

## DE STEELKWALLEN VAN NEDERLAND (CNIDARIA: STAUROZOA)

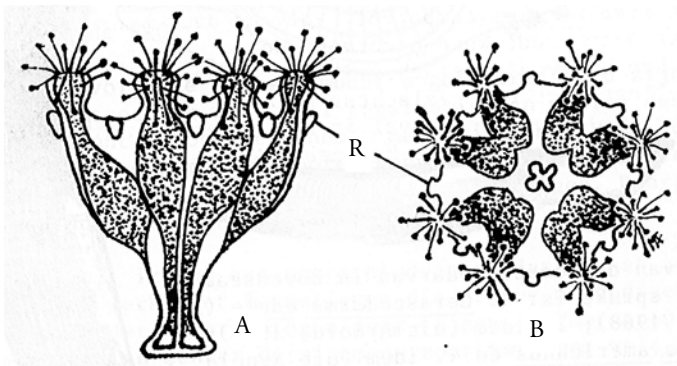
Marco Faasse & Silvia Waajen

Steelkwallen zijn een onopvallende en onbekende groep zeedieren. De plaatsing binnen de holtedieren was lange tijd provisorisch binnen de klasse Scyphozoa (schijfkwallen), maar recente inzichten rechtvaardigen een plaatsing als aparte klasse. Binnen de holtedieren wordt (behalve bij de bloemdieren, Anthozoa) onderscheid gemaakt tussen een vastzittend stadium (poliep genoemd) en een vrijzwemmend stadium (kwal of meduse). De steelkwallen wijken hiervan af omdat niet alleen de poliepen, maar ook de kwallen vastzitten op het substraat. Tot nu toe zijn er voor de Nederlandse wateren drie soorten steelkwallen bekend en de verwachting is dat dit er meer gaan worden. Er wordt ingegaan op de herkenning, levenscyclus, ecologie en taxonomie van deze onbekende diergroep.

### INLEIDING

Steelkwallen wijken sterk af van de kwallen die bij het grote publiek bekend zijn. De meeste soorten zijn slechts één tot enkele centimeters groot. Ze zwemmen niet, zoals hun beter bekende verwanten, maar bezitten een steel met hechtschijf waarmee ze aan een vaste ondergrond, meestal een wier, gehecht zijn. Op de steel staat een soort kelk met meestal acht armen. Op het uiteinde van iedere arm staat een groep kleine tentakels met bolvormig uiteinde. Bij alle soorten die in Nederland voorkomen zijn tussen de armen op de rand van het scherm (hecht)orgaanjes aanwezig die randankers of primaire tentakels genoemd worden (fig. 1). De kleur van steelkwallen komt meestal zo goed overeen met de omgeving dat het

moelijk is de dieren te ontdekken. Steelkwallen volbrengen hun volledige levenscyclus nabij de bodem. Er zijn wereldwijd ongeveer vijftig soorten bekend (Mills, z.j.). De meeste soorten leven in ondiepe zeeën van gematigde en koude gebieden. Brakke en rustige wateren worden gemedend. In Nederlandse wateren zijn drie soorten waargenomen: *Halichystus auricula* (Rathke, 1806) (fig. 2), *H. octoradius* (Lamarck, 1816) (fig. 3) en *H. salpinx* James-Clark, 1863 (fig. 4, 5). Recent is gebleken dat steelkwallen sterker verschillen van andere kwallen dan gedacht en ze worden dan ook in een aparte klasse geplaatst. Ze worden in Nederland steeds meer waargenomen en naar verwachting zullen er in de toekomst meer soorten gevonden kunnen worden.



Figuur 1. *Halichystus octoradius*, schematisch. A = zij aanzicht, B = bovenaanzicht, R = randanker. Tekening Marco Faasse.

Figure 1. *Halichystus octoradius*, schematically. A = side view, B = view from above, R = primary tentacle. Drawing Marco Faasse.



Figuur 2. *Halichystus auricula*, Scharendijke, Grevelingen. Foto Marco Faasse.

Figure 2. *Halichystus auricula*, Scharendijke, Grevelingen. Photo Marco Faasse.



Figuur 3. *Halichystus octoradiatus*, Westkapelle, Westerscheldemonding. Foto Marco Faasse.

Figure 3. *Halichystus octoradiatus*, Westkapelle, mouth of Westerschelde. Photo Marco Faasse.



Figuur 4. *Halichystus salpinx*, Bruinisse, Oosterschelde (Zoetersbout). Foto Silvia Waajen.

Figure 4. *Halichystus salpinx*, Bruinisse, Oosterschelde (Zoetersbout). Photo Silvia Waajen.

### CYCLUS

De informatie in deze paragraaf is grotendeels ontleend aan Mills & Hirano (2007). Steelkwalletjes zijn van gescheiden geslacht. Verondersteld wordt dat de enigszins kleverige eieren niet ver van de ouderdieren aan het substraat hechten.

Er vindt uitwendige bevruchting plaats. Uit de eieren ontstaan kleine wormvormige larfjes zonder trilharen, die zich alleen kruipend over het substraat kunnen voortbewegen. Na enige tijd zetten deze zich vast en vormen een ruststadium dat de vorm heeft van een afgeplat bolletje van minder dan een millimeter. Ze metamorfoseren na verloop



Figuur 5. *Halichystus salpinx*, Troviksholmen, Stromsholmen, Noorwegen. Foto Ron Offermans.

Figure 5. *Halichystus salpinx*, Troviksholmen, Stromsholmen, Norway. Photo Ron Offermans.

van tijd tot een kleine poliep. Deze poliep bezit geen tot acht zogenaamde primaire tentakels en nog niet de groepen tentakels op het uiteinde van de armen, die bij de volwassen vorm van de meeste soorten voorkomen. Bij bepaalde soorten kunnen het ruststadium en/of de poliep zich ongeslachtelijk vermenigvuldigen (Miranda et al. 2010, Kikinger & von Salvini-Plawen 1995). De poliep ontwikkelt zich binnen een aantal weken tot volwassen dier. De steelkwallen planten zich gedurende een maand of meer dagelijks voort. De cyclus duurt gewoonlijk een jaar, maar er zijn ook soorten met twee generaties per jaar. De timing van de cyclus varieert weinig van jaar tot jaar en kan verschillen tussen soorten die in hetzelfde gebied voorkomen (Corbin 1979). Bij *Halichystus antarcticus* Pfeffer, 1889 (als *H. auricula*) in Chili verdwijnt de populatie volwassen dieren geleidelijk gedurende de winter (Zagal 2004). *Halichystus octoradiatus* komt bij Westkapelle het hele jaar als volwassen steelkwal voor.

#### ECOLOGIE

Steelkwallen komen meestal slechts in lage dichtheden voor en door hun onopvallendheid lijken

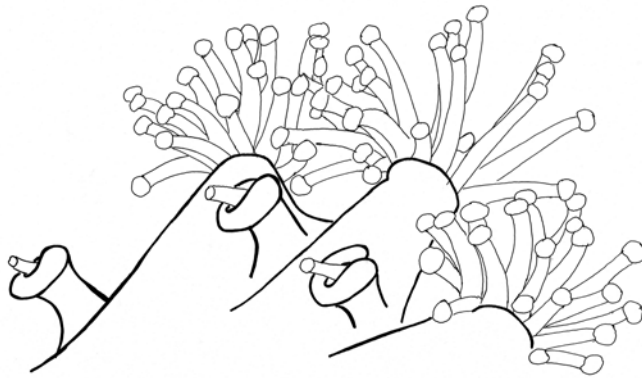
ze doorgaans zeer zeldzaam. In enkele gevallen zijn grote populaties waargenomen. De typische biotoop is de wierzone van gematigde tot koude rotsachtige kusten. Er is minstens één soort bekend van Antarctica (Miranda et al. 2010).

*Lucernaria bathyphila* Haeckel, 1880 is een diepzee-soort. Recent is *Lucernaria janetae* Collins & Daly, 2005 in hoge aantallen ontdekt in de diepzee, bij verschillende hydrothermische bronnen op de oceanabodem (Collins & Daly 2005, Lutz et al. 2006).

Bij de meeste soorten bestaat het voedsel uit kleine kreeftachtigen (Mills & Hirano 2007). Een klein onderzoekje bij Westkapelle leverde alleen een krabbenlarve als voedselorganisme van *Halichystus octoradiatus* op (pers. obs. M. Faasse). Steelkwallen kunnen zowel voedsel opnemen uit het water (plankton) als van de bodem. Predatie van aeolidiide zeenaaktslakken op steelkwallen is bekend. Mogelijk is het veelvuldig voorkomen van onregelmatige exemplaren deels het gevolg van regeneratie (Browne 1895, Zagal 2008).

#### TAXONOMIE

Tot voor kort werden steelkwallen beschouwd als een orde (Stauromedusae) binnen de klasse Scyphozoa (schijfkwallen). Eckelbarger & Larson (1993) vonden dat de ovaria van *Halichystus octoradiatus* diepgaand verschillen van ovaria van andere Scyphozoa. De eicellen ontwikkelen zich in een serie min of meer bolvormige follikels, vergrote intercellulaire ruimtes, waar ze worden omringd door kiemcellen en follikelachtige cellen van veronderstelde somatische oorsprong. Dergelijke complexiteit van ovaria was bij holtedieren nog niet eerder waargenomen. Follikels zijn bij de overige holtedieren geheel onbekend. Een cladistische analyse rechtvaardigde een indeling van steelkwallen in een aparte klasse (Staurozoa), samen met de fossiele Conulata (Marques & Collins 2004). Later onderzoek toonde nog eens de aparte positie van de Staurozoa aan, maar kon niet bevestigen dat behalve de steelkwallen ook de Conulata hiertoe behoren (Daly et al. 2007). Staurozoa vertonen niet meer overeenkomsten



Figuur 6. *Halichystus salpinx*, trompetvormige randankers. Bruinisse, Oosterschelde (Zoetersbout).

Tekening Marco Faasse, naar een foto van Silvia Waajen.

Figure 6. *Halichystus salpinx*, trumpet-shaped primary tentacles.

Bruinisse, Oosterschelde (Zoetersbout). Drawing Marco Faasse, after photo of Silvia Waajen.

met Scyphozoa dan met Anthozoa (bloemdieren) en Hydrozoa (hydropoliepen). Collins et al. (2006) gaan uit van een werkhypothese waarin de klasse Staurozoa aan de basis staat van de Medusozoa.

Cnidaria (holtedieren)

Anthozoa (bloemdieren)

Medusozoa (kwallen en hydropoliepen)

Staurozoa (steelkwallen)

Cubozoa (kubuskwallen)

Scyphozoa (schijfkwallen)

Hydrozoa (hydropoliepen)

In het afgelopen decennium is het beeld van steelkwallen veranderd van een wat marginale diergroep tot een belangrijk onderzoeksobject met betrekking tot de verwantschappen van hoofdgroepen binnen de Cnidaria.

#### NIEUWE INZICHTEN

Heel recent werden nog allerlei fundamentele aspecten van de levenscyclus van steelkwallen ontrafeld. De Antarctische hydropoliep *Microhydrula limopsicola* Jarms & Tieman, 1996 werd 'ontmaskerd' als de poliep van de steelkwal *Halichystus antarcticus* (Miranda et al. 2010). Het geslacht *Stylocoronella* was tot voor kort alleen bekend als interstitieel in de bodem levende kwalpoliepen, dat wil zeggen poliepen zonder armen, met de tentakels op de rand van de mondschijf. Volwassen dieren waren onbekend, totdat poliepen van *Stylocoronella riedli* Salvini-

Plawen, 1966 en *S. variabilis* Salvini-Plawen, 1987 in het laboratorium werden opgekweekt om de morfologie van de adulten te bestuderen en de verwantschap met andere kwallen te onderzoeken (Kikinger & von Salvini-Plawen 1995). Het bleek dat ze tot de familie Lucernariidae van de steelkwallen behoren. In 2005 werd voor het eerst een volwassen exemplaar van *Stylocoronella* in de vrije natuur waargenomen. De Nederlandse duikers Mat Vestjens en Anne Frijsinger fotografeerden in Kroatië een exemplaar op de zee-komkommer *Holothuria tubulosa* Gmelin, 1791 (Von Salvini-Plawen 2006).

Op 2 augustus 2007 fotografeerde de Nederlandse fotograaf en duiker Ron Offermans bij Troviksholmen (Stromsholmen, midden Noorwegen) een steelkwal van de soort *Halichystus salpinx* (fig. 4). Daar steelkwallen doorgaans van kreeftachtigen leven, is het bijzonder dat op deze foto een vlokreeft (Amphipoda) zich ongehinderd tussen de tentakels bevindt. Van diverse vlokreeften van de familie Stenothoidae is bekend dat ze op holtedieren leven, voornamelijk op hydropoliepen, maar ook op zee-anemonen. Het voorkomen van vlokreeften op steelkwallen is echter nooit beschreven. Hier is dus nader onderzoek gewenst.

#### DETERMINATIE

Uit Nederland zijn drie soorten steelkwallen bekend. De eerste soort werd pas in 1969 ontdekt, de tweede in 2006 en de derde in 2010.

Ze kunnen als volgt onderscheiden worden:

1. Randankers trompetvormig (fig. 6) .....  
     ..... *Halichystus salpinx*  
 - Randankers ovaal ..... 2
  
2. Binnenzijde van de kelk met witte netcel-  
 clusters (fig. 3) ..... *Halichystus octoradiatus*  
 - Binnenzijde van de kelk zonder witte netcel-  
 clusters ..... *Halichystus auricula*

## NEDERLANDSE SOORTEN

### *Halichystus auricula* (fig. 2)

Deze soort werd voor het eerst met zekerheid in Nederland waargenomen door Jelte Hielkema op 6 mei 2006. Tot en met 5 juni 2006 werden vervolgens meerdere waarnemingen gedaan, verspreid over de Grevelingen (Holsteijn 2006). Van de periode daarna tot heden zijn geen Nederlandse waarnemingen bekend. In Engeland is *H. auricula* een aandachtsoort in het biodiversiteitsbeleid (Anonymous 2009). Het aantal waarnemingen van deze soort is daar de laatste decennia sterk afgenomen. Gezien de voorliefde van steelwallen voor waterbeweging lijkt het merkwaardig dat een steelkwal in de Grevelingen voorkomt. Dat wordt begrijpelijk als de diepte van de waarnemingen in aanmerking genomen wordt, namelijk maximaal ongeveer dertig centimeter. Op deze diepte is behalve bij afluïdende wind of heel weinig wind de invloed van golfslag goed merkbaar. *Halichystus auricula* wordt vermeld van wijd verspreide delen van de wereld, onder andere Japan (Hirano 1986) en Chili (Zagal 2004). Waarschijnlijk is de verspreiding beperkt tot het noorden van de Atlantische Oceaan (Hirano 1997). Hirano (1997) geeft alleen vindplaatsen van dit gebied. Volgens Miranda et al (2009) is de soort die Zagal (2004) onderzocht *Halichystus antarcticus*.

### *Halichystus octoradiatus* (fig. 3)

Lange tijd werd *H. octoradiatus* beschouwd als synoniem van *H. auricula*. Hirano (1997) maakte duidelijk dat het twee verschillende soorten zijn,

met het blote oog te onderscheiden met behulp van de witte vlekjes op de mondschijf van *H. octoradiatus*. Op 7 januari 1969 werd door Levien Braber een exemplaar van *H. auricula* gemeld van Westkapelle (Centraal Systeem, database van de Strandwerkgemeenschap; Faasse 1990). Aangezien *H. auricula* later nooit bij Westkapelle is waargenomen, *H. octoradiatus* daarentegen zeer vaak en bovendien *H. octoradiatus* lange tijd als synoniem van *H. auricula* werd beschouwd, wordt hier aangenomen dat ook de waarneming van Braber *H. octoradiatus* betreft. Van 1990 tot en met 2010 werden vele waarnemingen van *H. octoradiatus* gedaan op een klein deel van de zeedijk bij Westkapelle (ongepubliceerde waarnemingen M.A. Faasse). Bij Rhittum werd op 30 juli 1992 één exemplaar waargenomen. Bij Vrouwenpolder werd op het strand een aangespoeld exemplaar gevonden op 17 februari 1990 (Faasse 1990; gemeld als *H. auricula*). De verspreiding van *Halichystus octoradiatus* is beperkt tot het noorden van Europa, inclusief IJsland (Hirano 1997, Kahn et al. 2010).

### *Halichystus salpinx* (fig. 4, 5)

Van deze soort is slechts een exemplaar in Nederland waargenomen, door Silvia Waajen, bij de Zoetersbout in de Oosterschelde, op 6 juni 2010. Het substraat was het geïntroduceerde bruinwier wakame *Undaria pinnatifida* (Harvey) Suringar. Determinatie met behulp van Cornelius et al. (1995) leidt tot de soort *H. salpinx*. Bij mogelijk geïntroduceerde soorten is men op een vergelijking met soorten uit andere werelddelen aangewezen. Met behulp van Kramp (1961) en Kahn et al. (2010) konden we *H. salpinx* als soortnaam bevestigen. Het lijkt onwaarschijnlijk dat deze soort op eigen kracht de Oosterschelde bereikt heeft, mogelijk is ze meegekomen met recente mosselimporten uit Noorwegen.

Cornelius et al. (1995) vermelden het voorkomen van deze soort in Noorwegen (omgeving Bergen) en de afwezigheid op de Britse eilanden. Tevens halen zij Berrill (1962) aan, die in Maine aan de Atlantische kust van Noord-Amerika kleine exemplaren (8-9 mm hoog) van deze soort vond

met 15-20 tentakels per arm. *Halichystus salpinx* komt tevens voor in het noorden van de Stille Oceaan (Kahn et al. 2010).

#### LITERATUUR

- Anonymous 2009. Joint Nature Conservation Committee - UK Biodiversity Action Plan: Species page *Halichystus auricula*. – [http://www.jncc.gov.uk/\\_speciespages/2307.pdf](http://www.jncc.gov.uk/_speciespages/2307.pdf) [bekeken op 25.XII.2010]
- Berrill, N.J. 1962. The biology of three New England Stauromedusae, with a description of a new species. – Canadian Journal of Zoology 40: 1249-1262.
- Browne, E.T. 1895. On the variation of *Halichystus octoradiatus*. – Quarterly Journal of Microscopical Science, new series 38: 1-8.
- Collins, A.G. & M. Daly 2005. A new deepwater species of Stauromedusae, *Lucernaria janetae* (Cnidaria, Staurozoa, Lucernariidae), and a preliminary investigation of stauromedusan phylogeny based on nuclear and mitochondrial rDNA data. – *Biological Bulletin* 208: 221-230.
- Collins, A.G., P. Schuchert, A.C. Marques, T. Jankowski, M. Medina & B. Schierwater 2006. Medusozoan phylogeny and character evolution clarified by new large and small subunit rDNA data and an assessment of the utility of phylogenetic mixture models. – *Systematic Biology* 55: 97-115.
- Corbin, P.G. 1979. The seasonal abundance of four species of Stauromedusae (Coelenterata: Scyphomedusae) at Plymouth. – Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom 59: 385-391.
- Daly, M., M.R. Brugler, P. Cartwright, A.G. Collins, M.N. Dawson, D.G. Fautin, S.C. France, C.S. McFadden, D.M. Opresko, E. Rodriguez, S.L. Romano & J.L. Stake 2007. The phylum Cnidaria: a review of phylogenetic patterns and diversity 300 years after Linnaeus. – *Zootaxa* 1668: 1-766. [In: Zhang Z-Q & W.A. Shear (red.), Linnaeus tercentenary: progress in invertebrate taxonomy]
- Eckelbarger, K. J. & R.J. Larson 1993. Ultrastructural study of the ovary of the sessile scyphozoan, *Halichystus octoradiatus* (Cnidaria: Stauromedusae). – *Journal of Morphology* 218: 225-236.
- Faasse, M.A. 1990. Steelkwalletjes, *Halichystus auricula* (Rathke, 1806). – *Het Zeepaard* 50: 154-156.
- Cornelius, P.F.S., R.L. Manuel & J.S. Ryland 1990. Cnidarians. – In: Hayward, P.J. & J.S. Ryland (red.), The marine fauna of the British Isles and north-west Europe. Clarendon Press, Oxford.
- Hirano, Y.M. 1986. Species of stauromedusae from Hokkaido, with notes on their metamorphosis. – *Journal of the Faculty of Science Hokkaido University, Zoology* 24: 182-201.
- Hirano, Y.M. 1997. A review of a supposedly circum-boreal species of stauromedusa, *Halichystus auricula* (Rathke, 1806). – *Proceedings of the 6th International Conference on Coelenterate Biology* 1995: 247-252.
- Holsteijn, H. 2006. Nieuw in Nederland: *Halichystus auricula* (Rathke, 1806). – *Het Zeepaard* 66: 124-128.
- Kahn, A.S., G.I. Matsumoto, Y.M. Hirano & A.G. Collins 2010. *Halichystus californiensis*, a 'new' species of stauromedusa (Cnidaria: Staurozoa) from the northeast Pacific, with a key to the species of *Halichystus*. – *Zootaxa* 2518: 49-59.
- Kikinger R, Salvini-Plawen, L. von 1995. Development from polyp to stauromedusa in *Stylocoronella* (Cnidaria: Scyphozoa). – *Journal of the Marine Biological Association of the U.K.* 75: 899-912.
- Kramp, P.L. 1961. Synopsis of the medusae of the world. – *Journal of the Marine Biological Association of the U.K.* 40: 1-469.
- Lutz, R.A., A.G. Collins, E.R. Annis, A.J. Reed, K.E. Bennett, K.M. Halanych & R.C. Vrijenhoek 2006. Stauromedusan populations inhabiting deep-sea hydrothermal vents along the southern East Pacific Rise. – *Cahiers de Biologie Marine* 47: 409-413.
- Marques, A.C. & A.G. Collins 2004. Cladistic analysis of Medusozoa and cnidarian evolution. – *Invertebrate Biology* 123: 23-42.
- Mills, C.E. (z.j.) Stauromedusae/Staurozoa. – <http://faculty.washington.edu/cemills/Stauromedusae.html>.
- Mills, C.E. & Y.M. Hirano 2007. Stauromedusae. – In: Denny M.W. & S.D. Gaines (red.), *Encyclopedia of tidepools and rocky shores*. University of California Press, Berkeley: 541-543.

- Miranda, L.S., A.G. Collins & A.C. Marques 2010. Molecules clarify a cnidarian life cycle- the 'hydrozoan' *Microhydrula limopsicola* is an early life stage of the staurozoan *Halichlystus antarcticus*. – PLoS ONE 5(4): 1-9.
- Miranda, L.S., A.C. Morandini & A.C. Marques 2009. Taxonomic review of *Halichlystus antarcticus* Pfeffer, 1889 (Stauromedusae, Staurozoa, Cnidaria), with remarks on the genus *Halichlystus* Clark, 1863. Polar Biology 32: 1507-1519.
- Salvini-Plawen, L. von 2006. First record of a mature stauromedusa *Stylocoronella* (Cnidaria) in nature. – Cahiers de Biologie Marine 47: 219-222.
- Zagal, C.J. 2004. Population biology and habitat of the stauromedusa *Halichlystus auricula* in southern Chile. – Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom 84: 331-336.
- Zagal, C.J. 2008. Morphological abnormalities in the stauromedusa *Halichlystus auricula* (Cnidaria) and their possible causes. – Journal of the Marine Biological Association of the UK 88: 259-262.

## SUMMARY

### The stauromedusans of the Netherlands (Cnidaria: Staurozoa)

For a long time the stauromedusans were a relatively unknown group. Recently more research has been done and presently they are treated as a separate class within the Cnidaria by most authors. The most peculiar feature of Staurozoa is the sessile lifestyle of the medusa. So far, three species of Staurozoa are found in the Netherlands, but we expect more species will be discovered. In this paper the identification, life cycle, ecology and taxonomy of stauromedusans are discussed.

M.A. Faasse  
 NCB Naturalis  
 Postbus 9517  
 2300 RA Leiden  
 mafaasse@acteon.nl

S. Waajen  
 S\_Waajen@hotmail.com

