

Rechten voorbehouden

Van interne verslagen zijn nadruk of aanhalingen
slechts toegestaan met uitdrukkelijke toestemming
van het NIOZ.

Vertikale migratie van *Pleurobrachia pileus*

O.F. Müller (Ctenophora) in de Noordzee.

door

W.C.M. Klein Breteler

NEDERLANDS INSTITUUT VOOR ONDERZOEK DER ZEE

PUBLICATIES EN VERSLAGEN:

nummer 1971-9

Vertikale migratie van *Pleurobrachia pileus*

O.F. Müller (Ctenophora) in de Noordzee.

door

W.C.M. Klein Breteler

Intern verslag

over

werkzaamheden verricht als doctorale studie

in het tijdvak van februari - juni 1970

en april - mei 1971

aan

NIOZ te Texel

voor

Prof. Dr. K. Bakker

Zoölogische Laboratorium

Rijks Universiteit

Leiden

(gedeeltelijk) o.l.v.:

Ingvar Kristensen

NEDERLANDS INSTITUUT VOOR ONDERZOEK DER ZEE

PUBLICATIES EN VERSLAGEN:

nummer 1971-9

Vertikale migratie van *Pleurobrachia pileus*

O.F. Müller (Ctenophora) in de Noordzee.

door

W.C.M. Klein Breteler

Inhoud:

I. Samenvatting	2
II. Inleiding	4
III. Onderzoek door bemonstering op de Noordzee	8
Materiaal en methoden	8
De vaartochten	10
Bespreking van de resultaten	16
IV. Experimenteel onderzoek	17
A. Invloed van stroming op het gedrag van ribkwallen	17
Materiaal en methoden	17
Beschrijving van het gedrag	21
De experimenten	22
Discussie	28
B. Twee waarnemingen	30
C. De invloed van de saliniteit op het drijfvermogen	31
Overzicht van de resultaten	35
Conclusie	36
D. De snelheid van zoutopname en -afgifte	36
E. Bespreking van de resultaten van het experimentele onderzoek	37
V. Slotbeschouwing	39
VI. Literatuur	41

I. Samenvatting.

Het doel van dit onderzoek was de invloed van verschillende fysische factoren op de verticale migratie van Pleurobrachia pileus O.F. Müller door het nemen van monsters op de Noordzee te onderzoeken.

Tijdens cursussen, georganiseerd door het NIOZ, waren aanwijzingen verkregen dat de ribkwallen bij geringe stroming tijdens stil tij naar de bodem zouden zakken. Uit de literatuur wordt niet duidelijk of het licht van invloed is op de verticale migratie van ribkwallen. Wel was experimenteel aangetoond dat ribkwallen drukverschillen compenseren door naar boven of naar beneden te zwemmen.

Er werd met planktonnetten op drie verschillende dieptes gemonsterd: boven de bodem, aan de oppervlakte en daar midden tussenin. Er werd uitsluitend Pleurobrachia pileus gevangen.

Het zoutgehalte en de temperatuur werden op de drie dieptes gemeten; zo mogelijk werd ook de stroomsterkte gemeten.

Tweemaal werd een vaarplan opgesteld, waarbij in principe een maand lang om de dag een middag, nacht en ochtend gevist zou worden. Dit vaarschema had het voordeel dat de monsters dan genomen zouden worden tijdens alle combinaties die van de verschillende periodes van het tij en van de middag, nacht en ochtend mogelijk zijn. Van de twee geplande vaarschema's waren slechts twee tochten het resultaat. De oorzaak hiervan is dat het schip waar het onderzoek mee gedaan werd, niet zeewaardig was en alleen bij zeer gunstige weersomstandigheden de Noordzee op kon.

Een poging werd gedaan vanaf het lichtschip "Texel" de monsters te nemen, doch dit bleek technisch onmogelijk te zijn.

Eénmaal kon nog een tocht ondernomen worden met een zeewaardige

gehuurde kotter.

Bij de gemaakte tochten werden i.h.a. weinig ribkwallen gevangen. De diepte waarop de meeste dieren gevangen werden, verschilde per tocht. Aan de oppervlakte werden nooit grote aantallen gevangen.

Er werd een aanwijzing verkregen dat de ribkwallen 's nachts naar boven zwemmen; doch omdat de vaarschema's niet uitgevoerd konden worden, was het aantal factoren dat bij de gemaakte tochten ook van invloed kon zijn, te groot om een duidelijk verband tussen één van die factoren en migratie te kunnen leggen.

Het onderzoek werd daarom op het laboratorium voortgezet.

In stromingsexperimenten met de zg. carrousel kon slechts éénmaal worden aangetoond dat ribkwallen op stroming reageren door naar boven te zwemmen. Er waren aanwijzingen dat deze respons door slechte conditie van de proefdieren in de andere experimenten niet optrad. Doch ook was er een aanwijzing dat de respons slechts schijn was en dat de ribkwallen tijdens het experiment en daardoor ook bij hogere stroomsnelheden, naar boven zwommen, omdat ze pas kort in de carrousel zaten en daardoor tijdens het experiment aangepast raakten aan het lage zoutgehalte in de carrousel.

Om na te gaan hoe snel ribkwallen zich aan water met een ander zoutgehalte kunnen aanpassen, werden waarnemingen gedaan aan enkele ribkwallen die in een maatcilinder aan verschillende veranderingen van het zoutgehalte werden blootgesteld. Het drijfvermogen bleek bij een dier dat waarschijnlijk in slechte conditie verkeerde en passief was, sterk afhankelijk te zijn van het zoutgehalte: bij verhoging van het zoutgehalte met $0,03 \text{ }^{\circ}/\text{oo}$, dreef een passieve ribkwal, die op de bodem van de maatcilinder zat, merkbaar naar boven. Echter een actieve ribkwal, die waarschijnlijk in goede conditie was en aan de

oppervlakte dreef, kon bij verlagings van het zoutgehalte met 0,68 ‰ de oppervlakte binnen enkele minuten weer bereiken. Dit gebeurde door actief naar boven te zwemmen; Het bleek dat hij in die korte tijd niet aangepast was aan het zoutgehalte.

Met een osmometer kon verandering van de osmotische waarde van het lichaamsvocht niet nauwkeurig gemeten worden om hiermee de aanpassingstijd direkt te meten.

Het meest betrouwbare gegevens leek de waargenomen aanpassingstijd van een matig aktieve ribkwal, van minstens 57 minuten voor een verandering van het zoutgehalte van 0,88 ‰.

Op grond hiervan leek het onwaarschijnlijk dat de ribkwallen die in het experiment met de carrousel bij hogere stroomsnelheden naar boven zwommen, reeds aan het zoutgehalte aangepast waren; deze dieren zaten nl. pas $1\frac{1}{4}$ uur in de carrousel en moesten zich aan een verschil in zoutgehalte van 3,55 ‰ aanpassen.

II. Inleiding

Tijdens cursussen, georganiseerd door het N.I.O.Z., was over verschillende jaren verdeeld, op een aantal dagen makroplankton gevangen. De gegevens die hier nog van bekend zijn, zijn afkomstig van een aantal verschillende monsterplaatsen in het zeegat van Texel, in de Waddenzee en er tussenin (Texelstroom). Ook de ribkwallen zijn van deze vangst geteld. Dit betrof hoofdzakelijk Pleurobrachia pileus O.F. Müller en zeer sporadisch ook ribkwallen van het geslacht Beroë. Opvallend was dat tijdens eb en vloed veel meer ribkwallen gevangen werden dan bij stil tij, hetgeen de conclusie ontlokte dat de ribkwallen bij stil tij waarschijnlijk naar de bodem zouden zakken. Uit de

literatuur blijkt niet duidelijk of Ctenophora lichtgevoelig zijn.

HYMAN (1940) wijst erop dat de mening bestaat dat ribkwallen meestal aan het wateroppervlak "hangen" en bij helder zonlicht of ruw water naar beneden zwemmen.

KUEKENTHAL et al. (1931) wijzen erop dat de weefsels van Ctenophora zeer gevoelig zijn en dat ribkwallen daarom alleen in rustig water voorkomen. Vóór het opkomen van onrustig water zouden ze zich naar de bodem laten zakken, waar het alleen bij zeer langdurige harde wind uit één richting ook onrustig wordt. Verder wordt erop gewezen dat ribkwallen kleurloos zijn, wat als een primitieve eigenschap wordt gezien en niet als een aanpassing. Waarschijnlijk reageren ribkwallen dus niet op licht, en waargenomen opstijging 's nachts wordt dan ook onjuist geacht; dit zou veeleer een gevolg zijn van en wervelingen.

RICE (1964) bewees experimenteel dat vele mariene organismen zeer gevoelig kunnen zijn voor drukverschillen. In een tank, waarin hij de druk varieerde van 500 tot 1000 millibar, toonde hij o.a. aan dat larven van verschillende Crustaceae snel reageren op drukverschillen van slechts 10 millibar, wat volgens zijn schatting overeenkomt met ca. 10 cm zeewaterdruk. De proefdieren reageerden op drukverhoging eenvoudig door bijvoorbeeld 15 cm hoger te gaan zwemmen. Ook voor Pleurobrachia kon dit worden aangetoond; de respons was steeds vertikaal gericht, en onafhankelijk van de richting van het invallende licht (sommige dieren reageren namelijk op drukverschillen door van het licht af, of er naartoe te zwemmen). RICE concludeert hieruit niet dat ribkwallen niet op licht reageren, omdat eventueel hiervoor gevoelige organen tijdens het manipuleren met de dieren beschadigd kunnen zijn. Maar voor Ctenophora zijn nog

geen lichtgevoelige organen gevonden, dus daar bevestigen de morfologisch-anatomische mogelijkheden van de ribkwallen de licht-experimenten, aldus RICE. Toch hebben Ctenophora chromatoforen die in donker contraheren en in licht weer regenereren. De functie van dit pigment is onbekend (KAMSHILOV 1964).

In ieder geval zijn dus organellen aanwezig die op licht reageren.

Uit voorgaande vangsten en uit de literatuur blijkt dus dat verschillende fysische factoren een rol zouden kunnen spelen bij verticale migratie van Ctenophora. Experimenteel is er geen invloed van licht op het gedrag van ribkwallen aangetoond. Drukverschillen bleken duidelijk van invloed te zijn. In zee kunnen drukverschillen gerealiseerd worden door verschil in diepte en hiermee samenhangend, door verschil in getijde, door variatie in het zoutgehalte en door luchtdrukverschillen.

Het doel van dit onderzoek was na te gaan of ribkwallen verticale migratie vertonen, en of verschillen in getijde, (getijde) stroming, druk- en lichtverschillen hier een oorzaak van kunnen zijn.

De bedoeling was dat dit voornamelijk door bemonstering op zee zou gebeuren. Op het laboratorium zou eventueel aanvullend experimenteel onderzoek gedaan kunnen worden.

Het zeeonderzoek werd gedaan met het grootste schip van het N.I.O.Z., de "Ephyra".

Het toeval wilde dat tegelijkertijd met dit onderzoek een doctoraalonderwerp aan Gastrosaccus (Mysidae) werd bewerkt door J.J. van Lonkhuijsen. Dit onderzoek had wat migratie betreft, vrijwel dezelfde probleemstelling als dat van de ribkwallen. Het planktonvissen gebeurde dan ook voor beide onderzoeken tegelijkertijd en

met dezelfde netten.

De oorspronkelijke opzet was een vaarschema te maken waarbij zoveel mogelijk omstandigheden constant werden gehouden. Alleen door dit te doen, leek een kans aanwezig dat er enig verbandaangetoond kon worden tussen vertikale migratie van de ribkwallen en uitwendige factoren, zoals eb-vloed, en dag-nacht, waar in eerste instantie de meeste aandacht op was gericht. Tweemaal werd een vaarschema opgesteld zoals dat in het begin mogelijk werd geacht (zie materiaal en methoden). Van het eerste schema was alleen een tocht op 9 en 10 maart het resultaat; dit schema werd afgebroken. Het tweede schema resulteerde alleen in een tocht op 16 maart.

Een goed vaarplan in elkaar zetten, bleek dus onmogelijk te zijn. De belangrijkste oorzaak hiervan was dat de "Ephyra" geen zeewaardig schip was en reeds bij meer dan windkracht 4 niet uitvoer, of huiswaarts moest keren. Een probleem hierbij was dat de "Ephyra" uiteraard niet altijd voor ons beschikbaar was; dit maakte het slagen van een eenmaal opgesteld schema zo belangrijk.

Hierna werd het plan opgevat om te proberen vanaf het "lichtschip Texel" monsters te nemen. Voor ons zou dat ideaal zijn: de bemanning ervan wordt om de twee weken afgelost. Dus daar zouden we, elkaar aflossend, twee weken aan één stuk kunnen vissen, en wellicht voor meerdere periodes. Dit was kennelijk al eens eerder overwogen, want de problemen die hierbij komen kijken, waren al bekend. Het belangrijkste hiervan was dat de bemanning in ploegen werkt, zodat er aan boord geen gebruik gemaakt mag worden van ratelende, laat staan gemotoriseerde lieren.

Het N.I.O.Z. bleek over twee handlieren te beschikken, waarvan er één op de Texelstroom werd uitgeprobeerd. De kracht op het eraan

bevestigde net bleek echter zo groot te zijn, dat drie man na een kwartier draaien uitgeput waren; het net was toen ca. 15 m. binnengehaald en de slinger van de lier was afgebroken. Het was dus onmogelijk met zulke grote netten zonder gemotoriseerde lieren te vissen. Het idee van het lichtschip hebben we daarom helaas moeten laten varen. Een schip waar het N.I.O.Z. gedurende enkele weken per jaar in totaal van gebruik kan maken, is de "W. Beukelszoon". Deze kotter is wel zeewaardig, doch het aantal dagen dat er over beschikt kan worden, is gering. Het werd bekend dat in de maand mei tenminste één week met dit schip gevaren zou kunnen worden, doch naderhand bleek deze week voor de gehele afdeling oecologie bestemd te zijn, zodat hier nog slechts één dag+nacht voor ons van over bleef. Dit paste totaal niet in ons schema (zie materiaal en methoden) en daarom zag ik van deze tocht af. J.J. v. Lonkhuijsen zette de tocht voor zijn onderzoek toch door; de tevens meegebrachte ribkwallen werden wel op het laboratorium uitgezocht en de gegevens ervan werden in dit verslag verwerkt.

Bij gebrek aan mogelijkheden om op de Noordzee verticale migratie van ribkwallen aan te tonen, werd het onderzoek voortgezet op het laboratorium.

III. Onderzoek door bemonstering op de Noordzee

Materiaal en methoden

De "Ephyra" is uitgerust met drie gemotoriseerde lieren, zodat in totaal met drie planktonnetten tegelijk gevist kan worden. Eén net hing pal onder de oppervlakte, het tweede hing 2 m. boven de bodem en het derde net midden daar tussen in.

De netten werden op hun plaats gehouden met een loden ballast van ca. 10 kg. aan de onderkant en met een drijvende blaas aan de bovenkant van de hoepel van het net. De diepte waarop het net zich bevond, werd zo door de afstand tussen blaas en net bepaald. Het net was van serrangaas, met een maaswijdte van 1 mm., een lengte van 9 m. en een hoepeldoorsnede van 110 cm. De netten waren aan het smalle einde met touw dichtgebonden; de vangst werd verzameld door dit einde te openen en de inhoud met water in een emmer te spoelen, van waaruit de vangst werd afgezeefd en in een plastic zak met formaline (4%) werd bewaard. Er werd uitsluitend Pleurobrachia pileus O.F. Muller gevangen.

Van iedere diepte waarop werd gevist, werden met behulp van zg. "Nansenbottles" watermonsters genomen, waarvan op het laboratorium het zoutgehalte kon worden bepaald met een salinometer.

De waterscheppers worden aan een stalen kabel met een lier te water gelaten. Op de juiste diepteaangekomen, slaat een gewicht dat men langs de kabel kan laten vallen, een pal weg, waardoor de Nansen kantelt, daarbij zichzelf sluit en een valgewicht voor de Nansen daaronder vrijmaakt. De kabel waaraan de waterscheppers hangen, wordt met een gewicht van ca. 20 kg. zo vertikaal mogelijk gehouden. Afwijkingen hiervan worden met een hoekmeter gecontroleerd, waardoor diepte-afwijkingen gecorrigeerd kunnen worden.

Op de waterscheppers zitten twee "beschermde omkeerthermometers" gemonteerd die bij het kantelen van de waterschepper een van de plaatselijke temperatuur afhankelijke hoeveelheid kwik isoleren. De in tabellen weergegeven temperatuur is steeds op grond van ijkegevens gecorrigeerd en voor beide thermometers gemiddeld genomen.

Stroomrichting, windrichting en barometerstand werden steeds

genoteerd. Zo mogelijk werd ook de stroomsterkte gemeten.

Steeds werd getracht een zodanig vaarschema op te stellen dat een eventueel getijdenritme of dag-nachtritme tegelijkertijd vastgesteld zou kunnen worden.

In principe schuift het tij per dag met iets minder dan een uur op, zodat na ongeveer een maand het tij een etmaal verschoven is. Om een dag-nachtritme en een getijdenritme tegelijkertijd vast te kunnen stellen, zou het dus nodig zijn een maand lang van voor de schemering tot en met het ochtendgloren op één plaats monsters te nemen. Alle periodes van het getijde zijn dan zowel bij daglicht als 's nachts onderzocht. Aan de hand van de getijdentabel werd daarom een schema opgesteld waarbij een maand lang om de dag een namiddag, nacht en ochtend zou worden gevist. Getracht werd dit schema zoveel mogelijk te volbrengen.

De vaartochten

1) Oriëntatietocht naar de Haaksgronden op de Noordzee (17 februari).

Wegens de toenemende wind werd slechts één vistrek gedaan; de vangst was verwaarloosbaar.

Op de Texelstroom werd nog een vistrek gedaan. Op beide plaatsen werden de "Nansenbottles" uitgeteerd.

2) Tocht naar de Noordzee bij Callantsoog (9 en 10 maart).

Drie plaatsen werden uitgeteerd, achtereenvolgens op 13, 11, 3 en 1,3 km. uit de kust. De diepte was hier respectievelijk 22, 18 en 9 meter. Op de laatste plaats werd i.v.m. de geringe diepte alleen aan de oppervlakte gevist.

De wind was West tot Noordwest en zwak. De barometerstand om 17.00 uur en 01.05 uur was resp. 1013 en 1015 millibar.

Er werd steeds $1\frac{1}{2}$ uur aan één stuk door gevist, tenzij het tij voortijdig keerde.

De waterscheppers werden gebruikt, de temperatuur werd afgelezen en op het laboratorium gecorrigeerd; de watermonsters werden op het laboratorium niet op het zoutgehalte geanalyseerd, omdat deze vaartocht achteraf niet in een vaarschema paste en dus van weinig waarde was.

De gegevens zijn samengevat in tabel I. Hierin zijn de ribkwallen ruwweg in twee grootteklassen ingedeeld, nl. kleiner of groter dan 1 cm. Ze waren niet groter dan 3 cm.

Uit tabel I blijkt dat het overgrote deel van de ribkwallen kleiner dan 1 cm. is; het merendeel hiervan is echter nog kleiner dan $\frac{1}{2}$ cm.

In figuur 1 is het aantal ribkwallen en de temperatuur uitgezet tegen de tijd. Laag en hoog water te Den Helder zijn aangegeven; voor Callantsoog is dit ongeveer 1 uur vroeger.

Opvallend is dat slechts één keer zeer veel ribkwallen gevangen werden (84 ml, d.i. enkele duizenden dieren). Dit was bij schemering en vloed in het bodemonster van de eerste trek. Typisch is ook dat in de bodemonsters verder vrijwel steeds het minst gevangen werd.

Een tweede piek treedt op even na middernacht, en wel in het oppervlaktemonster.

De temperatuur varieert aan de oppervlakte iets meer dan op de andere twee dieptes. Een verband tussen het gevangen aantal ribkwallen en de temperatuur lijkt afwezig.

Tabel I

Datum	uur	kaartaan- duiding	Stroom- richting	(m) diepte	Temp. (°C)	Aantal ribkw.	
						1 cm	1 cm
9 maart	17.00-18.30	G47-RCO,6	Z-ZW	0	3,71	27	1
				10	3,78	256	3
				20	3,81	84 _{ml}	9
				0	3,89	125	0
				10	3,80	78	1
				20	3,81	89	2
	18.30-20.00			0	3,89	125	0
				10	3,80	78	1
				20	3,81	89	2
10 maart	22.45-00.15	G47,1-R23,15	N-NO	0	3,61	138	5
				10	3,62	150	0
				17	3,64	60	3
				0	3,78	356	0
				10	3,73	38	3
				16	3,72	0	
	02.00-03.00			0	3,41	43	8
				10	3,59	44	4
				16	3,70	12	2
	03.00-04.30	G47-R18	Z-ZW	0	3,42	96	0

3) Tocht naar de Noordzee, recht voor het zeegat van Texel (16 maart).

Het was de bedoeling een plek te nemen met diep water, en toch zo dichtbij mogelijk om het risico van het afgelasten van de tocht en eventuele latere tochten naar deze plek, zo klein mogelijk te houden. De uitgekozen plaats, G 46 - R 11 op de zeekaart, had een diepte van 23 meter. De barometerstand om 17, 19 en 21 uur was resp. 1024, 1023 en 1022 millibar. De duur van iedere trek was steeds $1\frac{1}{2}$ uur. Voor het eerst hadden we de beschikking over een stroommeter, maar deze bleek tijdens de tocht niet betrouwbaar te zijn. De stroomrichting was Noordoost. Om dezelfde reden als bij de vorige tocht werd het zoutgehalte van de

watermonsters achteraf niet bepaald.

Omdat het toch voornamelijk kleine ribkwallen waren, werd geen onderscheid in de grootte gemaakt. De resultaten werden samengevat in tabel II.

Tabel II

Tijd(uur)	(m) diepte	(°C) Temp.	Aantal
17.15-18.45	0	3,94	0
	10	4,12	1845
	21	4,23	408
19.00-20.30	0	3,96	?
	10	4,13	2358
	21	4,25	443
20.45-22.15	0	4,25	8
	10	4,10	407
	21	4,30	?

De tocht werd vanwege slechter wordend weer (zie barometerstand) afgebroken. Waarschijnlijk hierdoor is het laatste bodemonster zoekgeraakt. Het tweede oppervlaktemonster ging ook verloren; de emmer met het monster viel aan dek om. Een vluchtige blik had reeds verteld dat hier weinig of geen ribkwallen in zaten, wat overeenkomt met de andere oppervlaktemonsters.

Uit figuur 2 blijkt dat aan de oppervlakte vrijwel geen ribkwallen zitten. Bij de bodem zitten er redelijk veel, doch verreweg de grootste aantallen zitten halverwege.

De tocht duurde veel te kort om enig verband tussen het aantal

ribkwallen en het getijde, dag-nacht of temperatuur te kunnen leggen.

4) Tocht met de "W. Beukelszoon" naar de Noordzee, tussen Callants-
oog en Petten (14 en 15 mei).

Voor het eerste werd een goed werkende stroommeter gebruikt. De stroomsterkte was vrij constant omdat het net voor het eerst getrokken werd door het schip i.p.v. voor anker liggend het net in de stroom te hangen.

De barometerstand was 1014 millibar om 12.15 uur. De wind was zwak. De afstand tot de kust varieerde van 20 tot 28 km. Er werd voornamelijk Noordoost - Zuidwest en terug gevaren. De verste trekken lagen niet verder dan 10 km. van elkaar verwijderd.

Van de watermonsters werd dit keer wel het zoutgehalte bepaald. De resultaten zijn gegeven in tabel III en figuur 3.

In figuur 3 zijn het aantal ribkwallen, de gemeten temperatuur en het zoutgehalte tegen de tijd uitgezet. Laag en hoog water zijn voor Den Helder aangegeven; voor Callantsoog is dit ongeveer 1 uur eerder. Uit figuur 3 blijkt dat op 10 en 20 m. diepte de temperatuur en het zoutgehalte vrij constant zijn; bij 20 m. is de temperatuur vrijwel steeds iets lager, het zoutgehalte is steeds iets hoger. Aan de oppervlakte schommelen de temperatuur en het zoutgehalte sterk (maximaal 1,26 °C en 2,9 o/oo). Er blijkt geen duidelijk verband te zijn tussen aantal ribkwallen, temperatuur en zoutgehalte.

Het aantal ribkwallen is op één uitzondering na het hoogst in de bodemonsters en steeds het laagst in de oppervlaktemonsters.

Een relatief groot aantal ribkwallen in het oppervlaktemonster werd 's nachts bij vloed gevangen. Tevens werd in het bodemonster toen wat minder, en op 10 m. diepte wat meer gevangen. Het lijkt er

dus enigszins op dat 's nachts bij vloed een verschuiving van de aantallen naar het oppervlak te zien is. Deze variaties vallen echter in het niet bij de enorme aantallen die 's middags alleen in het bodemonster gevangen werden.

Tabel III

Datum	Trek tijd	Tijd water- monster	stroom cm/sec	(m) diepte	(°C) temp.	S	aantal
14 mei	12.40	12.30	130	0	10,26	31,875	3
	-			10	9,09	-	675
	14.10			20	9,06	33,816	2620
		15.00		0	11,52	30,884	
				10	9,11	34,029	
				20	9,07	34,069	
	15.10			0	10,30	31,723	6
	-	16.25	100	10	9,19	33,352	210
	16.45			20	9,15	33,406	736
	17.35			0	11,10	33,775	16
	-	19.50		10	9,22	33,561	160
	19.05			20	9,16	34,016	399
	20.00			0	11,31	32,337	9
	-	21.10	120	10	9,15	34,065	362
	21.30			20	9,09	34,204	663
	22.30			0	-	-	348
	-			10	-	-	689
	23.50			20	-	-	363

Tabel III (vervolg)

Datum	Tijd		stroom cm/sec	(m) diepte	(°C) temp.	S	aantal
	Trek tijd	water- monster					
15 mei	00.25			0	11,01	31,890	160
	-	24.15		10	9,12	33,713	418
	01.55			20	9,14	34,224	608
	02.40			0	11,35	30,874	15
	-	02.25		10	9,22	34,356	94
	04.10			20	9,18	34,373	622
	04.55			0	10,67	31,147	18
	-	04.45	115	10	9,20	34,142	274
	06.25			20	9,18	34,293	305
		7.00		0	10,68	32,359	
				10	9,17	34,389	
				20	9,18	34,421	

Bespreking van de resultaten

De gevangen aantallen ribkwallen waren i.h.a. gering. De meeste ribkwallen werden niet steeds op de bodem of aan de oppervlakte gevangen; dit verschilde per tocht. Wel kan gezegd worden dat aan de oppervlakte nooit grote aantallen ribkwallen gevangen werden; dit is wel het geval voor de bodem (9 maart en 14 mei) en halverwege de maximale diepte (16 maart).

De grootste aantallen aan de oppervlakte werden steeds 's nachts gevangen en de grootste aantallen op de bodem werden steeds bij daglicht gevangen.

Om de vaartochten en de verschillende periodes van de dag en van het getijde echter met elkaar vergelijkbaar te kunnen maken, is het nodig te weten om welke absolute dichtheden van ribkwallen het gaat.

Bekend moet dus zijn hoeveel m^3 water door het net gestroomd is. Het gebruik van een goed werkende stroommeter is dus een eerste vereiste. In dit verband is het ook begrijpelijk dat in de afgelopen jaren tijdens cursussen bij stil tij de minste ribkwallen werden gevangen (zie inleiding). Zonder stroommetingen te verrichten, werd hierbij geconcludeerd dat ribkwallen bij stil tij waarschijnlijk naar de bodem zouden zakken. Deze conclusie lijkt dan ook volkomen ongerechtvaardigd.

In dit onderzoek kon het geplande vaarschema bij lange na niet uitgevoerd worden. De variatie in de omstandigheden was daarom te groot om één van die omstandigheden als oorzaak aan te kunnen wijzen van de aantalsfluctuaties zoals die op verschillende dieptes van de Noordzee gevonden werden.

Geconcludeerd moet worden dat de mogelijkheden om onder de huidige omstandigheden op de Noordzee de verticale migratie van ribkwallen door bemonstering te bestuderen, van het begin af aan te optimistisch zijn bekeken.

IV. Experimenteel onderzoek

A) Invloed van stroming op het gedrag van ribkwallen

Materiaal en methoden

Er werd gebruik gemaakt van de zg. carrousel (fig. 4a); dit is een cilindervormige perspex bak, waarin co-axiaal een gelijkvormige binnenmantel is gemonteerd. De ruimte tussen de mantels van beide

cylinders is voor de proefdieren bestemd. Om de draaibare as zit een rond, schuin gemonteerd rotorblad, dat het water m.b.v. een motor met regelbare snelheid in beweging kan zetten. De binnenmantel bevat een groot aantal ronde en langwerpige gaten (fig. 4b), waardoor het water in de ruimte van de proefdieren langzaam maar zeker ook in beweging gebracht kan worden, zonder dat er wervelingen en onregelmatige stromingen in deze ruimte optreden. Om te voorkomen dat de ribkwallen door de binnenmantel heendringen, is deze omgeven door een stuk serrangaas.

Het water in de carrousal werd, behalve tijdens de experimenten, continu gefiltreerd door het met een pomp door een laag fijne kool en glaswol te leiden. Rotting van het water werd voorkomen door er 5 ppm. penicilline en 5 ppm. streptomycine aan toe te voegen. Het water werd in de binnentrommel continu geaëreerd. Het zoutgehalte was 22,25 ‰.

De ribkwallen werden steeds op de Texelstroom gevangen. Bij het planktonvissen was reeds gebleken dat de ribkwallen door de serrangaasnetten werden beschadigd; de vangarmen werden afgerukt omdat de stroom steeds te sterk was. Zelfs als de "Ephyra" met minimale motorcracht tegen de stroom invoer, overleefden de ribkwallen het niet. Met een kleine motorboot, de "Griend", lukte dit beter, vooral als met minimale motorkracht met de stroom meegevaren werd.

De ribkwallen werden in een hoge glazen bak in voorraad gehouden en af en toe met *Artemia*'s gevoerd. De temperatuur in de bak varieerde van 16 tot 19 °C. Het zoutgehalte was 25,80 ‰.

Er werd steeds gewerkt met de grotere dieren van ongeveer $\frac{1}{2}$ tot 1 cm.

De draaisnelheid van het rotorblad in de carrousel wordt

uitgedrukt in RPM. De snelheid waarme het water stroomt bij verschillende draaisnelheden is aan de oppervlakte en ca. 5 cm. boven de bodem gemeten door met een stopwatch en lineaal de tijd te meten die kleine deeltjes in het water nodig hadden om enkele centimeters af te leggen. Ook werd de stroomsterkte aan de oppervlakte bepaald door de tijd te meten die een stukje papier nodig had om de carrousel één keer rond te drijven. De stroomsnelheid wordt steeds uitgedrukt in cm/min.

In tabel IV wordt onderscheid gemaakt in de snelheid bij de buitenmantel (buiten), bij de binnenmantel (binnen), en daar tussen (midden); de meeste getallen zijn gemiddeldes van enkele waarnemingen.

Tabel IV

RPM	stroomsnelheid			(cm/min.)	
	oppervlak			bodem	
	buiten	midden	binnen	buiten	midden
15		8			15
20		14	17		
24	25	31			
32	55	60			
40		92			
48	108	110	136	113	144

Bij $7\frac{1}{2}$ RPM, de laagste snelheid van de carrousel, treedt nog geen stroming op; bij 15 RPM is de stroming zeer zwak en nogal verschillend voor bodem en oppervlakte. De indruk bestond dat dit verschil bij iets hogere draaisnelheden reeds veel minder groot was. Uit tabel IV blijkt dat dit verschil ook niet zo groot meer is bij 48 RPM. Verder

blijkt dat de stroomsnelheid van binnen naar buiten afneemt. De verschillen zijn niet zeer groot en daar de ribkwallen ogenschijnlijk geen voorkeur tonen voor de binnen- of de buitenkant van de carrousel, werd bij de berekeningen uitgegaan van de snelheid zoals die in het midden aan de oppervlakte was.

Het waarnemen waar de ribkwallen zich bij de verschillende draaisnelheden bevonden, gebeurde door rondom de carrousel lopend te tellen en de hoogte boven de bodem te noteren, of door een stuk grafiekenpapier op de carrousel te plakken en daarop aan te tekenen op welke hoogte de ribkwallen gedurende één kwartier (bij de hoogste draaisnelheden soms 10 minuten) langs kwamen drijven.

Na 1 kwartier draaien bij 20 RPM (14 cm/min.) zal 15 x 14 cm = 210 cm in de carrousel afgelegd zijn. Dit is vrijwel de omtrek van de carrousel in het midden van de proefdierruimte (198 cm). Na 15 minuten bij 20 RPM waarnemen op één plaats, moeten dus ongeveer evenveel ribkwallen zijn geteld als wanneer rondom de carrousel lopend, geteld werd. Daarom zijn alle getelde ribkwallen bij de verschillende draaisnelheden voor de verschillende hoogtes teruggebracht tot aantallen die vergelijkbaar zijn met een draaisnelheid van 20 RPM. Dit gebeurde door (vergelijk tabel IV) de waargenomen aantallen bij 15, 20, 24, 32, 40 en 48 RPM te vermenigvuldigen met resp. $14/8$, 1, $14/31$, $14/60$, $14/92$ en $14/110$. Als de in deze omrekening gebruikte stroomsnelheden juist zijn, moet na 15 minuten waarnemen de som van het, tot 20 RPM herleide, aantal gepasseerde dieren, gelijk zijn aan het aantal dieren in de carrousel.

Beschrijving van het gedrag

Zodra de ribkwallen vanuit de voorraadbak naar de carrousel overgebracht werden, zonken zijn direkt naar de bodem. Dit gebeurde passief. Het zoutgehalte van de carrousel was dan ook lager dan van de voorraadbak.

In het begin staan ze a.h.w. ondersteboven, met de mond naar beneden, op de bodem; de twee tentakels zijn steeds vrijwel ingetrokken. Na enkele minuten ontspannen zich de tentakels; enkele dieren draaien zich om en houden zich met de tentakels aan de bodem vast. Na ongeveer kwartier zwemmen de eerste een stukje omhoog, doch zodra het actief zwemmen ophoudt, vallen ze weer snel naar de bodem terug. Na ca. een half uur blijven de dieren die omhoog zwemmen hun hoogte handhaven. Uit de experimenten zal blijken dat dit nog niet hoeft te betekenen dat de ribkwallen dan al aangepast zijn aan het zoutgehalte. Het is bekend dat ribkwallen geen osmoregulatie hebben (KARANDEEVA, 1966); de aanpassing zal dus waarschijnlijk door diffusie van zout door de lichaamswand geschieden.

Van de ribkwallen die aangepast lijken, zweeft een klein deel op willekeurige plaatsen in de carrousel, de meeste dieren "hangen" aan de oppervlakte, of "staan" op de bodem. De tentakels zijn, mits er geen verstoring optreedt, meestal wijd uitgespreid, de mond is altijd naar boven gekeerd. De dieren op de bodem houden zich soms stevig met de tentakels aan de bodem vast.

Dieren die dood gaan, bevinden zich altijd op de bodem; de aktiviteit van de ctenae vermindert dan in de loop van ongeveer een dag meer en meer; als de ctenae niet meer bewegen, kan het dier binnen enkele uren reeds uit elkaar gevallen en niet meer terug te

vinden zijn.

Rustige stroming verandert ogenschijnlijk niets aan het gedrag. Dieren die zich op de bodem niet vasthouden, komen dan meestal los van de bodem. Dieren die zich wel vasthouden, kunnen dit bij een redelijk sterke stroming nog volhouden; het lichaam wordt dan geschud, aan de tentakels wordt zichtbaar flink getrokken. Als de stroming te sterk wordt, laten ze wel los van de bodem. De dieren aan de oppervlakte worden bij sterkere stroming verstoord; het wateroppervlak is dan ook beslist niet rustig meer; soms werd dan waargenomen dat de tentakels ingetrokken werden en dat er actief een stukje naar beneden werd gezwommen.

De experimenten

Experiment 1

Er zaten 10 ribkwallen in de carroussel; bij gebrek aan proefdieren zaten hier 5 dieren bij die nog met de "Ephyra" gevangen waren. Ze leken niet beschadigd.

De resultaten zijn, voor alle snelheden herleid tot 20 RPM, gegeven in tabel V en in figuur 5.

In tabel V had het totaal aantal dieren voor iedere snelheid gelijk moeten zijn aan het aantal aanwezige ribkwallen in de carroussel (zie materiaal en methoden). Dit is duidelijk niet het geval; het aantal waargenomen dieren is veel te laag, doch stijgt wel bij hogere draaisnelheden.

Het aantal ribkwallen op verschillende hoogtes in de carrousel, bij verschillende draaisnelheden.

Tabel V

Hoogte(cm)	draaisnelheid(RPM)			
	24	32	40	48
boven bodem				
0 - 5	1,4	1,8	1,1	1,7
5 - 10	0,9	0,7	1,2	2,3
10 - 15	0,5	0,0	1,1	0,8
15 - 20	0,5	0,5	0,9	0,8
20 - 25	0,9	0,9	0,9	0,5
25 - 30	0,0	0,2	0,5	0,9
30 - 33	0,0	0,5	0,5	0,3
Totaal	4,2	4,6	6,2	7,3

Dit blijkt ook uit figuur 5: de meeste lijnen hebben een stijgende tendentie, wat niet gecompenseerd wordt door een evenredige daling van de overige lijnen, m.a.w. op de meeste hoogtes in de carrousel worden bij hogere snelheden relatief meer dieren aangetroffen, maar van welke hoogte zij afkomstig zijn, wordt uit de figuur niet duidelijk. Waarschijnlijk zijn deze extra dieren van de bodem afkomstig en werden zij bij lagere snelheden niet, of moeilijk door de stroom meegevoerd.

Opvallend is dat de meeste dieren op of vlak boven de bodem zitten (fig. 5, vergelijk experiment 2 t/m 4). Bovendien werden bij 32 RPM nog dieren waargenomen die over de bodem langsrolden; en daar een "gezonde" ribkwal normaal stabiel in het water "staat", moet hier dus wel geconcludeerd worden dat een deel van de proefdieren toch beschadigd was.

Dit idee wordt versterkt door het feit dat drie dagen later 9 van de 10 ribkwallen dood waren.

Experiment 2

Er waren 17 ribkwallen in de carrousel aanwezig, alle gevangen met de "Griend" en dus waarschijnlijk onbeschadigd.

Bij het begin van het experiment, $1\frac{1}{4}$ uur nadat de ribkwallen in de carrousel waren gedaan, waren nog slechts 6 dieren op de bodem aanwezig. De resultaten zijn samengevat in tabel VI en figuur 6.

Opvallend is dat het aantal dieren van 0 tot 15 cm. boven de bodem bij toenemende draaisnelheid afneemt, terwijl het aantal op 20 tot 30 cm hoogte juist toeneemt. Hier wordt dus duidelijk dat de ribkwallen bij hogere stroomsnelheid naar boven zwemmen.

Alleen in de bovenste laag nam het aantal niet toe, en voor de hoogste snelheid zelfs sterk af. Zoals reeds gezegd werd, is bij dergelijke snelheden vooral het oppervlaktewater nogal onrustig, wat de dieren kan verstoren.

Het experiment duurde 6 uur. 10 minuten na het stopzetten van de rotor hingen 9 ribkwallen aan de oppervlakte en stond er 1 op de bodem. Nadat het water rustig is geworden, neemt het aantal dieren aan de oppervlakte dus toe. Het idee dat het woelige oppervlaktewater vermeden wordt, wordt hier dus door versterkt.

Het aantal ribkwallen op verschillende hoogtes in de carrousel, bij verschillende draaisnelheden.

Tabel VI

Hoogte (cm boven bodem)	draaisnelheid (RPM)				
	20	24	32	40	48
0 - 5	1,0	1,4	0,2	0,5	0,5
5 - 10	5,0	1,4	0,5	0,5	1,2
10 - 15	2,0	1,4	0,2	0,5	0,4
15 - 20	2,0	0,9	2,1	0,6	2,5
20 - 25	3,0	3,2	4,6	4,5	6,2
25 - 30	2,0	4,1	5,1	3,9	5,9
30 - 33	6,0	5,4	4,8	6,8	3,8
Totaal	21,0	17,8	17,5	17,3	20,5

Experiment 3

Dezelfde ribkwallen als in experiment 2 werden gebruikt. De ribkwallen zaten al twee dagen in de carrousel.

Bij het begin van het experiment zaten 6 dieren op de bodem en 0 aan de oppervlakte; dezelfde uitgangssituatie als in experiment 2 dus. Tweemaal achtereenvolgend werd bij iedere draaisnelheid een serie waarnemingen gedaan; alleen bij 48 RPM gebeurde dit slechts één keer. De tijd tussen de twee series waarnemingen was ongeveer een kwartier; alleen bij 40 RPM was dit een uur. Het experiment duurde 9 uur.

Bij lagere snelheden werd rondom de carrousel lopend, waargenomen (aangegeven door $\times$ in tabel VII), bij hogere snelheden gebeurde dit weer door op een plaats de passerende dieren gedurende 10 of 15 min.

te noteren.

De resultaten zijn samengevat in tabel VII.

Het aantal ribkwallen op verschillende hoogtes in de carrousel, bij verschillende draaisnelheden.

Tabel VII

Hoogte boven bodem (cm)	draaisnelheid (RPM)														
	0 ^⅞	0 ^⅞	7 ^{1/2} ^⅞	7 ^{1/2} ^⅞	15 ^⅞	15 ^⅞	20 ^⅞	20 ^⅞	24 ^⅞	24 ^⅞	32	32	40	40	48
0- 5	2	5	4	4	3	5	5	2	2,3	4	0,2	3,1	2,7	1,1	1,6
5-10	1	0	1	1	1	0	1	0	2,7	2	1,2	1,4	2,3	0,9	1,2
10-15	2	1	0	2	1	0	2	0	0	0	1,6	0,7	0,9	0,9	0,8
15-20	2	2	3	0	0	1	0	2	0,5	1	2,5	1,4	2,0	1,4	2,3
20-25	1	1	1	1	3	3	3	5	3,2	1	3,9	3,5	1,8	3,2	5,1
25-30	1	2	1	3	2	2	1	3	5,0	2	3,7	4,5	2,3	4,7	2,5
30-33	6	6	4	5	4	5	6	4	1,8	6	3,0	2,8	3,6	3,4	3,5
Totaal	15	17	14	16	14	16	18	16	15,5	16	16,1	17,4	15,6	15,6	17,0

In figuur 7a en b zijn de gegevens voor de twee series waarnemingen gescheiden weergegeven, en wel zó dat in figuur 7a de eerste serie van alle snelheden, en in figuur 7b de tweede serie van alle snelheden staat. In beide figuren is te zien dat bij hogere stroomsnelheden de ribkwallen regelmatig over de carrousel verdeeld zijn: voor alle hoogtes in de carrousel komen extreme waarden van 0 en 6 dieren dan bijvoorbeeld niet meer voor.

Uitwisseling van dieren is in figuur 7a voor de bovenste twee lagen van de carrousel goed te zien en in figuur 7b voor de bovenste drie

lagen. Deze uitwisseling zet echter bij hogere snelheden niet in dezelfde richting door en is dus waarschijnlijk onafhankelijk van de stroomsnelheid.

Hogere snelheden leiden ertoe dat het water beter gemengd wordt en het is dus logisch dat de dieren dan regelmatig verspreid worden.

Experiment 4

Er werden 16 ribkwallen gebruikt. Deze waren afkomstig van dezelfde vangst met de "Griend" als bij de experimenten 2 en 3. Ze waren dan ook reeds 11 dagen in de voorraadbak bewaard en ogenschijnlijk verkeerden ze in goede conditie.

4 $\frac{1}{2}$ uur nadat ze in de carrousel waren gedaan, werd met het experiment begonnen. Er zaten toen 3 ribkwallen aan de oppervlakte en 8 op de bodem. De gegevens zijn samengevat in tabel VIII en figuur 8.

Evenals in experiment 3 is de variatie in aantal voor de verschillende hoogtes zeer groot bij verschillende draaisnelheden; alleen lijnen van de onderste twee hoogtes hebben een iets dalende tendentie bij hogere stroomsnelheid.

Een zeer groot aantal dieren blijkt bij 24 RPM op 20 tot 30 cm. hoogte in de carrousel te zitten, terwijl de lijnen voor lagen daaronder juist een dieptepunt hebben. Het lijkt er dus op dat de ribkwallen bij zwakke stroming gestimuleerd worden om iets naar boven te zwemmen om bij sterkere stroming weer te zakken. Toch is dit onwaarschijnlijk, omdat zwakke stroming juist gepaard gaat met een sterke daling van het aantal dieren in de bovenste laag.

Ook in dit experiment is dus geen duidelijke reactie van de ribkwallen op de stroomsterkte waar te nemen.

Het aantal ribkwallen op verschillende hoogtes in de carrousel, bij verschillende draaisnelheden.

Tabel VIII

Hoogte (cm)						
boven bodem	15	20 [*]	24	32	40	48
0 - 5	3,5	2	0,5	1,4	0,7	0,0
5 - 10	1,8	2	1,8	0,5	1,1	1,0
10 - 15	0,0	3	0,9	0,5	0,5	2,5
15 - 20	3,5	4	1,4	3,5	2,5	3,3
20 - 25	3,5	0	7,2	3,0	2,5	4,3
25 - 30	3,5	5	7,2	5,8	4,5	4,7
30 - 33	1,8	6	1,8	4,6	4,1	3,9
Totaal	17,6	22	20,8	19,3	15,9	19,7

* rondom de carrousel lopend waargenomen.

Discussie

Door de stroomsnelheid in de waargenomen aantalen in de tabellen te verdisconteren, gaf het totaal aantal ribkwallen voor iedere draaisnelheid steeds het totaal in de carrousel aanwezige ribkwallen. Alleen in het eerste experiment (tabel V) bleek dit sterk af te wijken, wat geweten werd aan de slechte conditie van minstens 5 van de 10 dieren, die op de bodem lagen en pas bij hogere snelheden werden meegenomen. Alleen 48 RPM gaf in de drie andere tabellen steeds meer ribkwallen aan dan er in werkelijkheid in de carrousel zaten. Ook 20 RPM was dit het geval, doch dit bleek slechts in twee tabellen zo te zijn. Mogelijk is de stroomsterkte bij 48 en 20 RPM dus iets te laag

geschat. Veel consequenties voor de grafieken kan dit echter niet hebben.

In het tweede experiment zwommen de ribkwallen bij hogere stroomsnelheden steeds hoger in de carrousel. In de volgende experimenten kon dit niet meer worden aangetoond. Twee verklaringen zijn mogelijk: in experiment 2 was het naar boven zwemmen geen respons op de stroomsnelheid maar een aanpassing aan de omstandigheden tijdens het experiment, omdat de ribkwallen pas kort in de carrousel zaten; of, in de laatste twee experimenten trad de respons niet op omdat de ribkwallen al twee en meer dagen in gevangenschap zaten en daardoor niet fit genoeg meer waren om de stroming het hoofd te bieden. Voor het laatste pleit het feit dat de ribkwallen in experiment 2 zeer duidelijk in staat waren hun eigen hoogte te kiezen, terwijl ze in de andere twee experimenten bij hogere stroomsnelheden veel regelmatig over alle hoogtes verdeeld waren en daar dus waarschijnlijk veel passiever waren.

Dat de dieren in de experimenten 2 en 3 even goed aangepast waren, zou verder nog kunnen blijken uit het feit dat bij het begin van beide experimenten evenveel dieren op de bodem zaten.

Echter de ene mogelijkheid hoeft de andere nog niet uit te sluiten; het zou best zo kunnen zijn dat in experiment 2 de ribkwallen nog niet aan het zoutgehalte aangepast waren en zich langzamerhand (tijdens het stromingsexperiment) naar boven aan het bewegen waren, terwijl ze twee dagen later zoveel conditie te kort kwamen dat ze hun plaats in de carrousel niet meer konden handhaven en zich passief met de stroom lieten meedrijven.

Het is dus niet duidelijk of de ribkwallen op stroming reageren. Wel is waarschijnlijk dat ze hun plaats zelfs bij stroming, door actief

te zwemmen zelf kunnen bepalen.

B) Twee waarnemingen

1) Vanaf 11 mei waren de ribkwallen zo talrijk in de Waddenzee, dat ze eenvoudig met een pot uit het water geschept konden worden.

Dit garandeerde dus onbeschadigde dieren.

Een groot aantal hiervan werd gevangen en in de stilstaande carrousel gedeponneerd. Hieronder volgt het verloop van enkele tellingen gedurende twee dagen. Hierbij dient te worden vermeld dat ribkwallen niet zonder meer makkelijk te zien zijn in de carrousel en dat telfouten bij grote aantallen dieren dus onvermijdelijk zijn.

Tabel IX

Hoogte in carrousel	tijd in carrousel in uren					
	ca $\frac{1}{2}$		$3\frac{3}{4}$	10	21	46
opp.	67	81	93	107	109	83
opp - mid	14	9	13	2	3	4
midden	14	13	5	3	1	2
mid-bodem	5	6	0	0	0	1
bodem	29	19	3	6	5	29
Totaal	129	128	114	118	118	119

Duidelijk blijkt uit de twee tellingen dat na ca $\frac{1}{2}$ uur de ribkwallen nog niet alle aangepast zijn. De verdeling van de ribkwallen over de verschillende hoogtes na $3\frac{3}{4}$, 10 en 21 uur verschilt voor deze tijden vrijwel niet van elkaar. Na 46 uur gaat een deel van de ribkwallen al naar de bodem. Dit wijst erop dat de ribkwallen na twee dagen gevangenschap waarschijnlijk reeds niet meer fit zijn en dan dus

beter niet meer voor experimenten gebruikt zouden moeten worden.

2) Na het derde stromingsexperiment in de carrousel werd 's avonds toen het goed donker was, gekeken waar de ribkwallen zich bevonden. Acht ribkwallen zaten toen aan de oppervlakte, vier op de bodem. Na vijf minuten bij kunstlicht zaten er nog maar twee aan de oppervlakte en nog steeds vier op de bodem.

Dit wijst er dus misschien op dat ribkwallen bij nacht naar de oppervlakte komen en bij licht weer naar beneden gaan.

Mogelijk heeft verstoring door trillingen bij het waarnemen echter (ook) een rol gespeeld bij het weer naar beneden zwemmen toen het licht aan was.

C) De invloed van de saliniteit op het drijfvermogen

Als ribkwallen in de carrousel gedaan werden, zonken ze altijd direkt. Het was waarschijnlijk dat dit door het lage zoutgehalte van de carrousel kwam, doch in hoeverre dit een vluchtreactie van de ribkwallen was, was niet bekend. Daarom werd hier aandacht besteed aan de vraag welke veranderingen van zoutconcentratie nodig waren om een ribkwal te laten zinken of te laten stijgen.

Experiment 1

Een ribkwal die vanuit de carrousel (22,25 ‰ in water van 20 ‰ werd gedaan, dreef hierin onmiddellijk, doch begon na 22 minuten naar de bodem te zakken. Overbrenging naar 25 ‰ deed hem onmiddellijk naar de oppervlakte stijgen; de ctenae waren meteen bewegingloos en de ribkwal raakte vrijwel direkt in verval, waarbij

een slijmerige massa rondom het lichaam ontstond.

Plotselinge schommelingen van 5 ‰ kan een ribkwal dus niet verdragen.

Experiment 2

Een ribkwal die de dag tevoren gevangen was, werd vanuit de carrousel in een 100 cc maatcylinder gedaan waarin 100 cc water uit de carrousel zat. Het dier bevond zich op of vlak boven de bodem van de maatcylinder.

Na toevoeging van 1 cc water met een saliniteit van 40 ‰, dreef het dier aan de oppervlakte. Het dier was eerst redelijk actief, zwom regelmatige wat dieper en dreef daarna steeds weer naar boven. Iedere minuut werd waargenomen waar het dier zich bevond; gemiddeld per 5 minuten bleek het dier vrijwel lineair met de tijd naar beneden te zakken, zodat na drie uur de bodem was bereikt.

Toevoeging van $\frac{1}{2}$ cc zout water van 40 ‰ deed hem weer naar de oppervlakte stijgen; na $1\frac{1}{2}$ uur was hij weer op de bodem. Toevoeging van 0,2 cc zout water van 40 ‰ deed hem tot over de helft van de maatcylinder stijgen; dit komt overeen met een verhoging van de saliniteit met 0,03 ‰. Na 20 minuten was hij weer beneden.

Aan het eind van het experiment was het dier duidelijk minder actief met de ctenae en zwom het ook vrijwel niet meer actief. De volgende morgen was het dier dood.

Er was dus duidelijk met een in slechte conditie gerakend dier gewerkt. Het is daarom moeilijk te zeggen of de tijd die het dier nodig had om bij verschillende concentratieveranderingen aan het zoutgehalte aan te passen, normaal was.

Ribkwallen zijn bij hogere temperaturen veel gevoeliger voor veranderingen van het zoutgehalte (LAZAREVA, 1962).

Mogelijk is de hoge temperatuur (kamertemperatuur) dus de oorzaak geweest van de snel verslechterende conditie.

Wel werd in dit experiment duidelijk dat een verhoging van het zoutgehalte met 0,03 ‰ reeds het drijfvermogen van ribkwallen kan beïnvloeden.

Experiment 3

Een soortgelijk experiment als het vorige werd opnieuw uitgevoerd met een ribkwal die dezelfde dag nog uit de haven geschept was.

De maatcylinder werd in een groot bekerglas met water en ijs gekoeld; De temperatuur varieerde van $12\frac{1}{2}$ tot 14°C gedurende het experiment. Dit komt overeen met de temperatuur van het water in de haven.

Gedurende $4\frac{1}{2}$ uur werd iedere minuut waargenomen waar (het centrum van) de ribkwal zich bevond. Er werd begonnen met water uit de carrousel. Omdat het dier hierin aan de oppervlakte dreef, werd regelmatig aqua dest. toegevoegd, dat regelmatig gemengd werd met het zoute water door de maatcylinder af te dekken en even om te keren. Om te voorkomen dat de maatcylinder te vol werd, werd er regelmatig na menging wat water uitgegoten.

Alle waarnemingen en veranderingen zijn in figuur 9 weergegeven. In totaal werd 13,7 cc aqua dest. toegevoegd, wat het zoutgehalte volgens berekening deed dalen van 22,25 tot $19,23^{\circ}\text{‰}$.

Uit figuur 9 blijkt dat kleine hoeveelheden aqua dest. reeds invloed hadden op de ribkwal; deze zonk, afhankelijk van de

toegevoegde hoeveelheid, een stukje naar beneden, maar kon steeds weer naar de oppervlakte terug zwemmen. Nadat de eerste keer gemengd werd door de maatcylinder om te keren, bleek dat het zoete water bovenin was blijven drijven en dat het inmiddels toegevoegde zoete water (2,7 cc) gemengd geen invloed (meer) had op de plaats waar de ribkwal zich bevond. Dit was steeds het geval tot na 2.17 uur. Op dat tijdstip was zoveel zoet water toegevoegd dat de ribkwal na menging in relatief te licht water kwam en dus zonk. 10 minuten later leek hij reeds weer aangepast aan het zoutgehalte, doch dit was duidelijk nog niet helemaal het geval, want na nogmaals te mengen (na 2.39 uur), kon hij slechts na enige minuten de oppervlakte bereiken, en na toevoeging van nogmaals 2 cc water en na menging hiervan, zakte de ribkwal dieper dan ooit tevoren. Na verscheidene minuten bereikte hij de oppervlakte weer, doch dit was beslist niet door passief te drijven, maar door actief te zwemmen; enkele minuten later zakte hij weer tot bijna halverwege. Tijdens het waarnemen was duidelijk te zien dat dit zinken en niet actief zwemmen was.

Zo werd van 2.12 tot 2.17 uur in totaal 3 cc aqua dest. toegevoegd, wat overeenkomt met een verlaging van het zoutgehalte van 0,68 ‰. Hierbij bleek duidelijk dat de ribkwal na 30 minuten (2.42 uur) nog niet aan het zoutgehalte aangepast was, doch zijn zwemvermogen bleek groot genoeg te zijn om vrijwel weer direkt weer omhoog te zwemmen.

Na $1\frac{1}{2}$ uur werd het experiment hervat; de ribkwal drééf toen aan de oppervlakte, want menging bracht hierin geen verandering. Weer was hetzelfde tafereel te zien. Na toevoeging van aqua dest. gevolgd door menging, zonk de ribkwal. 4 cc water (zoutgehalte 0,88 ‰ lager) was nodig om de ribkwal naar de bodem te krijgen. Het kostte

echter 57 minuten om weer aan de oppervlakte te kunnen komen. Tevoren was hiervoor slechts enkele minuten nodig geweest. Het lijkt er dus op dat de ribkwal na 5 uur in slechtere conditie en minder actief was, en dááardoor beter zijn aanpassing aan het zoutgehalte te zien gaf.

Het experiment werd nog gedurende twee dagen voortgezet; in totaal werd nog twaalf maal 2 cc water toegevoegd, waarna het water volgens de salinometer een zoutgehalte had van $15,13^{\circ}/\text{oo}$. Aan het begin van de derde dag werd de laatste 4 cc water toegevoegd; het dier was toen redelijk actief en leek nog fit; doch deze laatste dosis water was kennelijk te veel, want het dier zakte binnen 10 minuten steeds verder naar beneden tot vlak boven de bodem. Na $4\frac{1}{2}$ uur bewoog hij niet meer. Een zoutgehalte van ca. $15^{\circ}/\text{oo}$ is dus wellicht de lethale ondergrens voor ribkwallen bij deze omstandigheden.

Overzicht van de resultaten

Verandering van het zoutgehalte van $5^{\circ}/\text{oo}$ of meer is bij kamertemperatuur onmiddellijk lethaal voor ribkwallen. Een zoutgehalte van $15^{\circ}/\text{oo}$ is mogelijk de lethale ondergrens.

Een verhoging van het zoutgehalte van $0,03^{\circ}/\text{oo}$, beïnvloedt het drijfvermogen van een nogal passieve ribkwal merkbaar.

Aanpassing aan kleinere veranderingen van zoutgehalte blijken veel korter te duren dan aan grotere veranderingen; de conditie van het dier kan hier een rol bij hebben gespeeld als bijvoorbeeld de permeabiliteit van de lichaamswand in de loop van het experiment verandert, of lekkage van zout door de mond gaat optreden.

Daling van het zoutgehalte binnen drie minuten van $0,68^{\circ}/\text{oo}$ is voldoende om een ribkwal te laten zinken, doch de zwemcapaciteit van de ribkwal is groot genoeg om de oppervlakte binnen enkele minuten

weer te kunnen bereiken. Later in het experiment, bij verlaging van het zoutgehalte van 0,88 ‰ binnen 17 minuten, is er relatief veel meer tijd nodig om de oppervlakte te kunnen bereiken. De conditie van de ribkwal kan hier de oorzaak van zijn: slechter wordende conditie zal waarschijnlijk gepaard gaan met minder zwemvermogen, waardoor het werkelijke drijfvermogen beter zichtbaar kan worden.

Dit hoeft niet in strijd te zijn met de hierboven genoemde mogelijkheid dat de ribkwal in een slechtere conditie zich sneller aanpast aan variatie van het zoutgehalte, daar in dat experiment met een veel passievere ribkwal werd gewerkt, en verandering van zwemvermogen daar dus een veel geringere rol moet hebben gespeeld.

Conclusie

Het drijfvermogen van ribkwallen wordt reeds beïnvloed door verandering van het zoutgehalte van 0,03 ‰. Het zwemvermogen van een waarschijnlijk in goede conditie verkerende ribkwal is zo groot, dat een ribkwal door veel grotere schommelingen van het zoutgehalte (0,68 ‰) niet van zijn plaats gedreven hoeft te worden.

Hierdoor en door het grote verschil in conditie van de proefdieren, kon niet duidelijk bepaald worden hoelang het duurde voordat ribkwallen aan bepaalde veranderingen van het zoutgehalte aangepast waren; een aanpassingstijd van minstens 57 minuten voor een verschil in zoutgehalte van 0,88 ‰, leek het betrouwbaarste gegeven.

D) De snelheid van zoutopname en -afgifte

In het vorige was gebleken dat een ribkwal die in relatief licht water zat, zich toch goed op een constante hoogte kon handhaven door

aktief te zwemmen. Wel werd duidelijk dat veranderingen in zoutgehalte gecompenseerd konden worden door aktief te zwemmen, maar er kon niet bepaald worden welke tijd nodig was om het s.g. van de ribkwal aan dat van het water aan te passen.

Daarom werd getracht m.b.v. een osmometer de osmotische waarde van het lichaamsvocht van de ribkwallen te meten op verschillende tijden na verandering van het zoutgehalte van het water waar de ribkwallen in zaten.

De osmotische waarde van het lichaamsvocht van de ribkwallen werd gemeten door een afgedroogde ribkwal in een geslopen buisje met bijpassende cylinder fijn te persen en van dit sap de vriespuntsdaling in de osmometer te bepalen.

Het voordeel van de osmometer is dat deze aan 0,2 cc sap voldoende heeft om een meting te kunnen verrichten. Het nadeel echter is dat deze een onnauwkeurigheid van ongeveer $\frac{1}{2}^0/100$ heeft. Dit ligt in de orde van grootte waar in vorige experimenten het zoutgehalte mee werd gevarieerd. De osmometer was dus te ongevoelig om dergelijke kleine verschillen in zoutgehalte mee aan te tonen.

Wel kon worden aangetoond dat binnen de genoemde nauwkeurigheidsgrens, de osmotische waarde van het water waarin de ribkwallen zaten, gelijk was aan die van het lichaamssap van de ribkwallen zelf. De ribkwallen waren dus iso-osmotisch ten opzichte van hun milieu.

Bespreking van de resultaten van het experimentele onderzoek

In experimenten met de carrousel kon slechts één keer aangetoond worden dat ribkwallen bij hogere stroomsnelheden naar boven zwemmen. In hoofdstuk B werd aangetoond dat na ca. een half uur de meeste pas

gevangen ribkwallen aan de oppervlakte zaten, doch uit hoofdstuk C bleek dat, mits de dieren maar in goede conditie waren, zij door aktief te zwemmen het gemis aan drijfvermogen goed konden compenseren. De in hoofdstuk B aan de oppervlakte zittende ribkwallen hoeven dus nog niet aan het zoutgehalte aangepast te zijn.

In hoofdstuk C werd duidelijk dat later in het experiment, bij waarschijnlijk verminderde aktiviteit, veel meer tijd nodig was om de oppervlakte te bereiken dan in het begin; aanpassing aan het zoutgehalte is waarschijnlijk het beste te zien bij geringe aktiviteit; daarom is de 57 minuten die de ribkwal nodig had om aan de oppervlakte te komen bij een verandering van het zoutgehalte van $0,88 \text{ }^{\circ}/\text{oo}$, waarschijnlijk de minimale aanpassingstijd voor die concentratieverandering. Helaas kon door gebrek aan de juiste apparatuur niet precies gemeten worden hoelang het duurt voordat ribkwallen iso-osmotisch zijn bij verandering van het zoutgehalte van het water waar ze in zitten. Er kan dus niet aangetoond worden dat de ribkwallen tijdens het tweede experiment met de carrousel aan het zoutgehalte aangepast waren. Daardoor blijft het onzeker of de ribkwallen tijdens dit experiment beter aangepast werden en misschien daardoor effectiever naar boven gingen zwemmen.

Vergelijken we de aanpassingstijd in dit experiment ($1\frac{1}{4}$ uur voor een verschil in zoutgehalte van $3,55 \text{ }^{\circ}/\text{oo}$) met de 57 minuten die waarschijnlijk minstens nodig waren om aan een verschil van $0,88 \text{ }^{\circ}/\text{oo}$ aan te passen, dan lijkt het waarschijnlijk dat de ribkwallen in het experiment met de carrousel na $1\frac{1}{4}$ uur inderdaad nog niet aangepast waren. Wel werd uit hoofdstuk B duidelijk dat de ribkwallen na twee dagen in gevangenschap te hebben gezet, naar de bodem zakten en dan dus waarschijnlijk in slechte conditie geraken. Het is dus zeer

waarschijnlijk dat in het eerste, derde en vierde experiment met de carroussel met minder aktieve dieren werd gewerkt, die dan uiteraard minder hun eigen weg konden bepalen dan in het tweede experiment.

Alhoewel dus uit één experiment bleek dat vertikale migratie van ribkwallen door stroming beïnvloed wordt, waren er ook aanwijzingen dat de gevonden migratie niet (alleen) door stroming veroorzaakt zou zijn.

V. Slotbeschouwing

Tijdens de hier uitgevoerde proeven bleek een onrustig wateroppervlak bij harde stroming de ribkwallen te verstoren, waardoor ze naar beneden zwommen.

Het zoutgehalte kan op zee aan de oppervlakte veel sterker schommelen dan bij diepere lagen. De variatie bedroeg maximaal zelfs 3 ‰. In de proeven was een plotselinge variatie van het zoutgehalte van 5 ‰ zelfs lethaal. Verder zal het drijfvermogen bij zo'n sterke schommeling sterk aangetast worden, want 0,03 ‰ verschil in zoutgehalte beïnvloedde het drijfvermogen van een passieve ribkwal reeds merkbaar. Tijdens de vaartochten op de Noordzee was gebleken dat grote aantallen ribkwallen aan de oppervlakte nooit voorkwamen; er kunnen vele redenen zijn waarom ribkwallen meer in de diepere lagen van de zee zitten; het onrustige wateroppervlak en de grote zoutvariatie aan de oppervlakte kunnen er twee van zijn.

In dit onderzoek zijn aanwijzingen verkregen dat stroming van invloed kan zijn op het gedrag van ribkwallen. Eveneens experimenteel werd er een aanwijzing gevonden dat het licht een rol zou kunnen spelen; ook bij de vaartochten waren de grootste aantallen ribkwallen

aan de oppervlakte steeds 's nachts gevangen.

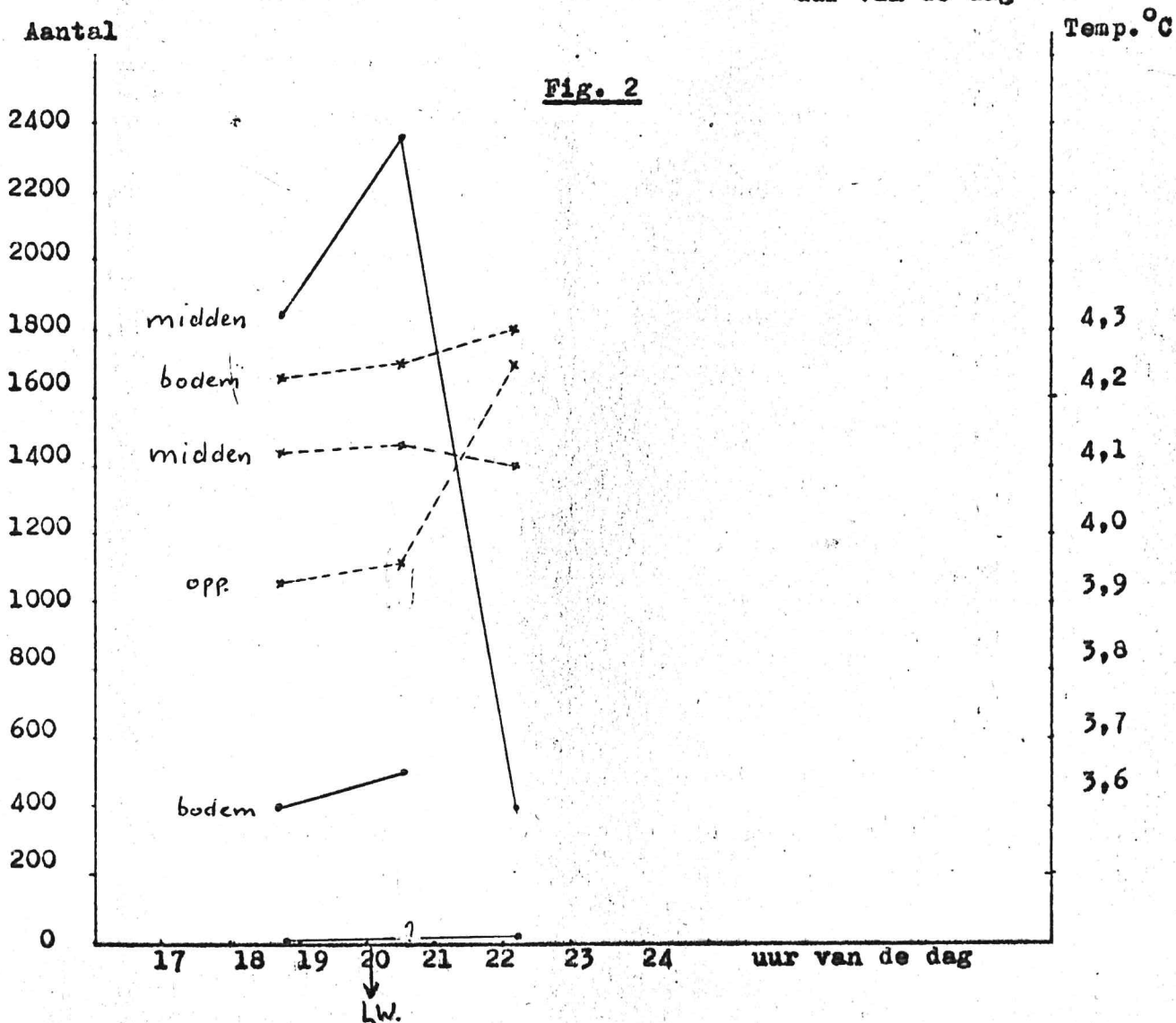
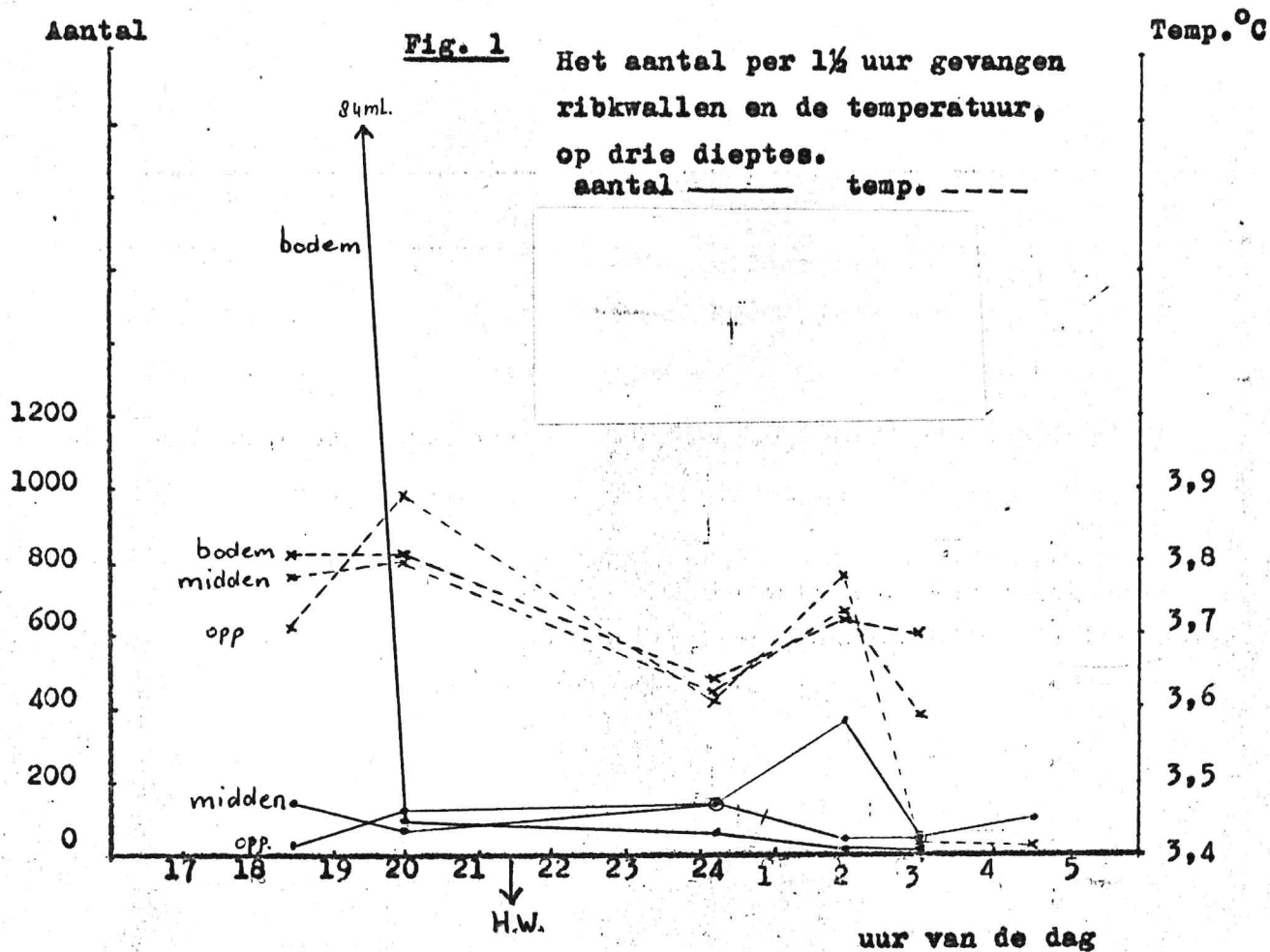
Het zoutgehalte van het water bleek grote invloed te hebben op het drijfvermogen van ribkwallen; door actief te zwemmen, bleken ribkwallen gemis aan drijfvermogen goed te kunnen opvangen. Het blijft echter de vraag of ribkwallen door aanpassing aan het zoutgehalte én door actief te zwemmen hun diepte in de zee zelf kunnen bepalen.

Zo bleven er over de invloed van de verschillende factoren een aantal vragen over die vooral door bemonstering op zee opgelost zullen moeten worden.

In de toekomst (1971 ?) is bij het N.I.O.Z. een zeewaardig schip gepland, waarmee de factoren die in het experimentele gedeelte van dit onderzoek van belang leken, onderzocht zullen kunnen worden op de manier zoals dat bij dit onderzoek de bedoeling was geweest. Maar daarnaast kan de migratie van ribkwallen experimenteel benaderd worden. Het beste is dan te wachten tot de ribkwallen in grote getale aanwezig zijn, omstreeks de maand mei, waardoor ze onbeschadigd met de hand gevangen kunnen worden. Als er dan vooral aandacht aan geschonken wordt dat het zoutgehalte van het water waarmee gewerkt wordt niet verschilt met dat van het zeewater waarin de dieren zitten als ze gevangen worden, dan zullen met ribkwallen die in goede conditie verkeren en met omstandigheden waaraan de dieren reeds zijn aangepast, betrouwbare resultaten verkregen moeten worden.

V. Literatuur

- HYMAN, L.H., 1940. The Invertebrates, Vol. 1: 622-696
- LAZAREVA, L.P., 1962. Nekotorye voprosy ekologii chernomorskogo grebnevika Pleurobrachia pileus O.F. Muller. - Voprosy ekologii, Vysshaya Shkola: Moscow. 5: 113-115.
Referat. Zhur., Biol., 1962 no. 19Zh4● (translation).
- KAMSHILOV, M.M., 1964. Svetochuvstvitel'nost' pigmentnykh kletok Beroë cucumis Fabr. - Tr. Murmanskogo Biol. Inst. 59: 61-62.
REF ZH Biol. 1964, no. 7D64 (translation).
- KARANDEEVA, O.G., 1966. Protsessy, obespechivayushchie osmoregulyatsiyu u vodnykh bespozvonochnykh. - Fiziologiya morskikh zhivotnykh. Nauka; Moscow. 176-232.
Ref. ZH Biol. 1966, no. 11D363 (translation).
- KÜKENTHAL, W. & Th. KRUMBACH, 1931. Handbuch der Zoologie, Bd. I, 905-995.
- RICE, A.L., 1964. Observations on the effects of changes of hydrostatic pressure on the behaviour of some marine animals. - J. Mar. Biol. Ass. U.K. 44: 163-175.



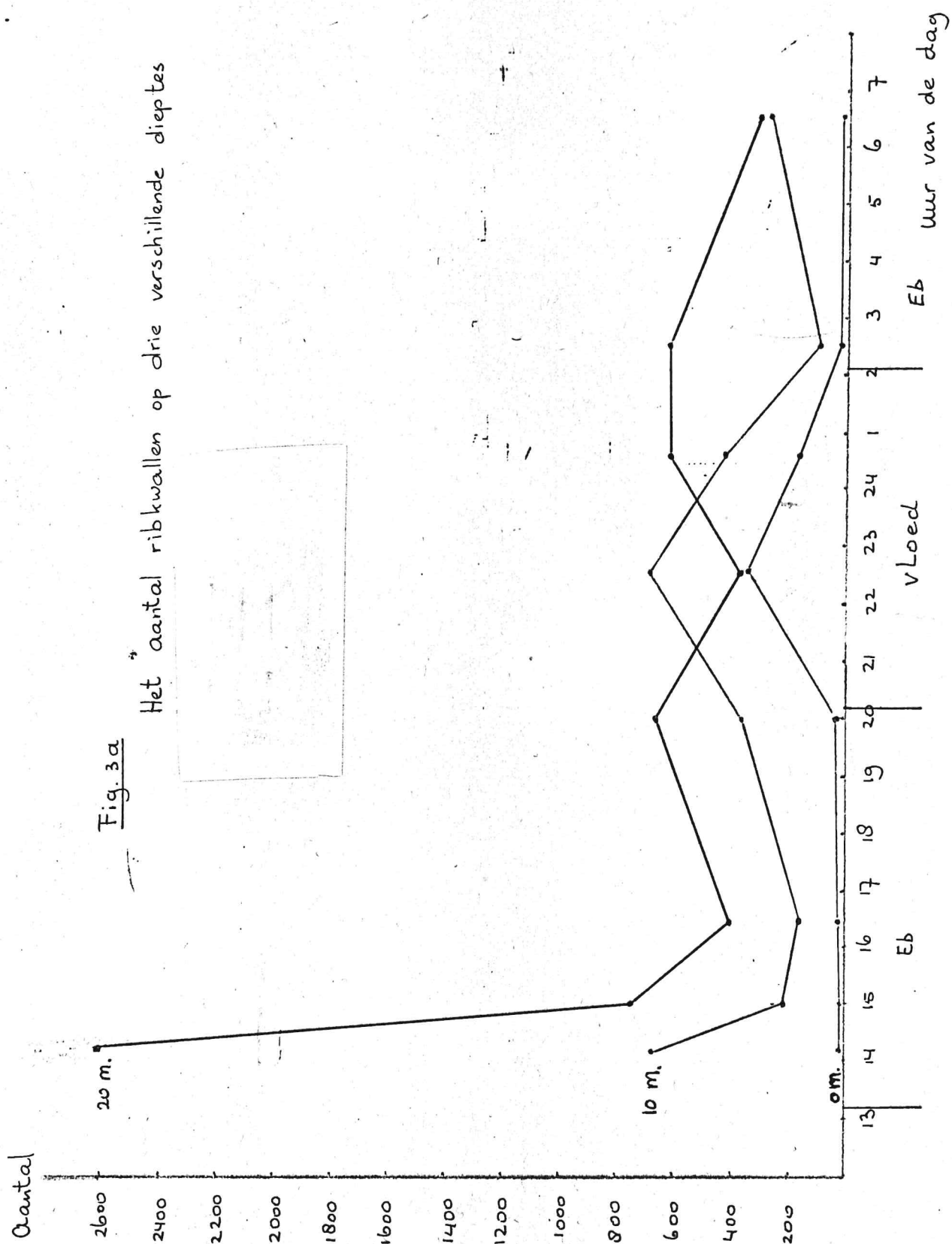


Fig 3 b

Het verloop van de temperatuur en het
zoutgehalte op drie verschillende dieptes

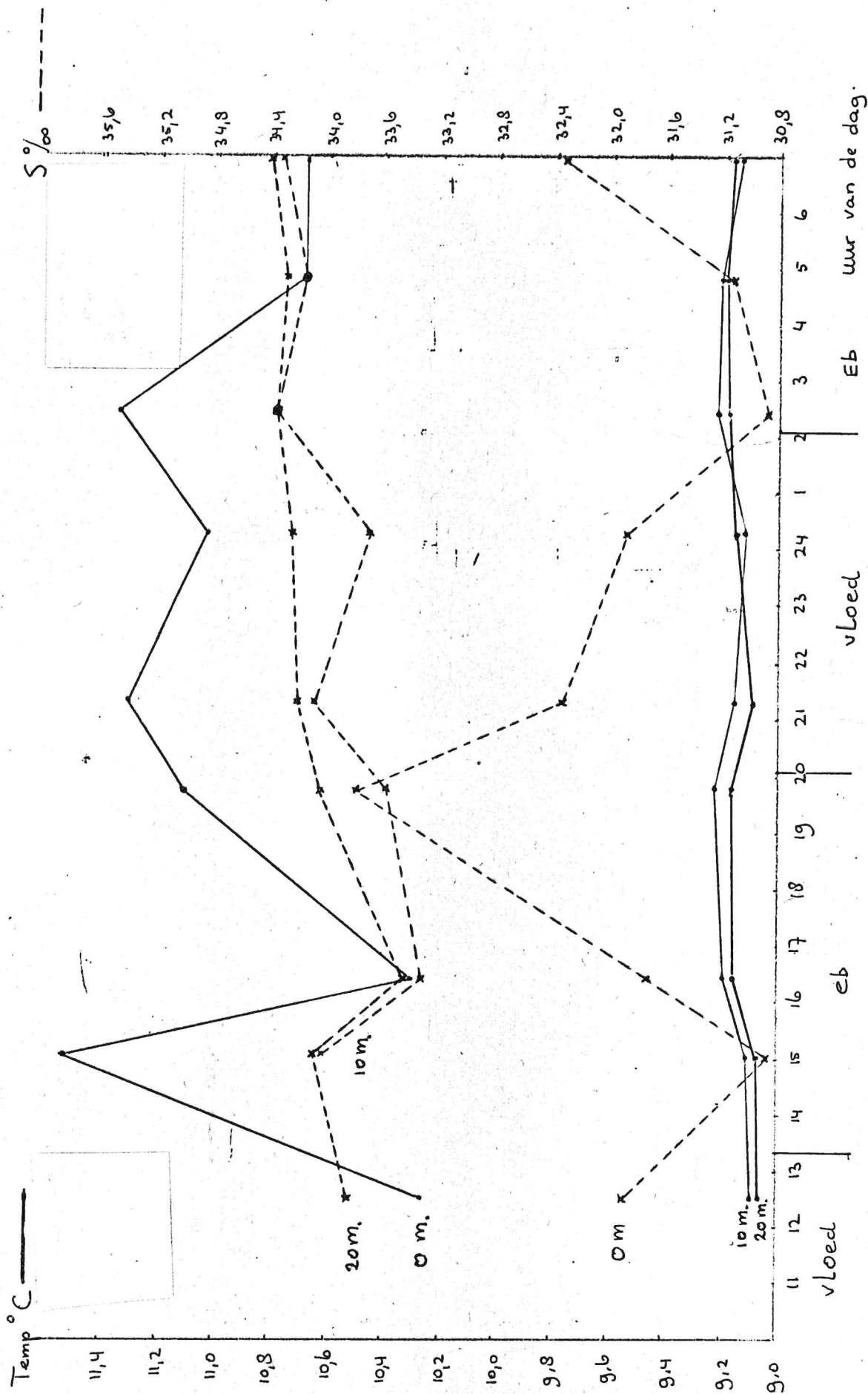
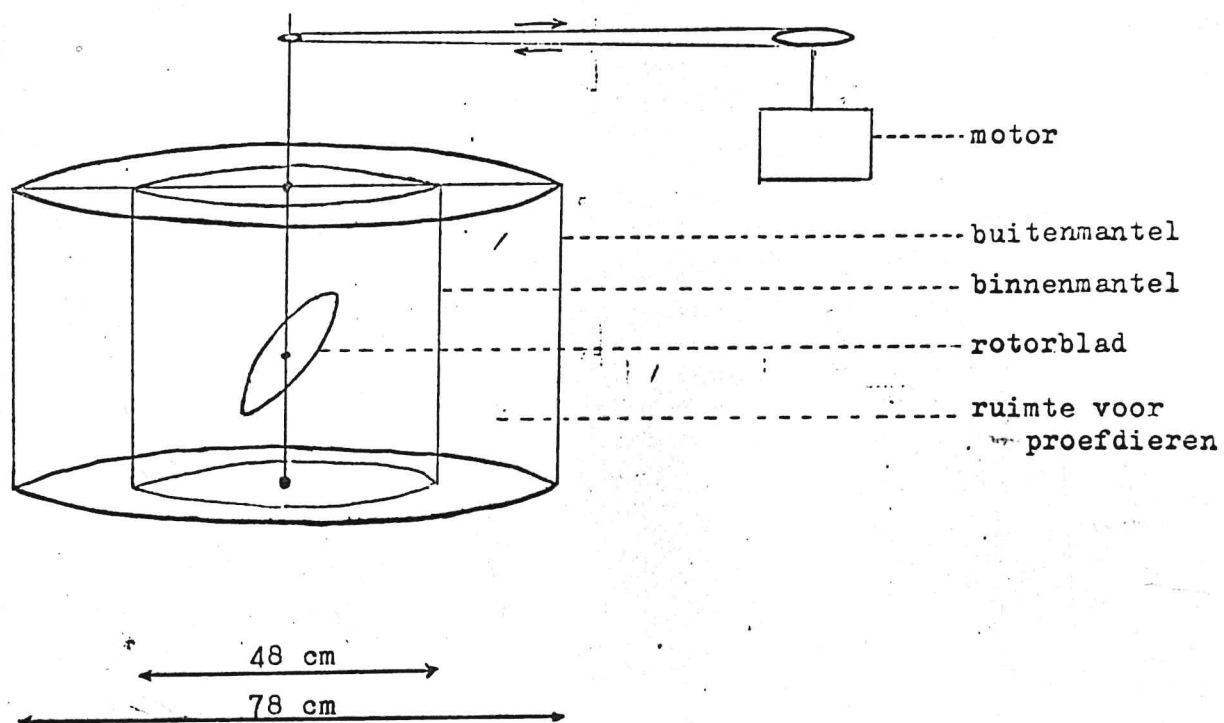


Fig. 4 Carrousel

a)



b)

structuur van
binnenmantel
($\frac{1}{2}$ x ware grootte)

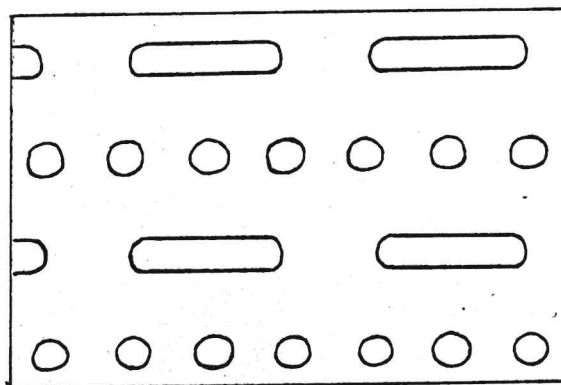


Fig. 5 Het aantal ribkwallen op verschillende hoogtes in de carrousel, bij verschillende draaisnelheden.

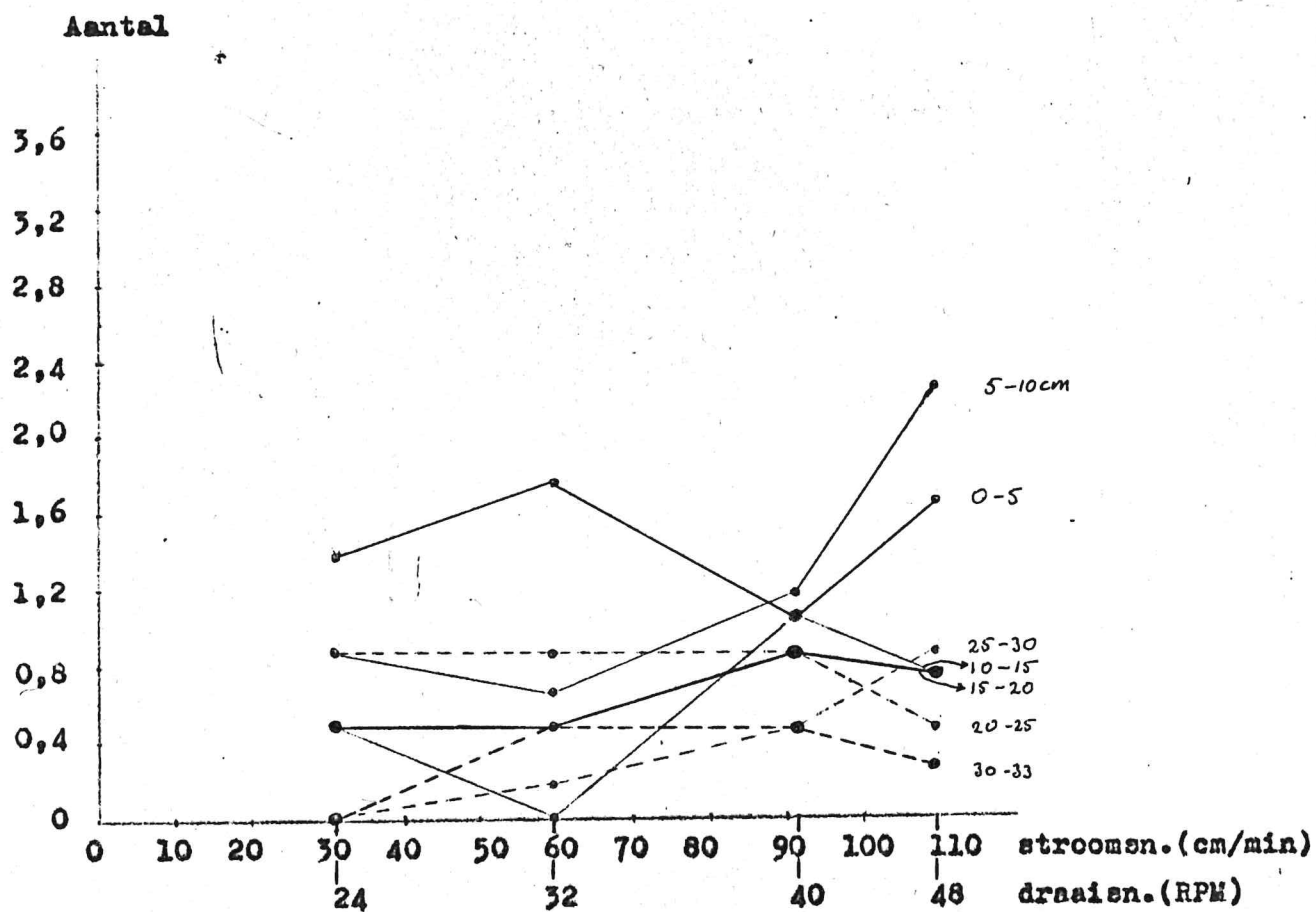


Fig. 6

Het aantal ribkwallen op verschillende hoogtes in de carrousel, bij verschillende stroomsnelheden.

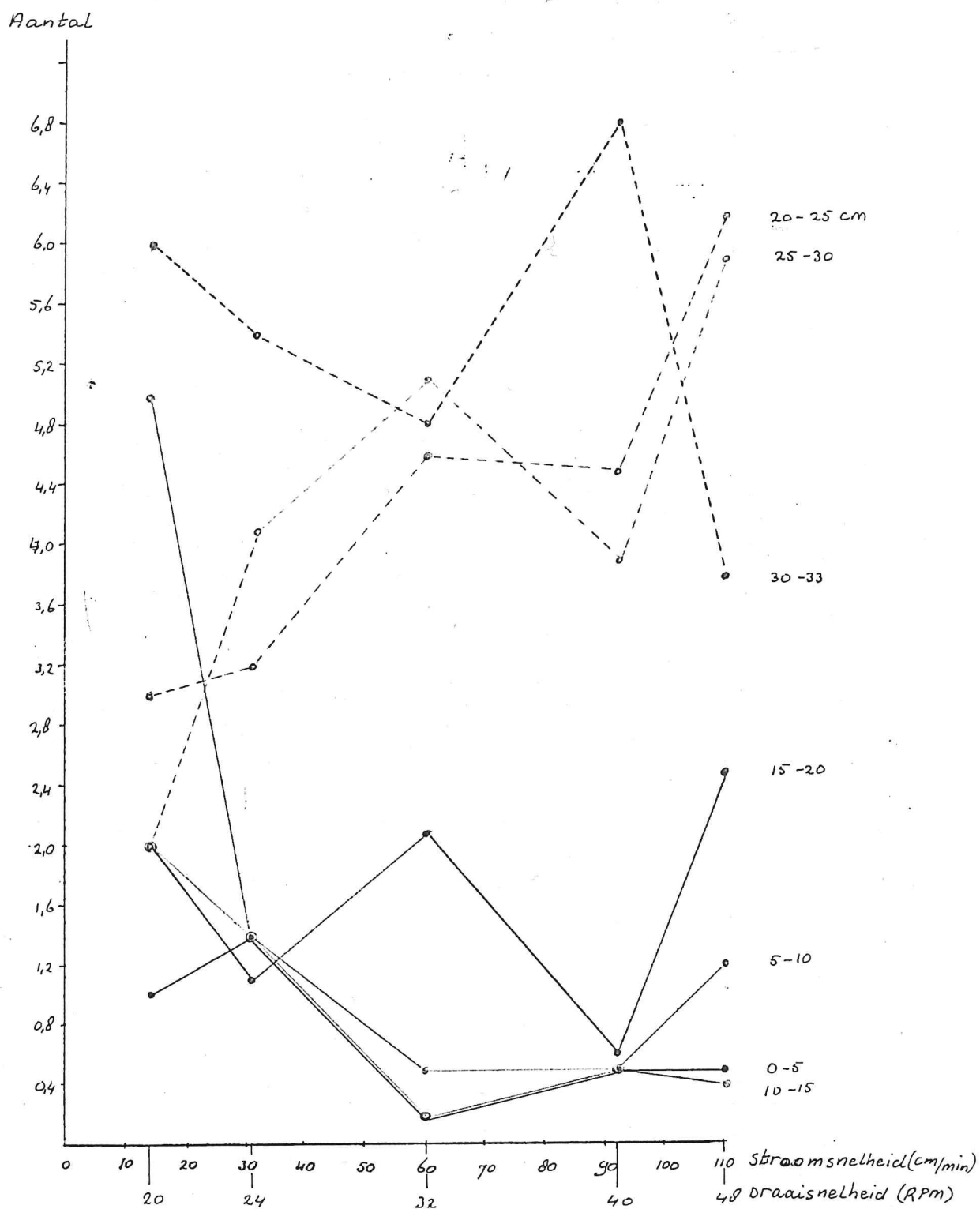


Fig.7a Het aantal ribkwallen op verschillende hoogtes in de carrousel, bij verschillende stroomsnelheden (eerste serie waarnemingen voor iedere snelheid).

Aanta 1

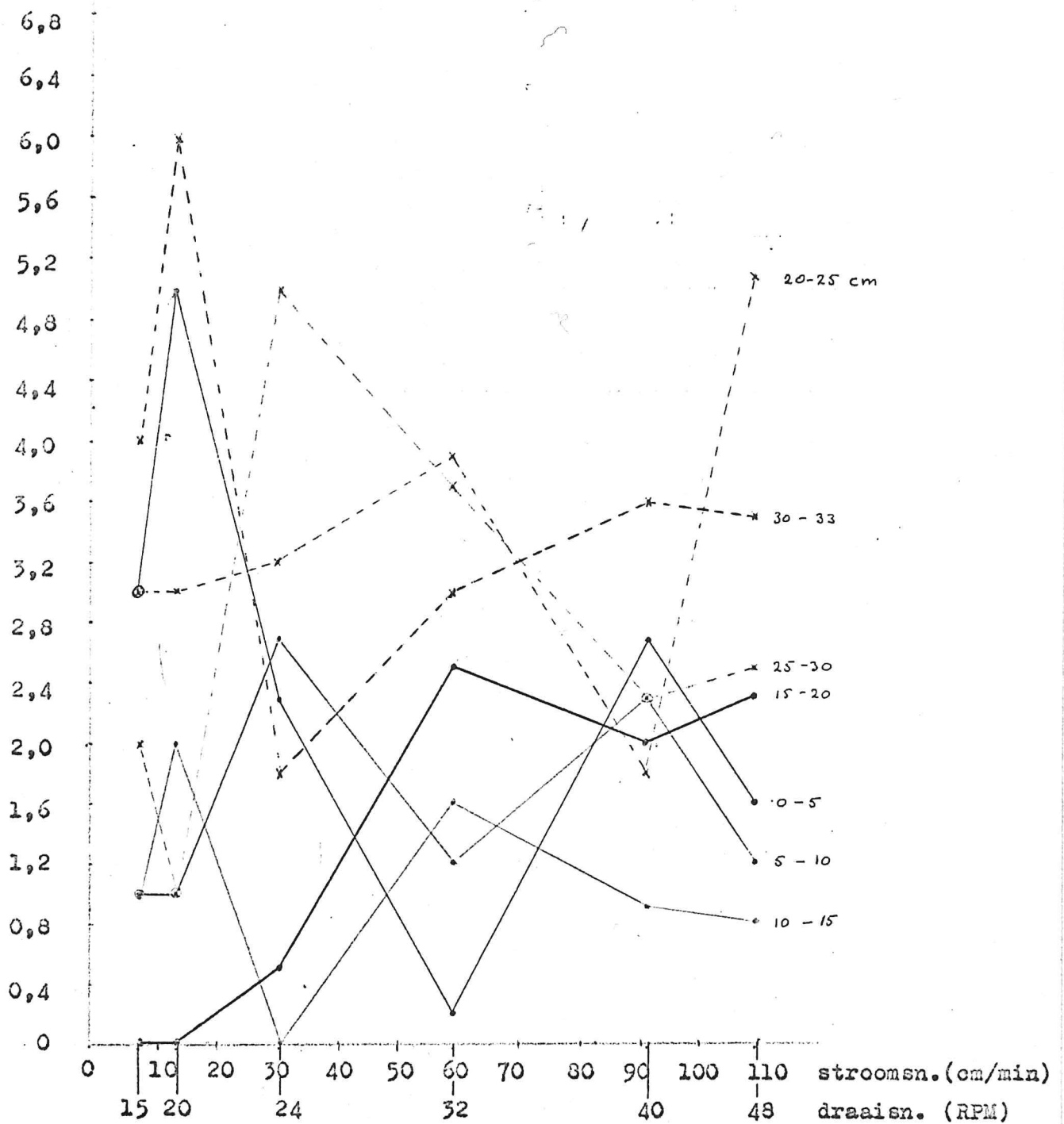


Fig. 7b

Het aantal ribkwallen op verschillende hoogtes in de carrousel, bij verschillende stroomsnelheden (tweede serie waarnemingen voor iedere snelheid).

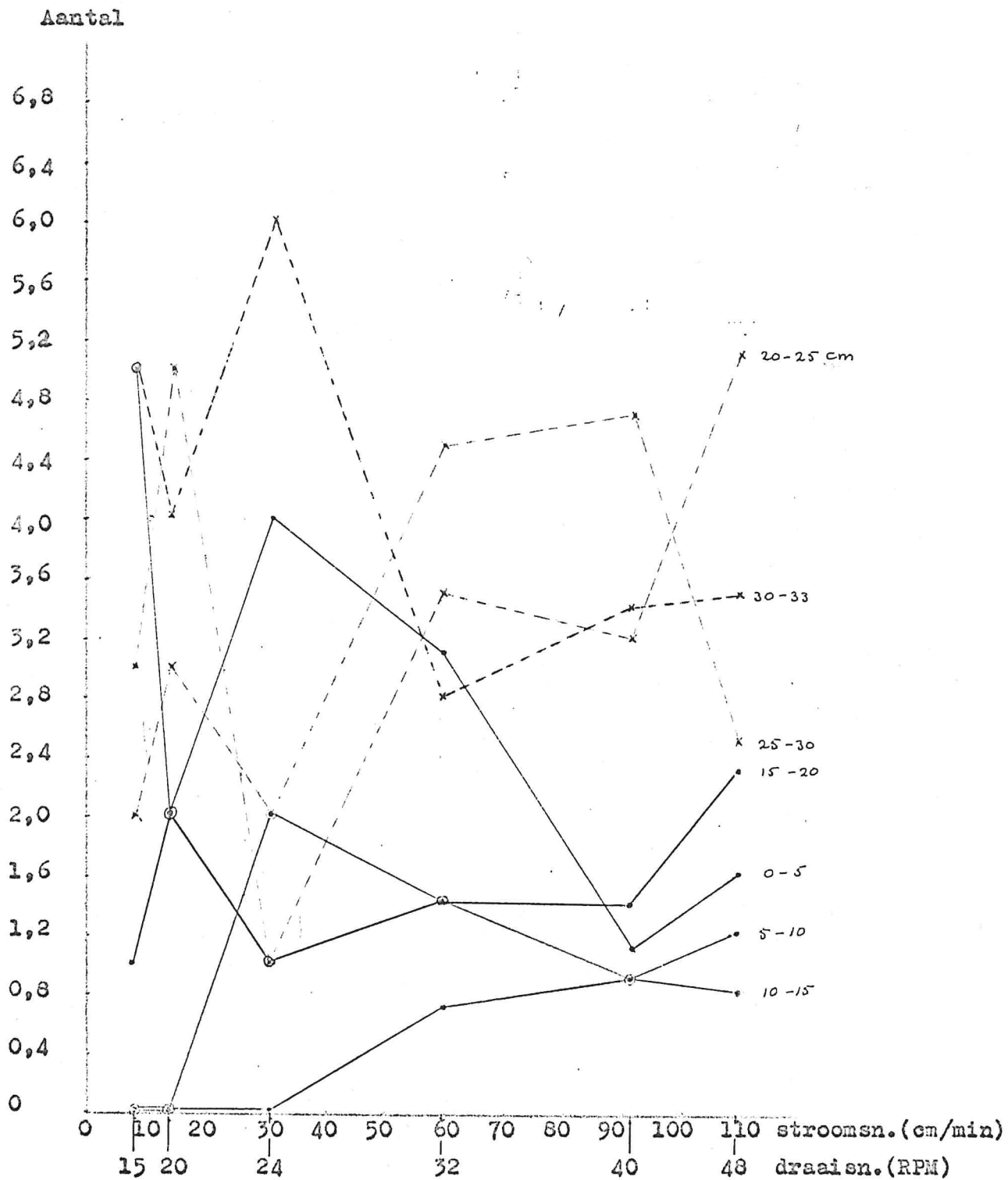
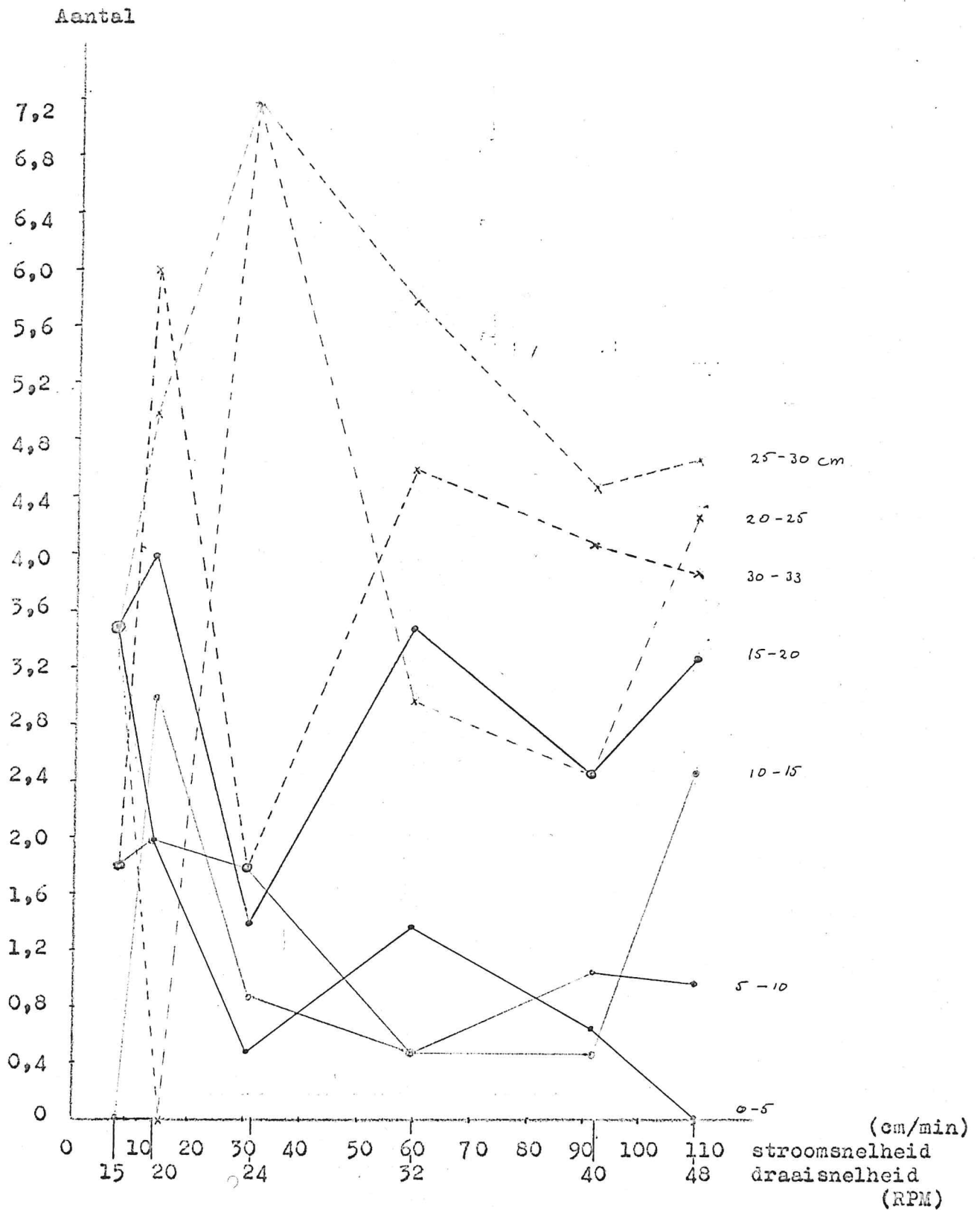


Fig. 8

Het aantal ribkwallen op verschillende hoogtes in de carrousel, bij verschillende stroomsnelheden.



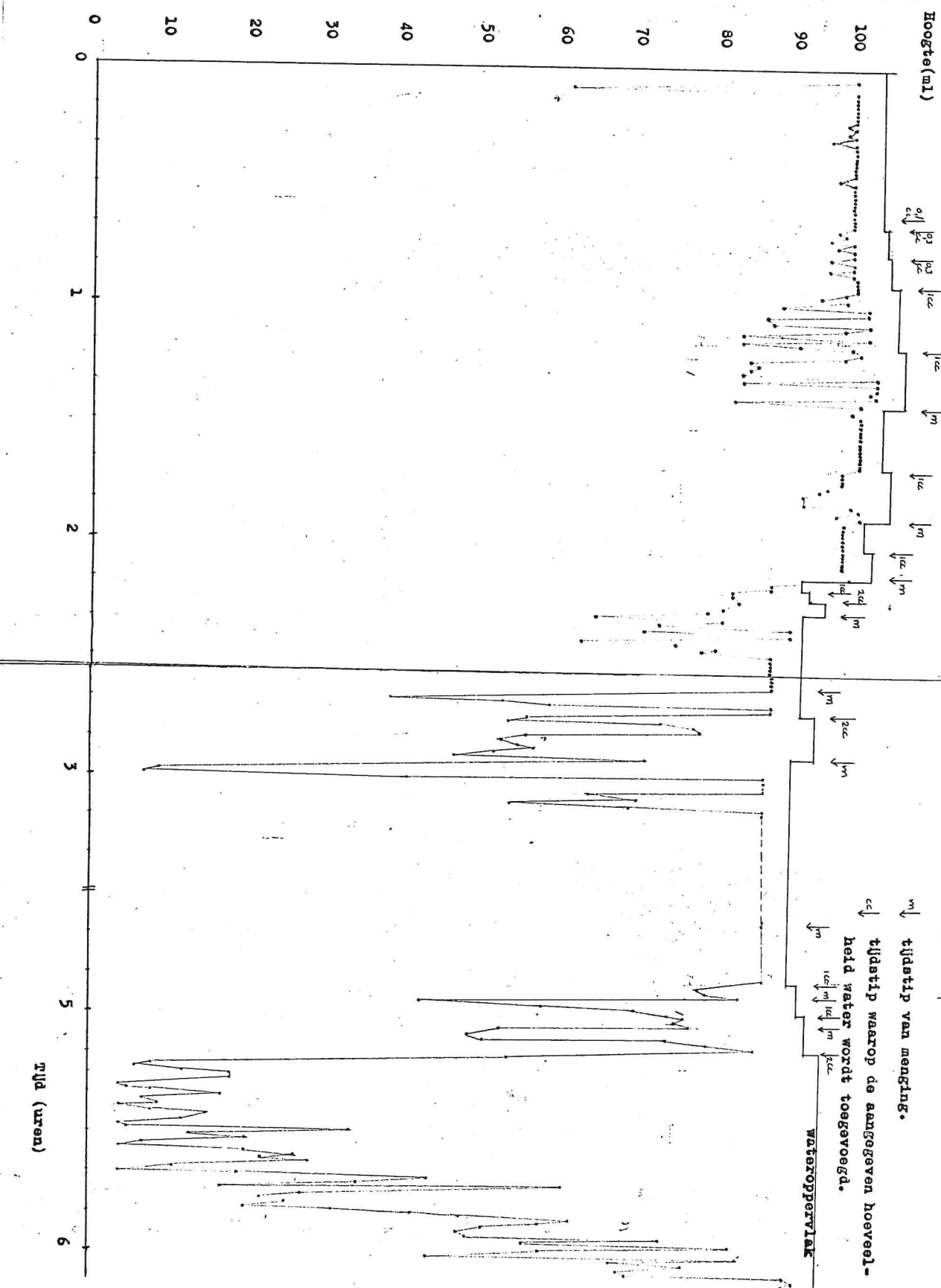


Fig. 2 De plaats van een ribkwal in een 100 cc masteylinder (uitgedrukt in ml.) onder invloed van aqua dest. dat toegevoegd wordt, uitgeret tegen de tijd.