

DE BESCHERMING VAN COMMENSALE
POMACENTRIDAE TEGEN HET NETELLEN
VAN HUN GASTHEREN
EEN LITERATUURSOVERZICHT

door

André A. DHONDT

Laboratorium voor Oecologie der Dieren, Zoögeografie en Natuurbehoud
Rijksuniversiteit Gent - Dir. Prof. Dr. J. Hublé

INLEIDING

Reeds in 1868 beschreef Collingwood dat kleine, helder gekleurde visjes samen leven met heftig netelende reuzenzeeanemonen. De samenleving van deze anemoonvissen (Pomacentridae) en zeeanemonen (genera *Stoichactis*, *Radianthus*, *Discosoma*, e.a.) heeft reeds vele onderzoekers geboeid.

Over de aard van de samenleving is men het oneens : de meeste auteurs spreken van mutualisme (= symbiose s.s.), waarbij beide partners voordeel hebben aan de samenleving. De vis wordt tegen roofvijanden beschermd door de netelende tentakelkrans van de anemoon. Dit is experimenteel verschillende malen aangetoond, zowel in aquaria als in natuurlijke omstandigheden (SLUITER, 1888 ; VERWEY, 1930 ; EIBL-EIBESFELDT, 1960 ; MARISCAL, 1970a). Een aantal mogelijke voordelen voor de anemoon werden geopperd, maar volgens mij is geen enkele werkelijk bewezen, zodat ik meen dat mutualisme niet is aangetoond. We moeten dus voorlopig besluiten tot commensalisme, waarbij één der partners voordeel heeft aan de samenleving, de ander geen nadeel ondervindt (cf. DHONDT, 1971).

In deze bijdrage wil ik een overzicht geven van de hypothesen die werden opgesteld om te verklaren hoe het komt dat anemoonvissen, in tegenstelling tot andere rifvissen, blijkbaar ongehinderd tussen de van netelcellen voorziene tentakels van de zeeanemonen kunnen vertoeven. De netelkapsels bevatten immers giftstoffen die een verlamme uitwerking hebben op vissen die massaal geneteld werden.

DE IMMUNITEITSHYPOTHESE

Verwey (1930) poogde, als eerste, dit probleem op te lossen. Naar analogie met de resultaten van CANTACUZ`ME en COSMOVICI (1925) meende hij dat de vissen immuun werden tegen het gif van de nematocysten door regelmatig stukken tentakel op te eten (p. 329).

Deze auteurs hadden experimenteel aangetoond dat de heremijtkreeft *Eupagurus prideauxi* bestand was tegen het gif van de anemoon *Adamsia palliata* die op haar schelp leeft. Hiertoe gingen ze als volgt te werk. Uit tentakels van de anemoon extraheerden ze gif en spoten hiermee zowel *E. prideauxi* en *E. bernhardi* als *Carcinus maenas* in. Enkel *E. prideauxi* bleef in leven. In een tweede reeks experimenten voegden ze aan het extract uit de tentakels van de anemoon bloedserum toe van beide soorten heremijtkreeften en spoten hiermee krabben in. De reeks waarin serum van *E. bernhardi* was toegevoegd stierf aan dezelfde symptomen als in de eerste reeks experimenten, terwijl de andere proefdieren die werden ingespoten met anemoonextract waarbij serum van *E. prideauxi* was toegevoegd in leven bleven. Dit laat veronderstellen dat een antitoxine in het bloed van *E. prideauxi* aanwezig is dat de gifstof in het extract van *Adamsia palliata* neutraliseert.

Dergelijke experimenten werden nog niet met anemoonvissen gedaan om een eventuele immuniteit tegen het gif van hun gastheren te onderzoeken.

Wel deed VERWEY proeven die hij moeilijk, in het kader van zijn immuniteitshypothese, kon interpreteren. Gezien hij dacht dat de vermeende immuniteit veroorzaakt werd door het regelmatig opeten van netelcellen samen met stukken tentakel en mucus, isoleerde hij vissen gedurende langere tijd (tot 176 dagen), en bracht ze dan terug bij zeeanemonen. Tot zijn verbazing hadden ze blijkbaar hun «immuniteit» niet verloren, wat hem doet besluiten dat vissen blijkbaar geen ononderbroken contact met hun anemoon nodig hebben om immuun te blijven. Toch meent hij dat de alternatieve hypothese als zou immuniteit erfelijk zijn door 176 dagen isolatie in een aquarium nog niet beezen is.

GUDGER (1946) neemt in een overzichtsartikel Verwey's konklusies over : «From this one may draw the fair conclusion that the damselfishes, by feeding on their hosts' tentacles laden with poison cells, immunize themselves». Gudger meent echter dat formeel bewijs nog moet gebracht worden door gecontroleerde experimenten (*op. cit.*, p. 76).

HET BELANG VAN HET GEDRAG DER COMMENSALE POMACENTRIDEN

GOHAR (1948) stelde vast dat wanneer een vis voor het eerst met een anemoon in contact komt hij wel wordt geneteld, en pas nadat hij een

aanpassingsproces heeft doorgemaakt zich tussen de tentakels kan ophouden. Dit werd door alle recente auteurs bevestigd.

Bij het begin van dit aanpassingsproces knabbelt de vis voorzichtig aan een tentakelspits (fig. 1a), wordt hierbij geneteld en zwemt achteruit. Dat hij geneteld wordt kan men natuurlijk niet rechtstreeks waarnemen maar dit kan daaruit afgeleid worden dat de tentakels aan de achteruitzwemmende vis blijven vastkleven en derhalve een eindje worden meegetrokken. Geleidelijk zal de vis de anemoon steeds frekwenter benaderen en vooral met de keel, evenals met de vinnen de tentakels voorzichtig aanraken, geneteld worden en achteruitzwemmen (fig. 1b-d). Na enige tijd blijven de tentakels minder aan de vis kleven. Wanneer de vis uiteindelijk volledig is « aangepast » kan hij, zonder geneteld te worden (d.i. zonder dat de tentakels aan zijn lichaam blijven kleven) in de tentakelkrans van de anemoon bewegen. Fundamenteel bij dit gewenningsproces is (1) dat de anemoonvis zeer voorzichtig blijft en geen plotse vluchtreactie vertoont en (2) steeds opnieuw naar de anemoon toezwemt. Andere vissoorten daarentegen die geneteld worden reageren heftig, waardoor ze nog meer geneteld worden en indien ze zich kunnen vrijmaken blijven ze nadien zorgvuldig buiten het bereik van de tentakelkrans. De vraag die nu dient beantwoord is wat verandert gedurende het gewenningsproces.

Gohar meende dat de anemoon haar vis individueel leert herkennen door zijn beweginswijze. Een vis die tegen de tentakelkrans wordt geduwd wordt opgegeten.

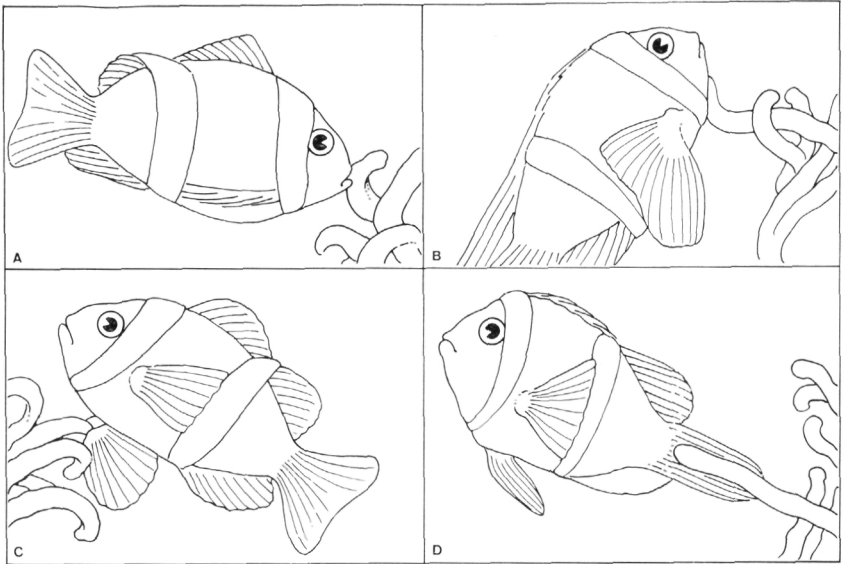
Ook KOENIG (1960) denkt dat het hier een gewenning van beide partners aan elkaar betreft en stelt vast dat een anemoon die nooit bewoond werd elke vis zal netelen onafgezien van het feit dat deze vroeger al dan niet in een anemoon leefde.

HACKINGER (1959) meent eveneens dat het normale gedrag van de vis deze beschermt tegen neteling.

De konklusies van deze auteurs worden echter tegengesproken door experimenten.

EXPERIMENTELE BENADERINGEN

Het duurde tot 1958 vooraleer een publikatie verscheen die een experimentele aanpak van het probleem beschreef. DAVENPORT en NORRIS (1958) werkten in aquaria met één *Stoichactis* sp. anemoon en een aantal exemplaren van *Amphiprion percula*. Wanneer ze van een geadapteerde vis het lichaam met een scalpel zorgvuldig schraapten dan zwom de vis gewoon terug naar zijn anemoon maar werd door de tentakels gevangen. Sneden ze een geadapteerde *Amphiprion* in stukken en legden ze de huid



Verschillende stadia uit het aanpassingsproces van een anemoonvis aan zijn gastheer : voorzichtig knabbelen aan een tentakelspits (a), aanraken van de tentakels met de keel (b), borstvinnen (c) en staartvin (d).

Vooral in de laatste figuur is het duidelijk hoe de tentakel aan de anemoonvis blijft kleven wanneer deze achteruit zwemt.

Different steps in the acclimatisation process of a damselfish to its host : nibbling of the tentacles (a), touching of the tentacles with throat (b), and fins (c, d).

Figuren getekend naar foto's uit MARISCAL, 1970 b (fig. a en c) en uit SCHLICHTER, 1968 (fig. b en d).

van deze vis op de tentakels dan veroorzaakte dit geen reactie wanneer slechts de buitenzijde van de huid met de tentakels in contact kwam, maar veroorzaakte wel een vangreactie wanneer de binnenzijde met de tentakels in contact kwam. Ook een stuk spier van de vis werd opgegeten.

Werd een stukje plastic, dat zelf slechts een zeer zwakke vangreactie van de anemoon induceerde met mucus van een geadapteerde vis bedekt dan veroorzaakte dit helemaal geen reactie ; mucus van een andere soort induceerde een heftige vangreactie, mucus van *Amphiprion* na verwarming tot 100° slechts een zwakke reactie (even sterk als van zuiver stukje plastic).

Hieruit kan men afleiden dat in of op de mucus van een geadapteerde *Amphiprion* een thermolabile stof aanwezig is waardoor de anemoon niet al netelend reageert. Davenport en Norris menen hieruit nog veel meer te mogen afleiden. Ze denken dat hun experimenten aantonen dat in de huid van de vis gedurende de gewenning een stof wordt gevormd of

geactiveerd die de vis tegen de anemoon beschermt doordat de drempelwaarde voor de ontlading der cnidoblasten op mechanische prikkels verhoogt en ook dat een « physiological barrier » ontstaat tussen vis en anemoon, anders gezegd dat de anemoon een leerproces zou doormaken (DAVENPORT 1966 ; GOHAR, *op. cit.*, opperde ook de mogelijkheid dat de anemoon zijn gast individueel zou leren herkennen).

Dit laatste punt werd door een aantal auteurs verder uitgediept. Het zou inderdaad bijzonder interessant zijn te kunnen aantonen dat een coelenteraat, die, evolutief gezien een vrij primitieve groep is, een leerproces zou kunnen doormaken.

BLÖSCH (1961, 1965) meent op basis van aquariumproeven dat het gewenningsproces als gevolg zou hebben dat de anemoon physiologische veranderingen ondergaat. Blösch's konklusies dienen echter verworpen gezien hij ernstige methodische fouten maakte doordat hij met verschillende soorten anemonen door elkaar werkte terwijl later bleek (SCHLICHTER, 1968) dat de « prikkelbaarheid » van de anemoonsoorten ongelijk is. Bovendien zou dit veronderstellen dat de ontlading der cnidoblasten centraal zou geregeld worden wat voor het ogenblik nog moeilijk aan te nemen is gezien een eventuele innervatie van cnidoblasten bij deze zeeanemonen nog dient aangetoond te worden.

GRAEFE (1963, 1964) voerde een reeks experimenten uit in de Rode Zee waaruit hij afleidde dat het zwaartepunt van de gewenning bij de anemoon en niet bij de vis zou liggen. De anemoon zou reageren op een zekere hoeveelheid mechanische prikkeling. Bracht hij een grote vis in een anemoon van dezelfde soort waarin een kleinere *Amphiprion* leefde dan werd de grote vis onmiddellijk door de tentakels gegrepen. Bracht hij een kleinere vis in een door een grotere vis bewoonde anemoon dan werd de kleinere niet door de tentakels gevat.

Bracht Graefe echter kleine exemplaren van niet-anemoonvissen binnen de tentakelkrans van *Antheopsis* exemplaren dan werden ze wel gevangen en opgegeten. Hieruit dient gekonkludeerd dat ook een chemische factor in de huid van de anemoonvis een belangrijke rol speelt.

In hoeverre Graefe's eerste konklusie betreffende een gewenning van de anemoon aan een bepaalde hoeveelheid prikkeling vanwege de vis korrekt is dient bekeken te worden in het licht van experimenten die SCHLICHTER (1968) opstelde ten einde precies deze hypothese te toetsen. Het dient toegevoegd dat uit Graefe's artikel blijkt dat hij slechts een zeer klein aantal experimenten uitvoerde, experimenten waarbij de vissen met een netje werden gevangen en de mucuslaag eventueel beschadigd kon worden.

SCHLICHTER gaat uit van Graefe's hypothese : indien het juist is dat de hoeveelheid mechanische prikkeling die de anemoon ondergaat van

belang is voor de aanpassing van de vis, moeten onaangepaste anemoonvissen onmiddellijk worden aanvaard door mechanisch sterk geprikkelde anemonen.

Hiertoe bouwde hij een elektrisch aangedreven molentje waaraan stukjes glasstaven bengelden. Dit molentje werd zowel in aquaria als in riffen gebruikt om de anemoon mechanisch te prikkelen. Bij een eerste contact werden de glasstaafjes door de tentakels gegrepen en vastgehouden. Werd dan de motor ingeschakeld dan werden de glasstaafjes losgetrokken. Door deze hardhandige behandeling contraheerde de anemoon zich, maar na enige tijd ontplooidde ze zich opnieuw en na een twintigtal minuten konden de glasstaafjes ongehinderd door de tentakels van de anemoon draaien. Anemonen werden op deze wijze tot zes uur mechanisch geprikkeld. Werden nu onaangepaste anemoonvissen in dergelijk geprikkeld anemonen gebracht dan werden ze gevangen en geneteld alsof niets zou zijn gebeurd.

Hieruit besluit SCHLICHTER (*op. cit.*) dat Graefe's konklusies fout zijn.

De andere veronderstelling van DAVENPORT en NORRIS (1958) als zou de vis gedurende het aanpassingsproces een stof in zijn mucus activeren of produceren werd door EIBL-EIBESFELDT (1960) op basis van gelijkaardige experimenten, zij het nu in natuurlijke omstandigheden, overgenomen.

Ook MARISCAL (1970) voerde analoge experimenten uit, zij het dan op een veel grotere schaal, en met andere soorten anemonen en vissen. Fundamenteel zijn de resultaten van de experimenten die deze auteur doorvoerde niet verschillend van die welke DAVENPORT en NORRIS (1958) opstelden. Zijn konklusie is echter veel voorzichtiger, en vermoedelijk geïnspireerd door een korte mededeling van SCHLICHTER (1967). Mariscal besluit dat gedurende de acclimatisatie iets verandert in de mucus van de vis. De oorsprong van de verandering kan echter ofwel van de vis zelf afkomstig zijn (cf. DAVENPORT en NORRIS) ofwel het gevolg zijn van de overname van mucus van de anemoon.

SCHLICHTER was blijkbaar de eerste auteur die aan deze mogelijkheid dacht en experimenten opstelde om ze te toetsen. Men kan zich inderdaad de vraag stellen hoe het komt dat één tentakel van een anemoon een andere tentakel niet probeert te vangen.

In een zeer boeiend artikel beschrijft SCHLICHTER (1968) een hele reeks proeven die hij zowel in de natuur als in aquaria doorvoerde, en waarbij hij enerzijds wil aantonen dat de tot dan vermelde hypothesen foutief zijn, anderzijds de eigen hypothese wil funderen.

De argumenten tegen Graefe's hypothese over gewenning aan een bepaalde hoeveelheid mechanische prikkeling werden reeds hoger vermeld. Argumenten tegen Gohar's hypothese van « normaal gedrag »

zijn eenvoudig te vinden : verdoofde of gedeeltelijk verlamde, aangepaste vissen die met de tentakelkrans in contact kwamen werden niet geneteld.

Argumenten tegen de immuniteitshypothese van Verwey zijn de volgende :

Verschillende auteurs onderzochten hoe lang het duurde vooraleer een aangepaste vis, die geïsoleerd wordt, terug geneteld wordt. MARISCAL (1970) en SCHLICHTER (1968) vermelden tijden van 20 tot 39 uur voor volledig verlies van bescherming, terwijl MARISCAL ook vaststelde dat reeds na één uur de bescherming gedeeltelijk verdwijnt. Een dier dat immuun is zou deze immuniteit toch langer behouden. De bescherming verdwijnt wanneer de mucuslaag op de huid van de vis verwijderd wordt (DAVENPORT en NORRIS, 1958, evenals recentere auteurs). Moest de vis immuun zijn dan zou de aanpassing van de vis aan de anemoon, dus het verwerven van deze immuniteit, toch enige tijd moeten duren en zou moeten vastgesteld worden dat de vis gedurende de acclimatisatie stukken tentakel eet. Welnu verschillende auteurs vermelden tijden die gaan van enkele minuten tot enkele uren (MARISCAL 1970b, SCHLICHTER 1968) en bovendien wordt niet beschreven dat bij het begin van het gewenningsproces stukken tentakel worden opgegeten. Verwey's en Mariscal's waarnemingen over vissen die stukken tentakel eten betreffen de aangepaste vissen, niet vissen die zich nog moeten aanpassen. De vis kan dus geen immuniteit verwerven, zoals VERWEY het veronderstelde, door samen met stukken tentakel netelcellen op te nemen.

Welk is nu de alternatieve hypothese van SCHLICHTER ?

Hij meent dat de vis gedurende het gewenningsproces geleidelijk bedekt wordt met mucus van de anemoon waardoor hij door deze niet meer als een vreemd voorwerp wordt waargenomen. Hij wordt, wat zijn oppervlak betreft « Anemonengleich ».

Welke argumenten haalt SCHLICHTER aan ?

Vooreerst observeerde hij dat gedurende de acclimatisatie slierten anemonenmucus van de tentakels werden losgerukt en aan de vis bleven kleven.

Hij « adapteerde » verdoofde anemoonvissen aan anemonen door ze zelf tussen de tentakels te brengen, ze weg te trekken, enz. tot de tentakels niet meer bleven kleven. Wanneer de vissen terug wakker werden konden ze zich onmiddellijk, zonder gewenningsproces in de anemoon ophouden.

Ditzelfde deed hij dan met één niet-anemoonvis met hetzelfde resultaat. Ook levensloze objecten, zoals glasstaafjes, konden aan anemonen worden « aangepast », d.w.z. zolang door de tentakels worden getrokken dat ze niet meer gevangen worden.

Een controleproef onmiddellijk nadien door een glasstaafje opnieuw zuiver te maken, wees erop dat het geen gewenning van de anemoon betrof aan herhaalde prikkels.

Ook ikzelf voerde in het aquarium van de Rijksuniversiteit Luik ⁽¹⁾ een analoge proef uit. Een stukje vlees, bevestigd aan een ijzerdraad, werd tegen de tentakels van een anemoon (*Stoichactis sp.*) gebracht, hierdoor vastgegrepen en dan losgetrokken. Na ongeveer 15 minuten bleven de tentakels niet meer aan het vlees kleven. Dan werden naast elkaar dit « geadapteerde » stukje vlees en een vers stukje vlees op de tentakelkrans gelegd. De tentakels grepen onmiddellijk het verse stukje terwijl het « geadapteerde » vlees niet werd gegrepen.

In een recente publikatie beschrijft SCHLICHTER (1970) proeven waarbij hij zeeanemonen radioactief plenylalanine liet opnemen. Een vis die zich aan deze radioactieve zeeanemoon aanpaste werd zelf radioactief op de huid. Enkel dieren die in contact kwamen met zeeanemonen werden inderdaad radioactief, waaruit besloten kan worden dat effectief contact nodig is voor adaptatie.

Ik meen dat Schlichter's experimenten een zeer plausible hypothese steunen die verklaart hoe het komt dat pomacentride vissen zich ongestoord in zeeanemonen kunnen ophouden : gedurende een gewenningsproces wordt de huid van de vis met anemonenmucus overdekt zodat de vis de netelcellen der tentakels niet meer tot ontlading prikkelt.

SUMMARY

The protection of commensal Pomacentrid fishes from nettling of their host-sea anemones : a review.

There is disagreement on the kind of relationship existing between damselfishes and sea anemones.

Although a number of possible advantages have been enumerated for the anemone none have really been substantiated by convincing evidence. Therefore it cannot be concluded that the anemone profits from this relationship. The fish however does profit, be it only that it can hide from predators between the tentacles of its host. Hence one must disagree with Mariscal that the relationship is mutualistic, and agree with Schlichter that it is commensal : one partner benefiting, the other not being harmed by the partnership.

Verwey formulated the hypothesis that some form of immunity, obtained by eating tentacles with nematocysts, protects the fish against nettling. His own isolation experiment however gives contradictory evidence : a fish kept isolated for 176 days was not nettled when finally returning to its host. Gohar first noted that acclimatisation is necessary to establish the partnership. His hypothesis (more or

(1) Mijn dank gaat naar de heer J. Voss van het Aquarium der Rijksuniversiteit Luik (Dir. : Prof. Dr. J. C. Ruwet) voor de toelating deze proef uit te voeren en hulp hierbij gebracht.

less followed by Koenig and Hackinger) that fish is protected against netting by its normal behaviour and that the host would recognise its fish individually was refuted by later experimental evidence.

The experiments carried out by DAVENPORT and NORRIS, EIBL-EIBESFELDT and MARISCAL show that during acclimatisation "something" is changed in the fish mucus. The conclusion reached by the former authors however, that the origin of the change would lie with the fish and that a "physiological barrier", involving a learning process on the part of the anemone, is not substantiated by experiments.

Both BLÖSCH and GRAEFE followed up this idea. Blösch believed the anemone would change physiologically during acclimatisation, but in his experiments he did not take into account specific differences in netting capacity of the anemone.

Graefe believed the anemones would get accustomed to a certain quantity of mechanic stimulation, but this was disproved by a simple experiment carried out by Schlichter. Finally SCHLICHTER shows quite convincingly that during acclimatisation the fish is covered by anemone mucus, and therefore protected against being recognised as a possible prey by its host. A simple experiment carried out by the author confirms part of Schlichter's hypothesis.

GEciteerde literatuur

- BLÖSCH, M. (1961). Was ist die Grundlage der Korallenfisch symbiose : Schutzstoff oder Schutzverhalten? *Naturwissenschaften*, **9** : 387.
- BLÖSCH, M. (1965) (fide SCHLICHTER 1968). Untersuchungen über das Zusammenleben von Korallenfischen (*Amphiprion*) mit Seeanemonen. Dissertation Math. nat. Fak. Univ. Tübingen.
- CANTACUZÈME, J. et COSMOVICI, N. (1925). Action toxique des poisons d'*Adamsia palliata* sur divers invertébrés marins. *C.R. Soc. Biol.*, **92** : 1464-1466.
- COLLINGWOOD, C. (1868). Note on the existence of gigantic sea-anemones in the China-Sea, containing within them quasi-parasitic fish. *Ann. and Mag. Nat. Hist.*, Ser. 4, Vol. 1 : 31-33.
- DAVENPORT, D. (1966). Cnidarian symbiosis and the experimental analysis of behaviour. In : *The Cnidaria and their Evolution* (W. J. Rees, Ed.).
- DAVENPORT, D. and NORRIS, K. (1958). Observations on the symbiosis of the sea-anemone *Stoichactis* and the Pomacentrid fish *Amphiprion percula*. *Biol. Bull.*, **115** : 397-410.
- DHONDT, A. (1971). Anemonen en anemoonvissen : een echte symbiose? *Zoo*, **36** : 209-213.
- EIBL-EIBESFELDT, I (1960). Beobachtungen und Versuche an Anemonenfischen (*Amphiprion*) der Malediven und der Nicobaren. *Z. Tierpsychologie*, **17** : 1-10.
- GOHAR, H. A. F. (1948). Commensalism between fish and anemone (with a description of the eggs of *Amphiprion bicinctus* Rüppell). *Publ. Marine Biol. Station Ghardaqa*, **6** : 35-44.
- GRAEFE, G. (1963). Die Anemonen-Fisch-Symbiose und ihre Grundlage nach Freilanduntersuchungen bei Eilat/Rotes Meer. *Naturwissenschaften*, **50** : 410.
- GRAEFE, G. (1964). Zur Anemonen-Fisch-Symbiose nach Freilanduntersuchungen bei Eilat/Rotes Meer. *Z. Tierpsychologie*, **21** : 468-485.
- GUDGER, E. W. (1946). Pomacentrid fishes symbiotic with giant sea anemones in Indo-pacific waters. *J. Royal Asiatic Soc. Beng. Science*, **12** : 53-76.
- HACKINGER, A. (1959). Freilandbeobachtungen an Aktinien und Korallenfischen. *Mitt. Biol. Station Wilhelmshaven*, **2** : 72-74.

- KOENIG, O. (1960). Verhaltensuntersuchungen an Anemonenfischen. *Pyramide* (Innsbruck), **2** : 52-56.
- MARISCAL, R. N. (1970a). The nature of the symbiosis between Indo-Pacific anemone fishes and sea anemones. *Marine Biology*, **6** : 58-65.
- MARISCAL, R. N. (1970b). An experimental analysis of the protection of *Amphiprion xanthurus* Cuvier and Valenciennes and some other anemone fishes from sea anemones, *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, **4** : 134-149.
- SCHLICHTER, D. (1967). Zur Klärung der « Anemonen-Fisch-Symbiose ». *Naturwissenschaften*, **54** : 569.
- SCHLICHTER, D. (1968). Das Zusammenleben von Riffanemonen und Anemonenfischen. *Z. Tierpsychologie*, **25** : 933-954.
- SCHLICHTER, D. (1970). Chemischer Nachweis der übernahme anemoneneigener Schutzstoffe durch Anemonenfische. *Naturwissenschaften*, **57** : 312-313.
- SLUITER, C. Ph. (1888). Ein merkwürdiger Fall von Mutualismus. *Zool. Anz.*, **11** : 240-243.
- VERWEY, J. (1930). Coral Reef studies I. The symbiosis between Damselfishes and Sea Anemones in Batavia Bay. *Treubia*, **12** : 305-366.

UNIVERSA · WETTEREN