study of the life history and other problems of Jellyfish. Essex Natural. 25: 70-86.

- LOW, J.W., 1921. Variation in ephyrae of Aurelia aurita. Proc. Roy. Phys. Soc. Edinb. 20: 226-235.
- MAADEN, H. van der, 1942. Beobachtungen über Medusen am Strande von Katwijk-aan-zee (Holland) in den Jahren 1933-1937. Arch. Néerl. Zoöl. 6 (4): 347-362.
- PEREZ, Ch., 1920. Un élevage de Scyphistomes de Cyanea capillata. Bull. Biol. France. Belgique. 54: 168-178.
- RENTON, R.M., 1930. On the budding of a Scyphistoma. Proc. Zoöl. Soc. London. 4: 893-896.
- SOUTHWARD, A.J., 1954. Some notes on the Manx medusae. Rep. Mar. Biol. Stat. Port Erin. 66: 17-22.
- , 1955. Observations on the ciliary currents of the Jellyfish Aurelia aurita (L.). J. Mar. Biol. Ass. U.K. 34: 201-216.
- ÜSSING, H., 1927. Bidrag til Aurelia aurita's Biologi i Mariager-fjord. Vidensk. Medd. Dansk. Nat. Forening. København. 84: 91-106.
- VANNUCCI, M., 1957. Double monster ephyrae of Aurelia aurita. Nature. 179: 326-327.
- VERWEY, J., 1942. Die periodizität im Auftreten und die aktieven und passieven Bewegungen der Quallen. Arch. Néerl. Zoöl. 6 (4): 365-468.
- , 1958. Annual report of the Zoological Station of the Netherlands Zoological Society for the year 1957. Arch. Néerl. Zoöl. 13: 540-555.

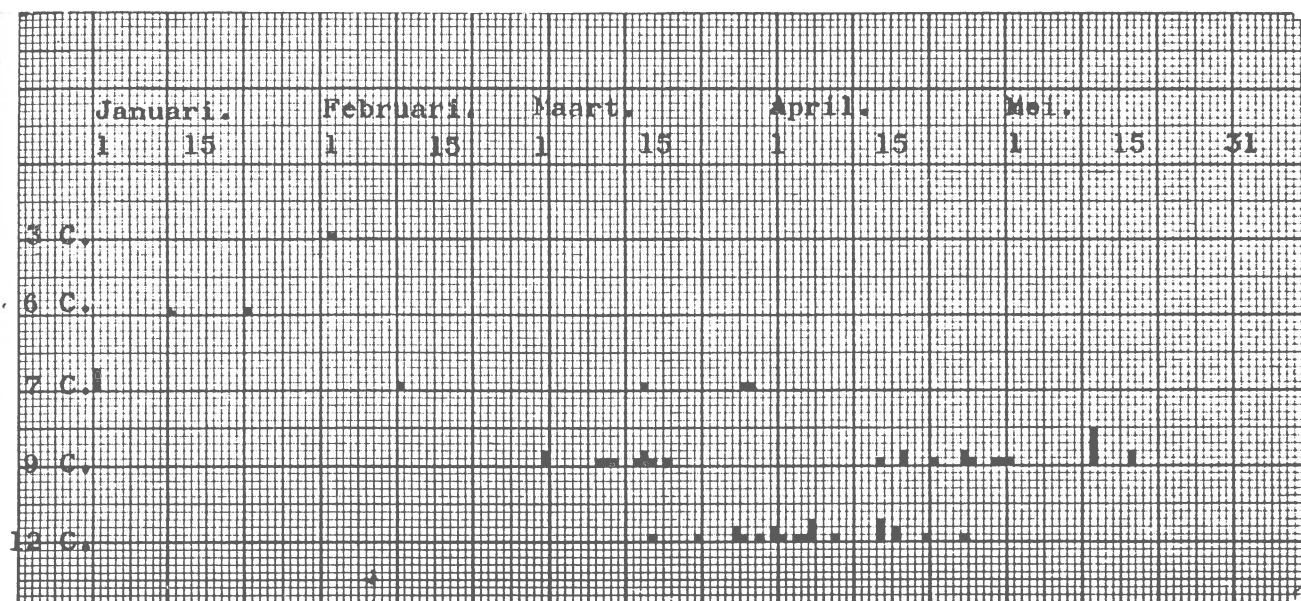


Fig. 1. Cyanea capillata. Ieder zwart hokje stelt de begindatum van één scyphistoma voor.

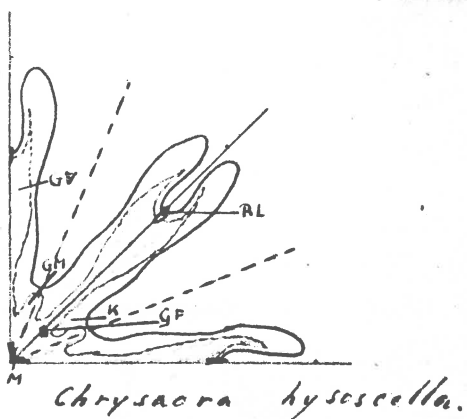
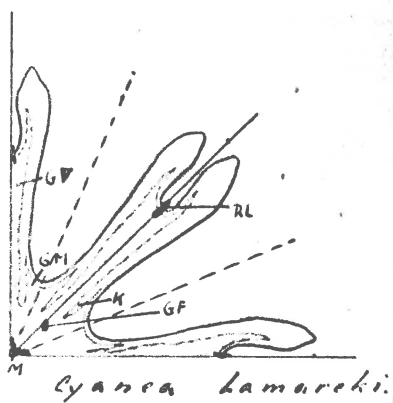
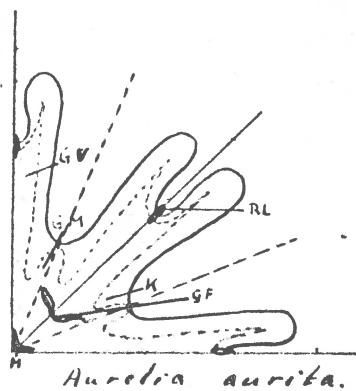


Fig. 2. Ephyren van Aurelia aurita, Cyanea Lamarcki:
en Chrysaora hysoscella. Schematisch naar
DELAP.

M = mondopening.

GF = gastraal filament.

GV = gastraalholte, vleugelzak.

GM = gastraalholte, marginaalzak.

K = kathamnaalplaat aanleg.

RL = randlichaampje.