

Ökologische Untersuchungen an *Pleurobrachia pileus*

2. Laboratoriumsuntersuchungen

W. GREVE

*Biologische Anstalt Helgoland (Meeresstation);
Helgoland, Bundesrepublik Deutschland*

ABSTRACT: Ecological investigations on *Pleurobrachia pileus*. 2. Laboratory investigations. The tentaculate ctenophore *Pleurobrachia pileus* FABR. is one of the most abundant holoplanktonic invertebrates of the German Bight (North Sea). It has been successfully cultivated under laboratory conditions at Helgoland. Additional information was obtained on reproduction and relationships to abiotic and biotic environmental factors. *P. pileus* tolerated temperatures from -1° to 26° C, and salinities from 12‰ to 45‰ S; in both cases the lower and upper limits may not represent the ultimate tolerance maximum. Temperature effects on rates of embryonic development, feeding, and growth were studied, as well as the interaction of turbulence and high seston content of sea water and their effects upon the behaviour of the ctenophore. *P. pileus* selects certain swimming organisms from a variety of possible food sources; it is well adapted to a life in detritus-rich habitats. Planktonic, nectonic and benthonic organisms have been used for testing interrelations to *P. pileus*. The patterns of these interrelationships are discussed.

EINLEITUNG

Die Ctenophore *Pleurobrachia pileus* FABR. ist einer der häufigsten carnivoren Holoplankter der südlichen Nordsee und anderer Meeresgebiete (BIGELOW 1928, FRASER 1970, GREVE 1971, HARTLAUB 1893, KÜNNE 1952). Es wird vermutet, daß diese Spezies von großer Bedeutung als Feind pelagischer Fischbrut ist (FRASER 1970, LEBOUR 1922, 1923). Diese Aussage geht zurück auf die Beobachtungen von LEBOUR, die mehrere Heringslarven im Pharynx von *P. pileus* fand und sie auch bei einer solchen Nahrungsaufnahme beobachten konnte. Durch die Pharynxinhaltsanalysen FRASERS wurde diese Annahme bisher nicht bestätigt. Über die Nahrungsaufnahmerate von *P. pileus* liegen erste Ergebnisse von BISHOP (1968, 1969) vor.

Durch die Entwicklung neuer Kulturmethoden (GREVE 1968, 1970) war es möglich, längerfristige Experimente zur Ökologie von *P. pileus* unter kontrollierten Bedingungen durchzuführen, die in Ergänzung der Freilanduntersuchungen (GREVE 1971) erfolgten. Die Vielzahl der biotischen und abiotischen Umweltfaktoren, welche die Populationsdynamik von *P. pileus* beeinflussen können, wurde bei den Freilanduntersuchungen deutlich. Nicht nur die Organismen des Pelagials kommen in Kontakt mit der Ctenophore, sondern auch das Benthos muß bei der im Untersuchungsgebiet festgestell-

ten Individuenanreicherung in Sedimentnähe in die Untersuchung mit einbezogen werden. Dadurch stand eine Fülle von Faktoren zur Untersuchung an, deren ökologische Bedeutung für *P. pileus* nur wenig bekannt waren. Die Experimente führten daher primär zu qualitativen Ergebnissen; soweit es möglich war, wurden diese durch quantitative Untersuchungen ergänzt.

MATERIAL UND METHODEN

Die in den Experimenten benutzten *Pleurobrachia pileus* stammten aus Planktonfängen bei Helgoland. Die Ctenophoren wurden vor der Verwendung im Experiment längere Zeit (1–4 Wochen) im Planktonkreisel (GREVE 1968), Phytoplanktonkreisel oder in der Doppelkuvette (GREVE 1970) gehältert, bis angenommen werden konnte, daß jeder Einfluß von Fangartefakten auszuschließen war. Alle im Versuch benutzten Individuen hatten demgemäß lange Tentakel. Vor den Versuchen wurden die Ctenophoren so stark gefüttert, daß ein stetiges Wachstum der *P. pileus* zu registrieren war.

Die normale Hälterungstemperatur betrug ca. 15°C, der Salzgehalt 32‰ ± 1‰. Bei vergleichenden Versuchen mit verschiedenen Temperaturen wurden die Versuchstiere in etwa einer Woche an die jeweilige Versuchstemperatur angepaßt. Die Beleuchtungsbedingungen wurden nicht kontrolliert, nachdem Vorversuche ergeben hatten, daß auch starke Lichtintensitätsschwankungen keine Verhaltensänderungen bei *P. pileus* bewirken. Die gleichmäßige Verteilung der Futterorganismen wurde dennoch durch die methodisch bedingte Turbulenz in den Hälterungsgefäßen erreicht. Diese wurde in einem Versuch zum Einfluß der Seegangswirkung auf die Ctenophoren durch ein von der Wasseroberfläche her wirkendes Gerät ergänzt. Eine einfache Automatik (Abb. 1) kippte alle 40 Sekunden aus 30 cm Höhe 350 ml Wasser in das Versuchsgefäß. Der „Seegangserzeuger“ (Abb. 1) wurde in Verbindung mit dem Phytoplanktonkreis eingesetzt. Weitere methodische Details werden in Verbindung mit den jeweils untersuchten Faktoren beschrieben.

Die für die Ernährung insbesondere der Jungtiere erforderlichen Larven verschiedener Evertebraten wurden sowohl durch Konzentration der im Plankton vorkommenden Formen wie auch durch künstliche Erbrütung von Larven beschafft. Die letztere Art der Futtergewinnung wird zwar mehrfach erwähnt (HAGMEIER 1930), nicht aber die benutzte Methodik. Neuere Zusammenfassungen (z. B. HAUENSCHILD 1968) beschränken sich praktisch auf die Larven des Salinenkrebses *Artemia salina* als tierischen Futterorganismus. Durch die Hilfe einiger erfahrener Mitarbeiter der BAH konnten jedoch Larven der folgenden Arten in größerer Zahl erbrütet werden: *Pomatoceros triqueter*, *Balanus balanoides*, *Crangon crangon*, *Archidoris* sp., *Lacuna divaricata*, *Asciadiella scabra*, *Eupagurus bernhardus* und andere marine Species.

Die Untersuchung der interpopulativen Wechselwirkungen wurde von den Möglichkeiten der Materialbeschaffung und Hälterung stark beeinflusst, so daß in manchen Fällen nicht die vermutete ökologische Bedeutung einer Art, sondern die Möglichkeit, ein Experiment mit ihren Vertretern durchzuführen, zum Auswahlkriterium wurde. Einzelne Individuen der hierbei untersuchten Arten wurden gemeinsam mit *P. pileus* in kleinen Gefäßen gehältert, um durch den abnorm häufigen Kontakt die Wechselwir-

kung zwischen den Vertretern beider Populationen künstlich zu intensivieren. Bei Formen, die adulte *P. pileus* schädigen, konnten dazu meist 5-Liter-Planktonkreisel verwendet werden, da es sich im allgemeinen um größere Individuen handelte, die so zu kontrollieren waren. Formen, die von adulten *P. pileus* gefressen wurden, ließen sich in der Doppelküvette überwachen. Dieses Hälterungsgefäß kombiniert die Vorteile des Planktonkreisels mit der Möglichkeit der photographischen Kontrolle. Außerdem ist es in ihr möglich, die natürliche Sterblichkeit von verfüttertem Copepodenplankton in die Sterblichkeit unter dem Einfluß von Räubern in identischen Wasserkörpern einzubezieh-

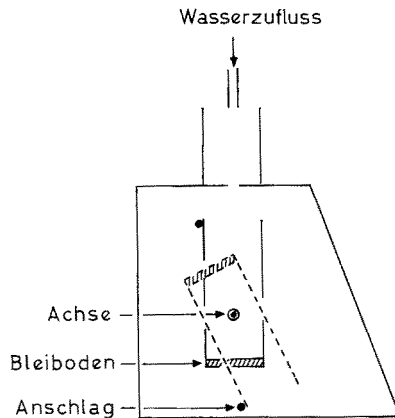


Abb. 1: Seegangserzeuger. Die äußeren Linien geben die Form des Spritzschutzkastens an, in dem sich das Kippgefäß befindet. Der Anschlag verhindert, daß das gekippte Wassergefäß über die gestrichelt eingezeichnete Position hinaus umschlägt

hen. Die in den Kontrollen ermittelte Sterblichkeit frisch gefangener und verfütterter Copepoden erreichte in 24 Stunden einen mittleren Wert von 30 %. Diese Rate wurde in Versuchen zur Berechnung der Copepodenvernichtungsrate zugrunde gelegt, in denen aus Futtermangel oder durch technisches Versagen nur eine unvollständige Kontrolle möglich war. Die auf diese Weise ermittelte Copepodenvernichtungsrate durch *P. pileus* entspricht annähernd der in anderen Versuchen ermittelten Copepodenaufnahmerate, die aus Pharynxinhaltsanalysen errechnet wurde (GREVE 1970).

Versuche mit frisch geschlüpften *P. pileus* wurden in Gefäßen (250–1000 ml) ohne weitere Installationen durchgeführt, da die 150 μm großen Individuen nur schwer zu kontrollieren sind. Im Bedarfsfall wurden diese Gefäße mit großen Luftblasen vorsichtig belüftet.

UNTERSUCHUNGSERGEBNISSE

Die in Vorbereitung der ökologischen Experimente durchgeführten Versuche zur Kultur von *Pleurobrachia pileus* erlaubten eine Reihe von Beobachtungen, die für die Ökologie der Art von Interesse sind. Hierzu gehören Verhaltensbesonderheiten (GREVE

1969), die Registrierung von Wachstumsgeschwindigkeit, der Generationsdauer (GREVE 1970) und Beobachtungen zur Vermehrungsrate von *P. pileus*. Abbildung 2 gibt den Verlauf der Eiabgabe zweier Individuen wieder. Die beiden je 15,5 mm (Körperdurchmesser) großen Ctenophoren wurden durch Isolierung in 400 ml Boverischälchen künst-

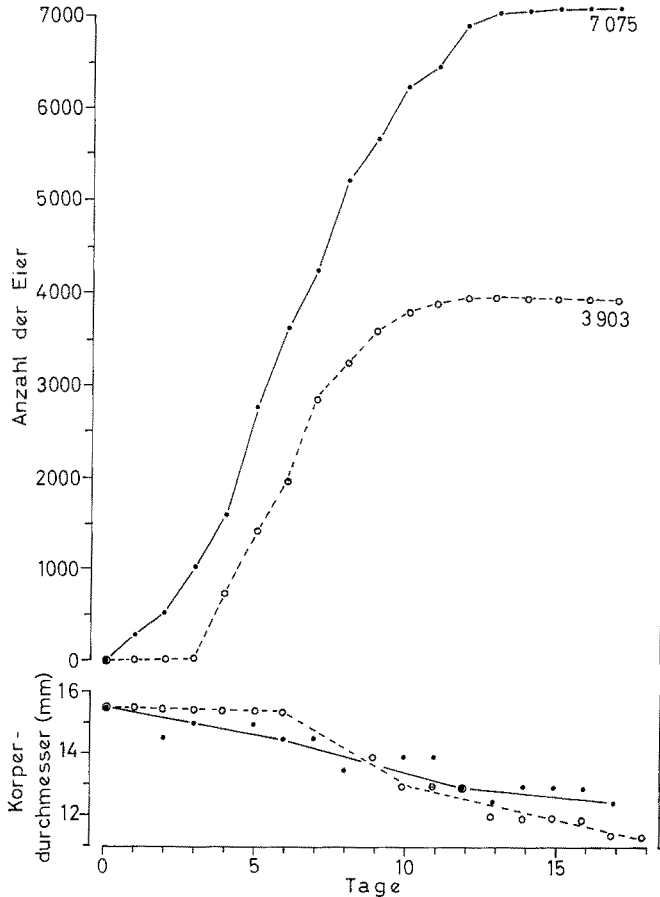


Abb. 2: Eiablage und Größenabnahme bei *Pleurobrachia pileus*. Die Kurven beziehen sich auf zwei Individuen (1. Individuum: durchgezogene Linien, 2. Individuum: gestrichelte Linien), die von einer Größe von 6 mm bis zur Größe von 15 mm bei Versuchsbeginn gehalten wurden. In den letzten 14 Tagen vor Versuchsbeginn erfolgte keine Eiablage. Die Angabe der Eizahl erfolgt additiv. Versuchstemperatur 10° C

lich zur Eiablage veranlaßt (vgl. GREVE 1970). Innerhalb von 14 Tagen legten sie annähernd 4000 bzw. 7000 Eier. Die sexuelle Stimulation durch Erhöhung der Eigenkonzentration bei Isolierung in kleinen Gefäßen wurde auch genutzt, um bei gut gefütterten Individuen den Beginn der sexuellen Aktivität festzustellen. Dieser liegt unter den angegebenen Bedingungen etwa beim Erreichen eines Körperdurchmessers von 5,5 mm. Frühere sexuelle Aktivität, etwa die Dissogonie, die REMANE (1956) auch für *P. pileus*

schildert, konnte weder durch diese Methode noch bei anderen Kulturversuchen beobachtet werden.

Pleurobrachia pileus ist euryök gegenüber allen untersuchten abiotischen Faktoren. Die Temperaturtoleranz wird schon durch die natürliche Verbreitung zwischen der 4°- und der 21°-C-Jahresisotherme wiedergegeben. Gelegentlich wird *P. pileus* auch bei niedrigeren und höheren Temperaturen angetroffen. Eine Methode zur Feststellung der Grenze, bis zu der ein Faktor von einer Population toleriert werden kann, ist die Er-

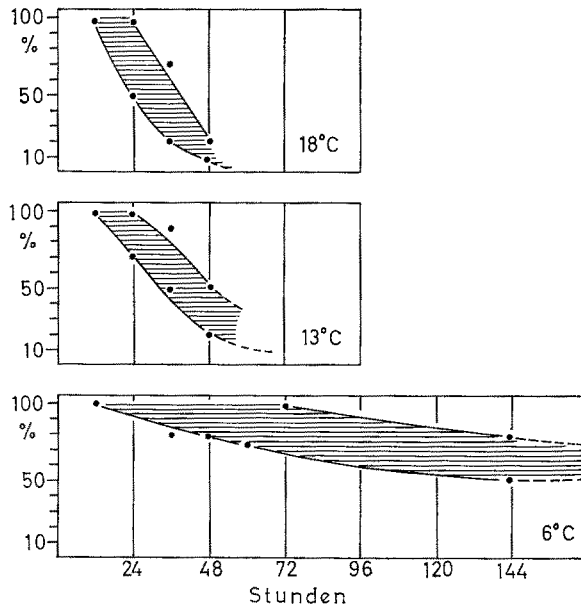


Abb. 3: Temperatur-Einfluß auf die Geschwindigkeit der Embryonalentwicklung von *Pleurobrachia pileus*. Schraffiert: Eier in der Entwicklung (Zweizellstadium bis Schlüpfen). Darunter: Einzellstadium; Darüber: geschlüpfte Jungtiere

mittlung der LD 50/24 Std., d. h. der Dosis, die bei 24stündiger Einwirkung eine Mortalitätsrate von 50% der Versuchstiere verursacht. Dementsprechend wurde die Wärmetoleranz von *P. pileus* in einem Planktonkreisel ermittelt. In zwei Versuchen mit je 8 Testindividuen, die vorher mehrere Tage bei 23° C gehalten worden waren, wurde bei täglicher Temperaturerhöhung um ein Celsiusgrad die Endtemperatur von 26° C erreicht. Bei dieser Temperatur starben jeweils 4 von 8 Testindividuen innerhalb von 24 Stunden. Bereits bei 24° C begannen die Ctenophoren häufig abwärtszuschwimmen. Diese Reaktion würde *P. pileus* unter natürlichen Bedingungen in tieferliegende kühlere Wasserschichten zurückführen. Unter den Versuchsbedingungen stießen sie auf die Sandoberfläche und fraßen Sandkörner. Da zusätzlich bei dieser Temperatur die Körperfestigkeit abgenommen hatte, führte dieses Verhalten zu Verletzungen der mit der Wasserströmung im Planktonkreisel über den Sandboden rollenden Individuen und trug so zum Absterben der Ctenophoren bei.

Die untere Grenze der Temperaturtoleranz liegt im Gefrierpunkt. Zwar gibt PAGENSTECHE (in KRUMBACH 1926) an, daß gefrorene Individuen nach dem Auftauen weiterlebten, doch ließen sich diese Angaben nicht bestätigen. Alle Versuche, *P. pileus* mit und ohne Glycerinzusatz schnell (einige Minuten) oder langsam einzufrieren, endeten mit dem Tod der Testindividuen. Temperaturen bis zum Gefrierpunkt wurden jedoch 24 Stunden ohne ersichtlichen Schaden ertragen; allerdings nimmt die Wimper Schlagfrequenz bei Temperaturen nahe 0° C so stark ab, daß die Versuchstiere zu Boden sinken.

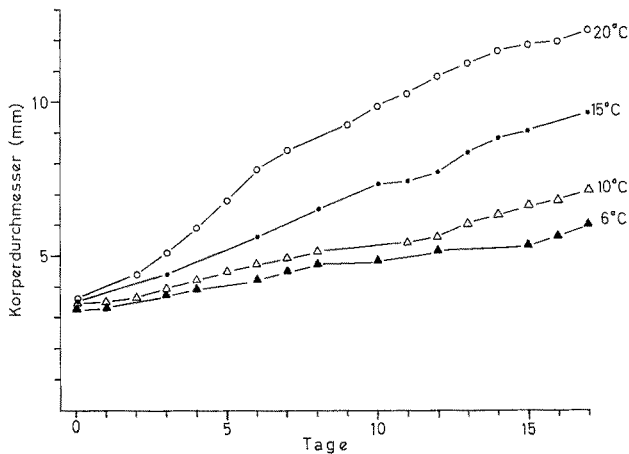


Abb. 4: Wachstum von *Pleurobrachia pileus* bei verschiedenen Temperaturen. Die Einzelwerte wurden bis zur Dekade gemittelt. Die Wachstumswerte gehören jeweils zu den entsprechenden Angaben zur Nahrungsaufnahmerate in Abbildung 5 (gleiche Kurvenkennzeichnung)

Die Temperatur begrenzt nicht nur den Lebensraum einer Art oder Population; sie greift auch entscheidend in die Geschwindigkeit funktioneller Prozesse ein. Die Temperaturabhängigkeit der Eientwicklungsgeschwindigkeit konnte an mehreren hundert Eiern von *P. pileus* untersucht werden (Abb. 3). Die Eiablage erfolgte in den beiden hierzu durchgeführten Versuchen bei 12° C, die Eientwicklung bei 6°, 13° oder 18° C. Die Überführung der Eier in die Versuchstemperaturen erfolgte unmittelbar nach deren Ablage. Der jeweilige Anteil an Eiern im Einzelstadium, im Zweizellstadium bis zum ungeschlüpften Jungtier und an freischwimmenden Jungtieren von *P. pileus* wurde durch Stichproben ermittelt. Nach 6 Tagen verpilzten die Eier; bis dahin waren in den bei 6° C durchgeführten Versuchen erst aus 20 % der Eier Jungtiere geschlüpft. In den anderen Versuchen ließ sich der Anteil an Jungtieren nur 48 Stunden lang ermitteln. Nach dieser Zeitspanne waren 50 % der Jungtiere bei 13° und 75 % der jungen Ctenophoren bei 18° C geschlüpft.

Neben dem Einfluß der Temperatur auf die Embryonalentwicklung von *P. pileus* konnte auch der auf Wachstums- und Futterrate adulter Individuen langfristig untersucht werden (Abb. 4 und 5). Die Versuchstiere, *P. pileus* von etwa 3 mm Körperdurchmesser, wurden am gleichen Tag auf der Helgoländer Reede gefangen und vor dem Versuch gemeinsam gehältert. Sie wurden anschließend zu 2–10 Individuen in Doppel-

küvetten in die vier verschiedenen Versuchstemperaturen (6°, 10°, 15° und 20° C) über führt. Parallelversuche waren nicht in allen Temperaturen möglich, da bei 6° C die Mortalität in einer Küvette zu hoch war. Die Versuchstiere wurden mit Copepoden gefüttert, die aus den täglichen Planktonfängen stammten und durch Filtration und kurze Hälterung isoliert wurden (zu etwa 90 % *Acartia longiremis* und *Temora longi-*

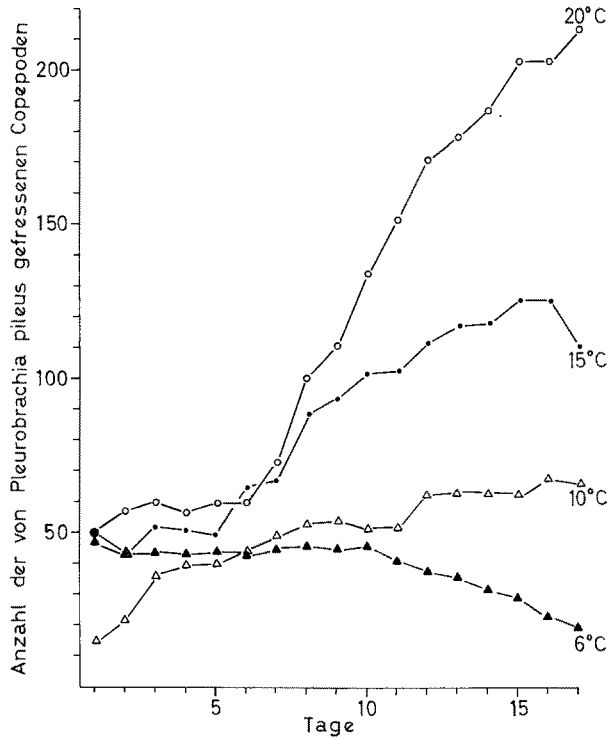


Abb. 5: Nahrungsaufnahme von *Pleurobrachia pileus* bei verschiedenen Temperaturen. Die Einzelwerte wurden bis zur Dekade gemittelt. (Nahrungsaufnahme = Copepodenvernichtungsrate.) Die einzelnen Kurven sind den Wachstumskurven in Abbildung 4 zuzuordnen

cornis; als Ersatzfutter wurden in einem Fall Nauplien des Salinenkrebse *Artemia salina* angeboten). Besonderer Wert wurde darauf gelegt, daß ständig lebende Futtertiere in nicht zu hoher Individuenkonzentration in den Küvetten vorhanden waren.

Durch jeweils vor und nach der Fütterung aufgenommene Fotos konnten Rückschlüsse auf die Nahrungsaufnahmerate der Ctenophoren nachträglich gewonnen werden (vgl. GREVE 1970). Außerdem wurden Größenmessungen an den Versuchstieren möglich, ohne diese zu stören oder die Tentakel zu verletzen. Auf einigen Kontrollfotos verdecken sich die *P. pileus* gegenseitig; dies, die Anreicherung von Copepoden in Bodennähe und das Versagen der Fotoeinrichtung bewirkten, daß ein lückenloses Material über den Versuchszeitraum nicht erstellt werden konnte. Es war jedoch möglich, an Hand der Fotos die Aktivität der einzelnen Individuen soweit zu kontrollieren,

daß in die ermittelten V_1 -Werte, die Vernichtungsrate pro Räuber (GREVE 1970), keine Fehler durch absterbende Individuen eingehen. Auch die Wachstumsraten wurden entsprechend korrigiert.

Die geringe Größenzunahme der *P. pileus* bei 6° C widersprach der Beobachtung, daß in der kalten Jahreszeit im Untersuchungsgebiet die größten *P. pileus* angetroffen werden. Der Versuch wurde daher ohne tägliche fotografische Kontrolle fortgesetzt (Abb. 6). Innerhalb von drei Monaten erreichten die Versuchstiere einen mittleren Kör-

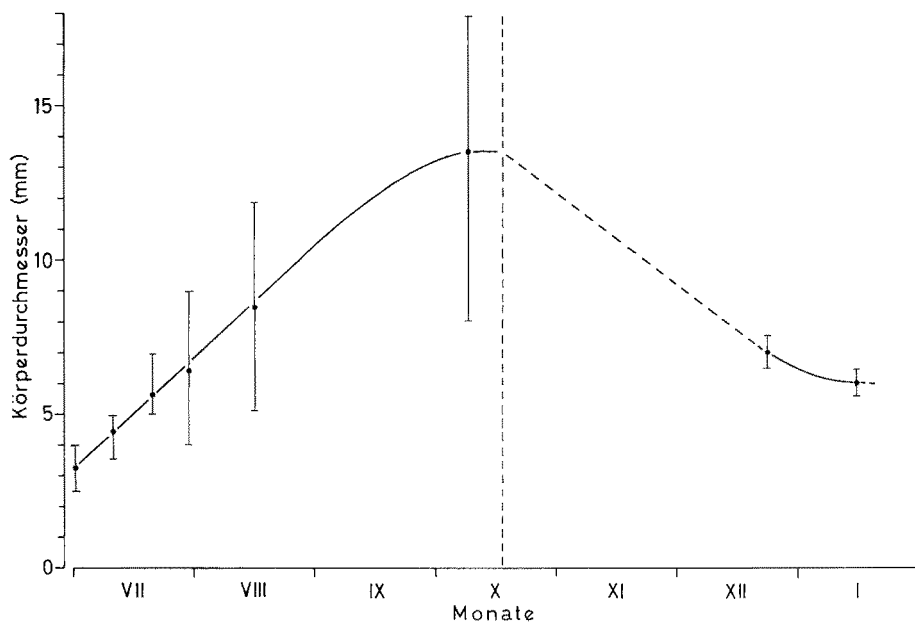


Abb. 6: Wachstum und Größenverlust von *Pleurobrachia pileus* bei 6° C. Punkte: mittlerer Durchmesser von 3 Versuchstieren mit Angabe der Streuung; unterbrochene Senkrechte: Beginn der Hungerperiode

perdurchmesser von 13,5 mm (vier der ursprünglichen 7 Individuen starben am Ende des ersten Versuchsmonats). Die so in ihrer Vorgeschichte bekannten Individuen wurden bei gleichbleibender Temperatur von 6° C einem Hungerversuch unterworfen. Nach starkem Größenverlust starb das kleinste Individuum nach dreimonatiger Hungerzeit; die beiden größten Ctenophoren überlebten sogar vier Hungermonate.

Ein Parallelversuch – ebenfalls bei 6° C im Planktonkreislauf durchgeführt – erbrachte ein ähnliches Ergebnis. Von 5 *P. pileus*-Exemplaren starben die letzten 3 nach dreimonatiger Hungerperiode. In anderen Experimenten wurde festgestellt, daß *P. pileus* auch nach starkem Schrumpfen in der Lage ist, wieder Nahrung aufzunehmen und erneut zu wachsen.

P. pileus ist euryhalin. In der Ostsee wurden adulte Individuen bei 7 ‰ S und juvenile bei 10 ‰ S angetroffen (MIELCK & KÜNNE 1935, KRUMBACH 1926, ACKEFORS 1969). Bei Schottland kommt *P. pileus* in ozeanischem Wasser von 35 ‰ S vor (FRASER

1970). Diese weite Spanne tolerierter Salzgehalte kann jedoch nicht schnell übersprungen werden. Wird *P. pileus* von einem Medium in ein anderes umgesetzt, dessen Salzgehalt sich nur um wenige (2–3 ‰) Promille vom anderen unterscheidet, ändert sich die Wimperschlagfrequenz, die Körpergallerte trübt sich, und in manchen Fällen kommt es zu Schleimabsonderungen. Die Testindividuen sinken zu Boden oder treiben an der Wasseroberfläche, bis sich oft erst nach Stunden das normale Verhalten wieder einstellt.

In weiteren Experimenten wurde versucht, durch langsame Änderungen der Salinität die Toleranz von *P. pileus* gegenüber hohen Salzgehalten festzustellen. Dazu wurden Versuchstiere in Planktonkreisel gebracht, in denen die durch die ständige Belüftung verursachte Verdunstung nicht wie sonst durch H₂O-Zugabe ausgeglichen wurde. Auf diese Weise stieg innerhalb von 3 bzw. 4 Wochen der Salzgehalt bis auf 45 ‰ S an. Diese Konzentration wurde von *P. pileus* ertragen, obwohl die Versuchstiere erheblich kleiner blieben als die Kontrolltiere. Die Toleranzgrenze wurde nicht erreicht, da die Fütterung mit Lebendfutter bei diesem hohen Salzgehalt zu schwierig wurde.

Die Salzgehaltserniedrigung des Hälterungswassers im Planktonkreisel wurde durch Zugabe von Regenwasser erreicht; und zwar konnten die Versuchstiere innerhalb eines Monats auf eine Salinität von 12 ‰ S gebracht werden. Sie ließen dabei noch keine Schädigung erkennen. Allerdings bestätigte sich die Beobachtung von MIELCK & KÜHNE (1935), die berichten, daß bei derart niedrigem Salzgehalt die Festigkeit des Ctenophorenkörpers erheblich abnimmt. Auch dieser Versuch mußte vor Erreichen der Toleranzgrenze abgebrochen werden, da keine Nahrungsorganismen zur Verfügung standen, die schnell genug an diesen niedrigen Salzgehalt angepaßt werden konnten, um den Versuchstieren als aktiv schwimmendes Futter zur Verfügung zu stehen.

HARDER (1952, 1968) gibt an, daß die Individuendichte von *P. pileus* wie auch von anderen Planktonorganismen an Sprungschichten zunimmt. Dieses Ergebnis ließ sich nur beschränkt bestätigen. Zwar zeigten sich bei experimentell erzeugten Sprungschichten (22 ‰ S/32 ‰ S; 14° C/18° C) vorübergehend Anreicherungen an allen Grenzschichten (Wasseroberfläche, Sprungschicht, Sedimentoberfläche); sobald die Versuchstiere jedoch zu ihrem normalen Verhalten zurückkehrten, das durch die Manipulation beim Umsetzen gestört war, verteilten sie sich annähernd gleichmäßig im Versuchsgefäß.

Lichtsinneseorgane sind bei Ctenophoren bisher nicht mit Sicherheit nachgewiesen worden (HORRIDGE 1964). *Pleurobrachia pileus* ließ auch bei schnellen Änderungen der Lichtintensität von nahezu völliger Dunkelheit bis zu 60 000 Lux keine photische Reaktion erkennen. Allerdings löste die durch intensive Bestrahlung bedingte Temperaturerhöhung im Wasser der Versuchsgefäße das Abwärtsschwimmen der Ctenophoren aus.

Mit dem Seegangserzeuger (Abb. 1) am Phytoplanktonkreisel wurde der natürliche Seegang simuliert. Eine experimentelle Untersuchung der einzelnen Wirkungskomponenten des Seegangs (Orbitalbahnen der Wasserteilchen, zerreißen Wasserkörper, in das Wasser gerissene Luftblasen und Druckschwankungen) in ihren Auswirkungen auf *P. pileus* wurde nicht durchgeführt. Die mehrtägigen Experimente im Phytoplanktonkreisel ließen erkennen, daß der simulierte Seegang die Aufenthaltstiefe der sich normal verhaltenden (mit ausgestreckten Tentakeln fischenden) *P. pileus* beeinflusst. Im stillen Wasser sammeln sich die Ctenophoren an der Wasseroberfläche, bei

Seegang bevorzugen sie tiefere Wasserschichten. Im Experiment wurden etwa 150 Exemplare von *P. pileus* nach mehreren Tagen der Hälterung im Phytoplanktonkreislauf bei normaler Wasserrotation dem Einfluß des Seegangserzeugers ausgesetzt. Die Tiefenverteilung der Ctenophoren wurde fotografisch registriert, das Verhalten direkt beobachtet; neben den direkten Fluchtreaktionen der von einem „Brecher“ überraschten Individuen ließ sich eine Verringerung der Tentakellänge beim Treibfang feststellen.

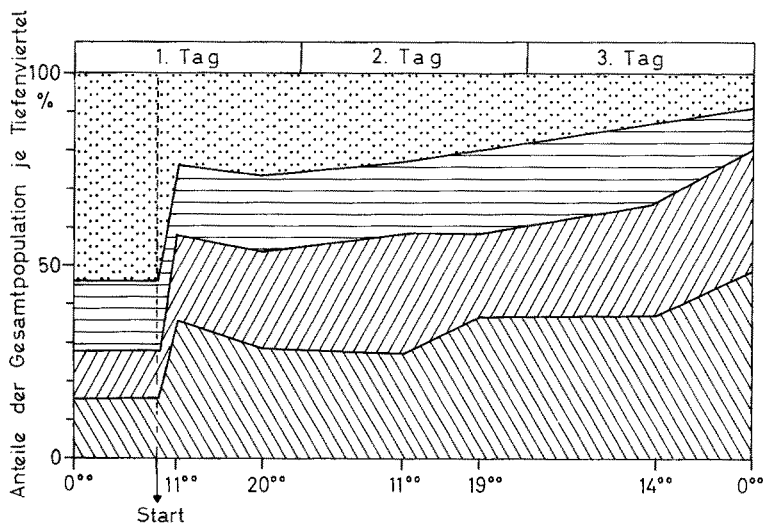


Abb. 7: Änderung der Tiefenverteilung von *Pleurobrachia pileus* im Phytoplanktonkreislauf unter Seegangseinfluß, wiedergegeben als prozentuale Anteile der Gesamtpopulation im jeweiligen Tiefenviertel; punktiert: oberstes Tiefenviertel, die weiteren nach unten anschließend

Bei der Auswertung der Fotos wurden jeweils die im 1. bis 4. Viertel der Gesamtphytoplanktonkreiselhöhe sichtbaren Individuen gezählt. Die daraus errechnete prozentuale Verteilung diente als Grundlage für die Darstellung (Abb. 7). In ihr wird deutlich, wie sich sofort nach dem Einsetzen des Seegangs die Tiefenverteilung kurzfristig ändert. Außer dieser kurzfristigen Reaktion erfolgt aber auch eine langfristige Annäherung der Ctenophoren an den „seegangsärmeren“ Teil des Gefäßes. Die physiologischen Grundlagen einer solchen langfristigen Wirkung des Seegangs als ökologischer Faktor sind noch ungeklärt. Ihre Bedeutung wird jedoch auch durch die Tatsache unterstrichen, daß nach Beendigung der Seegangssimulation mindestens ein halber Tag benötigt wird, bis sich eine Verteilung mit deutlicher Oberflächendominanz einstellt (vgl. SCHÖNE 1970).

Neben den seegangsbedingten Turbulenzen an der Wasseroberfläche spielen die strömungsbedingten Wasserbewegungen in Bodennähe eine besondere Rolle für *Pleurobrachia pileus* (GREVE 1971). So zeigte sich bei Versuchen im Planktonkreislauf, daß die Länge des einzelnen Bodenkongaktes von der Wasserrotationsgeschwindigkeit abhängig ist.

Passive Individuen werden durch die Wasserbewegung reaktiviert. Außerdem

trägt die Wasserströmung aber auch die im Wasser treibenden *P. pileus* Benthosbewohnern zu, welche die Ctenophoren z. T. begierig fressen. Mit zunehmender Strömungsgeschwindigkeit werden derartige Kontakte häufiger, die Anzahl erfolgreicher Fanghandlungen nimmt jedoch ab, weil die Ctenophoren bei einem kurzen Kontakt nur selten festgehalten werden können. Um festzustellen, ob allein der Bodenkontakt bei bestimmten Sedimentarten *P. pileus* schädigen kann, wurden Feinsand, Grobsand, Kies und Muschelschill vergleichend in ihrer Wirkung auf *P. pileus* untersucht. Die vier Sedimentarten wurden auf die oberste Sandschicht im Planktonkreisel aufgetragen. In einem zehntägigen Versuch hatten jeweils 10 Ctenophoren bei niedrigem Wasserstand und schneller Rotation häufig Bodenkontakt. Es zeigten sich jedoch keine entscheidenden Unterschiede in der Reaktion der *P. pileus* auf die verschiedenen Sedimentoberflächen.

P. pileus ist eine neritische Form, die häufig in sestonreichen Meeresgebieten vorkommt. Im Phytoplanktonkreisel wurde untersucht, wie hoher Sestongehalt *P. pileus* beeinflusst. Dabei stellte sich heraus, daß weder organischer Detritus noch Diatomeen in hoher Konzentration das Fangverhalten der Ctenophoren wesentlich stören können. *P. pileus* frißt bei nur geringfügiger Tentakelverkürzung auch wenige Copepoden, die sich neben dem nicht aktiv schwimmenden Seston im Kreisel befanden. Nichttierische Partikel konnten anschließend in ihrem Pharynx nicht gefunden werden. Als an Stelle des organischen Sestons Treibsand in den Phytoplanktonkreisel gebracht wurde, blieb dieser zum Boden zurückfallend an den Fangfäden der *P. pileus* hängen. Die Ctenophoren fraßen den Sand, sanken durch diese Erhöhung ihres Gewichts ab und gerieten in das dichte Sandtreiben in Bodennähe. Dabei wurde ein Teil der Versuchstiere verletzt.

Auch nicht natürliche Sestonpartikel stören das Schwimmverhalten und die Nahrungsaufnahme der adulten *P. pileus* nur wenig. In Experimenten mit dem bei der Verklappung von Abwässern einer Titanfabrik bei Helgoland entstehenden $\text{Fe}_2(\text{OH})_3$ (vgl. KAYSER 1969) und dem als Abfall bei der Aluminiumproduktion entstehenden „Rotschlamm“ wurden Verdünnungen der Originalabfalls-substanzen bis zu 1 : 25 000 (Substanz in ml bzw. g pro l Meerwasser) getestet. Es zeigte sich, daß die Ctenophoren die verfütterten Copepoden aus Gefäßen ohne künstliches Seston nur wenig schneller herausfingen als aus den Testgefäßen mit den in Suspension gehaltenen Abfallstoffen.

Die Anpassung *Pleurobrachia pileus* an das Leben in sestonreichen Biotopen unterstreicht auch das Ergebnis eines weiteren Experiments. Darin wurde festgestellt, daß *P. pileus* aktiv schwimmende Beuteorganismen fängt, während gleichgroße passive Drifter nur selten gefressen werden. Der Versuch wurde in einer Doppelkuvette durchgeführt, in der nacheinander jeweils 100 Seezungeneier (*Solea vulgaris*), 100 Seezungenlarven (frisch geschlüßt, 2,5–3 mm lang) und 100 Metanauplien des Salinenkrebses (*Artemia salina*, etwa 3 mm lang) als Futter angeboten wurden. Die Ctenophoren (Körperdurchmesser je 12 mm) wurden fotografisch und direkt optisch kontrolliert. Abbildung 8 zeigt die Veränderungen der Futterorganismenkonzentration während der Versuche. Die Organismen mit hoher Schwimmaktivität und großer Oberfläche wurden schneller erbeutet als die inaktiveren, oberflächenärmeren. Diese Selektion aktiv schwimmender Formen als Futter befähigt *P. pileus* besonders gut zum Leben zwischen vielen Sestonpartikeln.

Von den Organismen ihres Biotops haben die Ctenophoren als holoplanktonische Formen natürlich besonders intensive Relationen zu den anderen Holoplanktern. Copepoden und Cladoceren bilden nach BISHOP (1968, 1969), FRASER (1966, 1967, 1970) und LEBOUR (1922, 1923) den Hauptteil der Nahrung von *P. pileus*. Versuche, frisch

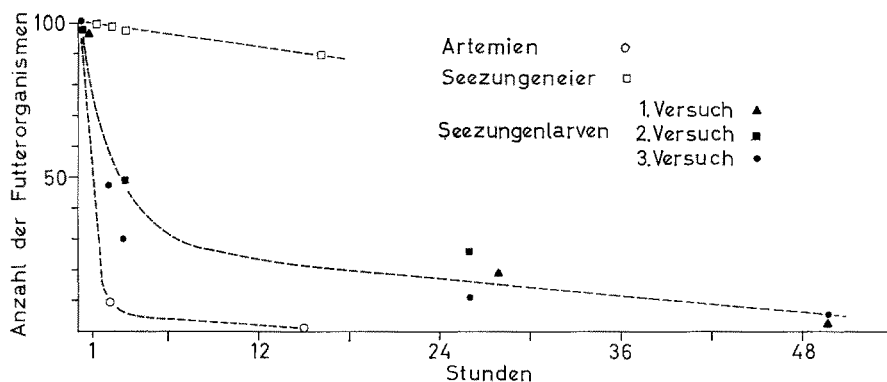


Abb. 8: Einfluß von Aktivität und Oberfläche der Futterorganismen auf die Fangrate von *Pleurobrachia pileus*. Annähernd gleichgroße Eier bzw. Larven der Seezunge *Solea vulgaris* und junge Salinenkrebse (*Artemia salina*, ~ 2,5 mm Länge) wurden angeboten. Die nach Aktivität und Oberfläche stärksten Individuen von *A. salina* wurden schneller als die inaktiveren Fischlarven und die Fischeier zur Beute von *P. pileus*

geschlüpfte *P. pileus* mit verschiedenen pelagischen Copepoden zu füttern, schlugen jedoch regelmäßig fehl, da die Vertreter der untersuchten Arten (*Calanus helgolandicus*, *Temora longicornis*, *Acartia longiremis*) die Jungtiere schädigten. Das ergab ein Experiment, in dem zusammen mit jeweils 10 frisch geschlüpfte *P. pileus* 5 bzw. 20 Copepoden der genannten Arten in Schalen von 100 bzw. 300 ml über 48 Stunden gemeinsam gehältert wurden. Das Ergebnis (Tab. 1) zeigt die Schädigung der Ctenophoren in allen Fällen.

Tabelle 1

Einfluß von 3 Copepodenarten auf frisch geschlüpfte *Pleurobrachia pileus*. Die Einzelwerte geben an, wie viele junge Ctenophoren nach 48 Std. unter den Versuchsbedingungen noch lebten

Species	Copepodenkonzentration (Individuenanzahl/ml)			
	20/100	20/300	5/100	5/300
<i>Calanus helgolandicus</i>	0	0	1	0
<i>Temora longicornis</i>	0	0	0	2
<i>Acartia longiremis</i>	0	3	9*	3
Kontrolle	10	10	10	10

* In dieser Schale waren 3 der 5 Versuchs-Copepoden eingegangen.

Dieses Ergebnis wird ergänzt durch Beobachtungen an adulten Ctenophoren. Nicht alle Beuteorganismen, die sich in den Tentakeln fangen, werden gefressen, und nicht

alles Futter, das in den Pharynx gelangt, wird verdaut. Bei reichlichem Futterangebot oder Störungen der Ctenophoren während der Verdauung stößt *P. pileus* häufig ihren gesamten Pharynxinhalt wieder aus. Einzelne Beuteorganismen, die am Tentakel hängenbleiben, reißen oft Fangfäden ab und schädigen dadurch die Ctenophore. In Kulturversuchen mit abnorm hoher Copepodenabundanz konnte beobachtet werden, daß dadurch *P. pileus* im Extremfall inmitten ihrer Futterorganismen hungerte und schrumpfte, da sie sich ohne ihre Tentakel nicht ernähren kann; diese wurden aber nur 1,5 bis 2 cm lang, bevor sie erneut abgerissen wurden.

Die Tentakeln einer *P. pileus* werden kontinuierlich regeneriert (KRUMBACH 1926). Über die Geschwindigkeit dieses Prozesses können noch keine Angaben gemacht werden. In einigen Fällen wurden die Copepoden bei der Tentakelkontraktion mit in die Tentakeltaschen hineingerissen, aus denen heraus sie das umgebende Mesogloeageewebe schädigten, wodurch die *P. pileus* so stark verletzt wurden, daß sie eingingen. Über die Menge an Copepoden, die von *P. pileus* aufgenommen werden, liegen die Ergebnisse von BISHOP (1968, 1969) und GREVE (1970) vor. Eine weitere Gruppe von Crustaceen, die für die neritische Ctenophore im Plankton von ökologischer Bedeutung sein können, sind die Mysidaceen. Von ihnen wurden *Mesopodopsis slabberi*, *Mysis mixta* und *Praunus flexuosus* in einigen Aspekten ihrer Beziehungen zu *Pleurobrachia pileus* untersucht. Alle drei Arten können *P. pileus* als Nahrung dienen. Während *Mesopodopsis slabberi* jedoch in allen Altersstadien von der Ctenophore erbeutet werden kann, reißen sich adulte *Praunus flexuosus* und *Mysis mixta* fast immer von deren Tentakeln los. Da die Mysidaceen länger als der Pharynx der *P. pileus* sind, werden sie entweder beim Fraß geknickt oder ragen teilweise noch aus deren Mund heraus, während der zuerst aufgenommene Körperteil schon verdaut wird; kontinuierlich wird nach und nach das ganze Tier in den Pharynx eingeflimmert.

Fütterungsversuche mit *Mesopodopsis slabberi* machten deutlich, daß deren Verhalten – in der Strömung optisch orientiert an einem Ort zu verbleiben – sie leicht in Kontakt mit den Tentakeln adulter *P. pileus* zu bringen vermag. Mit hoher Wahrscheinlichkeit läßt sich darüber hinaus sagen, daß auch diese Mysidaceen junge Ctenophoren fressen oder zumindest schädigen.

REMANE (1956) fand im Pharynx einer jungen *Pleurobrachia pileus* ein Exemplar von *Sagitta setosa*, dem häufigsten Chaetognathen der Deutschen Bucht. Obwohl nicht auszuschließen ist, daß es sich hierbei um ein Fangartefakt handelt, kann angenommen werden, daß Chaetognathen juvenilen und adulten *P. pileus* als Futter dienen. Experimentelle Untersuchungen mit den schwer zu beobachtenden jungen *S. setosa* und jungen *P. pileus* führten zu keinem eindeutigen Ergebnis. Im Planktonkreisel zeigten sie ebenso wie die adulten *S. setosa* eine geringe Schwimmaktivität. Sie konnten daher ohne große Verluste gemeinsam mit *P. pileus* (adult) gehältert werden. Von besonderer Bedeutung für die Ökologie von *P. pileus* sind die übrigen 3 Ctenophorenarten der Deutschen Bucht, über die bereits berichtet wurde (GREVE 1970). *Beroe gracilis* ist von ihnen die für *P. pileus* wichtigste (auf die Populationsdynamik einflußreichste) Form, da sie ausschließlich von *P. pileus* lebt. Diese Ernährungsweise stellte eine Erschwernis der Untersuchungen an der Beroidee dar, da für experimentelle Untersuchungen ständig ausreichende Mengen von *P. pileus* als Nahrung zur Verfügung stehen müssen. Langfristige Hälterungsexperimente ließen sich daher nur an wenigen Exemplaren durch-

führen. Die Lebensgeschichte eines dieser Versuchstiere in der Zeit der kontrollierten Hälterung veranschaulicht einige der daraus zu erhaltenden Aufschlüsse über Wachstum, Nahrungsaufnahme und Fortpflanzung von *Beroe gracilis*. Das Individuum wurde im Februar 1968 auf der Helgoländer Reede gefangen. Bis Anfang April erfolgte eine unregelmäßige, unkontrollierte Fütterung bei 10 bis 12° C. Ab 5. April 1968 wurden die Größe der Beroidee, die Anzahl und mittlere Größe der verfütterten *Pleurobrachia pileus*, die Anzahl der von *Beroe gracilis* gelegten Eier und die Versuchstemperatur registriert. Die Eier wurden abpipettiert, soweit das im Planktonkreisel möglich war, und die dabei ermittelte Zahl aufgerundet. Nur unverletzte *P. pileus* wurden verfüttert.

Beroe gracilis wird auch bei starker Fütterung nicht größer als etwa 30 mm. Die Nahrungsaufnahmerate der Beroidee schwankt stark. Die Werte lagen im Versuchszeitraum zwischen 0,46 *P. pileus* pro Tag – ein Minimum zwischen dem 5. April und 2. Mai, bei dem das Versuchstier noch wuchs – und 8,4 *P. pileus* pro Tag, dem Maximum zwischen dem 21. Mai und 6. Juni. Sehr häufig folgte 24 Stunden nach der Nahrungsaufnahme die Abgabe der Eier. In der Phase der maximalen Nahrungsaufnahme gab *B. gracilis* insgesamt 2200 Eier, an einem Tag allein 600 Eier ab. Die Eiablage von *Beroe gracilis* erfolgte bei Temperaturen von 5° bis 20° C. Auch die Embryonalentwicklung konnte bei diesen Versuchstemperaturen verfolgt werden.

Tomopteris helgolandicus ist ein bei Helgoland nicht seltener Holoplankter; bei der gemeinsamen Hälterung mit *P. pileus* erwies sich der aktiv schwimmende Polychaet als echter Feind der Ctenophore, deren Tentakel er ebenso fraß wie Gewebeteile verletzter Individuen. Von den übrigen auf Helgoland vorkommenden Holoplanktern sind möglicherweise besonders Tintinnen und Appendicularien als Futter junger *P. pileus* von Bedeutung. Die experimentelle Untersuchung dieser Fragestellung scheiterte jedoch an methodischen Schwierigkeiten.

Von den meroplanktischen Hydromedusen kommen im Untersuchungsraum einige Arten in oft großer Individuendichte vor. Nach LÉBOUR (1923) fressen *Cosmetira pilosella* und *Phialidium hemisphericum* *P. pileus*. Zur Prüfung derartiger interspezifischer Relationen wurden im Planktonkreisel Individuen der Arten *Bougainvillia britannica*, *Eutonina indicans*, *Nemopsis bachei*, *Obelia* sp., *Phialidium hemisphericum*, *Rathkea octopunctata* und *Sarsia tubulosa* gemeinsam mit *Pleurobrachia pileus* gehältert. Nach den dabei angestellten, jeweils mindestens einwöchigen Beobachtungen war nur *Eutonina indicans* in der Lage, *P. pileus* zu fangen und zu fressen. *Phialidium hemisphericum* und *Rathkea octopunctata* halten sich zwar im Planktonfang oft an *P. pileus* fest; bei der gemeinsamen Hälterung kam es jedoch nie zum Fraß.

Von größerer Bedeutung als die Hydromedusen sind für die Population von *P. pileus* nach den bisherigen Beobachtungen mehrere Scophomedusen-Arten (CARGO & SCHULZ 1967, HAGMEIER 1930). In den Versuchen mit *Aurelia aurita*, *Rhizostoma octopus*, *Cyanea lamarckii* und *Chrysaora hysoscella* konnten die Experimente nur bei den beiden ersteren Arten über eine Woche hinaus ausgedehnt werden. Die beiden mit längeren Tentakeln ausgestatteten anderen Arten wurden selbst im großen Phytoplanktonkreisel in ihrem Fangverhalten gestört. Adulte *Rhizostoma octopus* und *Aurelia aurita* fraßen in den Experimenten keine adulten Ctenophoren. *Cyanea lamarckii* fraß *P. pileus* in einigen Experimenten, schädigte jedoch noch mehr Tiere

durch Nesselung. *P. pileus* wird von dem Nesselgift nicht getötet, schrumpft aber unter Abgabe einer Schleimwolke und ist vorübergehend bewegungsunfähig. *Chrysaora hysoscella* (Schirmdurchmesser 40 mm) fraß täglich 4–10 Individuen von *P. pileus* à 10 mm Körperdurchmesser. Die oben geschilderte Schleimabgabe von *P. pileus* senkte die Anzahl der erfolgreichen Fanghandlungen, da der außen an der Schleimwolke haftenbleibende Tentakel der Scyphomeduse sich leicht löste. Die Relationen junger Individuen aller genannten Arten zueinander wurden nicht untersucht.

Das neritische Plankton ist durch seinen hohen Gehalt an Larven benthischer Evertibraten gekennzeichnet (THORSON 1946, GIÈRE 1968). Die Untersuchungen der einzelnen im Larvenplankton beobachteten Arten in ihren Reaktionen zu *P. pileus* war nur beschränkt möglich. Die Fütterungsexperimente mit adulten *P. pileus* zeigten, daß aktiv schwimmende Larven im Größenbereich von etwa 400 µm bis zu den größten vorkommenden Formen, etwa den Larven von *Homarus gammarus*, von den Ctenophoren gefangen und gefressen werden. Inaktive und insbesondere kleine Larven fängt *P. pileus* (adult) nur selten (vgl. auch FRASER 1966, 1967, BISHOP 1969). Diese scheinen von größerer Bedeutung für die Jugendstadien von *P. pileus* zu sein. In den Züchtungsexperimenten wurden Erfolge nur verzeichnet, wenn die frisch geschlüpften *P. pileus* mit Larven von Tunicaten und Polychaeten gefüttert wurden (hierzu dienten insbesondere die Trochophoren von *Pomatoceros triqueter*). Veliger- und Pluteuslarven führten allerdings ebensowenig zum Züchtungserfolg wie Nauplien von *Balanus balanoides*.

Ebenfalls meroplanktonisch sind die meisten Fischlarven. Die Experimente mit Eiern und Larven der Seeszunge *Solea vulgaris* (Abb. 8) zeigten bereits, daß die geringe Aktivität einzelner Formen oder Entwicklungsstadien einen gewissen Schutz vor der Ctenophore darstellen kann. Das wird unterstrichen durch Versuche mit den Larven des Steinpickers *Agonus cataphractus*, die viel aktiver schwimmen. In einem Planktonkreislauf wurden zu 4 *P. pileus* (8, 10, 10 und 12 mm Körperdurchmesser) 30 frischgeschlüpfte *A. cataphractus* gegeben. Bereits 5 Minuten später befanden sich davon im Pharynx der Ctenophoren 10 Individuen (0, 3, 3, 4). Nach 24 Stunden fehlten 15 Fischlarven, nach 48 Stunden 20, nach 72 Stunden 22 und nach 96 Stunden 23 Individuen. Zwei Larven starben durch Ctenophoreneinwirkung, und 5 Exemplare von *A. cataphractus* überlebten den Versuch. In einem Parallelversuch fraßen 2 *P. pileus* (14, 16 mm Körperdurchmesser) in 24 Stunden 9 und in 48 Stunden 11 von 11 *Agonus cataphractus*-Larven (Versuchstemperatur in beiden Versuchen 10° C).

Fütterungsexperimente mit Larven des Sandaals *Ammodytes* sp. zeigten, daß auch heringsartige Larven von *P. pileus* gefangen werden. Larven von *Clupea harengus* standen nicht zur Verfügung.

Untersuchungen an adulten Fischen sind oft schwieriger durchzuführen als solche an Larven und Evertibraten; sie mußten sich daher auf einige kleinere Experimente und Beobachtungen beschränken. Das Fraßverhalten von *Cyclopterus lumpus* konnte, soweit es Ctenophoren betrifft, im Schauaquarium der Biologischen Anstalt Helgoland beobachtet werden. Ein Männchen von etwa 40 cm Länge, das eingewöhnt und schon mehrfach mit Ctenophoren gefüttert worden war, erhielt als Nahrung etwa 200 *Pleurobrachia pileus*, 30 *Beroe* sp. und 30 *Bolinopsis infundibulum* in einem etwa 1,5 m³ großen Hälterungsbecken. Als die ersten der gleichzeitig von oben zugegebenen Ctenophoren sich dem *C. lumpus* auf 30 bis 50 cm genähert hatten, schwamm der Fisch auf

und steuerte die Beute gezielt an. Dieser Erkennungsabstand wurde durch mehrere Beobachtungen bestätigt. Aus einem Abstand von 2–5 cm scheint der Fisch die Ctenophorenarten unterscheiden zu können. *Cyclopterus lumpus* verschmäht stets *Bolinopsis infundibulum*. Wurde die lobate Ctenophore gemeinsam mit einer *P. pileus* geschluckt, spuckt der Fisch beide Ctenophoren wieder aus. Eine spezielle Reaktion auf *Beroe* wurde nicht festgestellt. Die Nahrungsaufnahmerate betrug direkt nach der Fütterung 18 *P. pileus* pro Minute; einige Minuten später ließen sich nur 6–10 *P. pileus* registrieren, die von dem Fisch in gleichem Zeitraum gefressen wurden.

In weiteren Experimenten erwies sich *Centronotus gunnellus* als Ctenophorenfresser; *Gobius* sp., *Pleuronectes platessa* und *Ctenolabrus* sp. ließen angebotene *P. pileus* unbeachtet.

Die Tiefenverteilung von *Pleurobrachia pileus* zeigt eine starke Bevorzugung bodennaher Wasserschichten (GREVE 1971). Damit muß der Wechselwirkung zwischen Benthos und Pelagial in diesem Zusammenhang verstärkte Aufmerksamkeit gewidmet werden. Die vagile Macrofauna des Nordsee-Benthos besteht zu einem großen Teil aus decapoden Crustaceen. Unterwasseraufnahmen, Dredge-Fänge und Tauchgänge im Untersuchungsgebiet zeigten insbesondere ein häufiges Vorkommen von *Eupagurus bernhardus*. Der Einsiedlerkrebs wurde ebenso wie *Galathea squamifera*, *Carcinus maenas*, *Portunus holsatus* und *Crangon crangon* bezüglich seiner ökologischen Bedeutung für *Pleurobrachia pileus* untersucht. Einzelne Exemplare dieser Arten wurden dabei mit jeweils 10 *P. pileus* in 5-Liter-Planktonkreisläufen gehältert. Täglich einmal wurde festgestellt, wie viele Ctenophoren gefressen worden waren, bevor wieder neue *P. pileus* in entsprechender Zahl zugegeben wurden. Bei hoher Nahrungsaufnahmerate des Versuchstieres wurde mehrmals täglich kontrolliert. Auf diese Weise ließen sich die in Tabelle 2 zusammengestellten Nahrungsaufnahmeraten ermitteln.

Eupagurus bernhardus zeigte in diesen Experimenten eine Verhaltensweise, die besonders geeignet ist, um *Pleurobrachia pileus* zu fangen. Der Krebs erstieg im Planktonkreislauf erhöhte Steine und streckt seine Antennen waagrecht so aus, daß sie quer zur Strömung stehen. Die im Wasser treibenden Ctenophorententakel bleiben zumindest vorübergehend an den Antennen haften und werden von *E. bernhardus* dabei wahrgenommen. Durch die Reizung des Tentakels wird eine Tentakelkontraktion ausgelöst, durch die sich die Ctenophore an den Einsiedlerkrebs heranzieht. *Eupagurus bernhardus* springt gleichzeitig in Richtung des Kontaktes mit der *P. pileus*; seine Beine und Scheren sind dabei weit gespreizt, und nach mehreren derartigen Sprüngen gelingt es dem Krebs meist, die Ctenophore zu erfassen und unter sich festzuhalten; dann beginnt er sie zu fressen. Erregung und Suchbewegungen können schon durch einige Tropfen Preßsaft aus toten *P. pileus* verursacht werden.

Carcinus maenas frißt ebenfalls begierig *P. pileus*. Die Kürze der Antennen erlaubt jedoch nur eine geringere Fangeffektivität als bei *E. bernhardus*. *Crangon crangon* und *Pleurobrachia pileus* zeigen komplizierter strukturierte Relationen; adulte *C. crangon* vernichten kleine *P. pileus*; größere *P. pileus* (so beobachtet bei einem Individuum von 15 mm Körperdurchmesser) fressen bis zu 20 mm lange *C. crangon*.

Vom sessilen Macrobenthos wurden nur Coelenteraten untersucht. Sowohl kleinere Hydroidpolypen wie *Podocoryne* sp. (frißt Ctenophoreneier) als auch große solitäre Polypen wie *Metridium senile* (frißt adulte *P. pileus*) könnten die Populationsdynamik

von *Pleurobrachia pileus* direkt beeinflussen. Manche Scyphopolyphen entwickeln sich im Laboratorium nur dann normal, wenn sie Ctenophoren als Nahrung bekommen (CARGO & SCHULZ 1967). Die Ergebnisse der Versuche mit Coelenteraten sind ebenfalls in Tabelle 3 enthalten.

Tabelle 2

Fraß von *Pleurobrachia pileus* durch benthische Feinde. Aus den an mehreren Tagen gemessenen Einzelwerten wurde die tägliche Futterrate ermittelt. Verfüttert wurden nur unverletzte Individuen von *P. pileus* von 7 bis 8 mm Maximaldurchmesser; die Feindspecies sind nach der Höhe der Tagesfutterrate geordnet

Art	Individuengröße (mm)	Versuchsdauer (Tage)	Mittlere Tagesfutterrate (Individuen)
<i>Metridium senile</i>	Mundscheidendurchmesser 70	11	19
<i>Carcinus maenas</i>	Carapaxbreite 41	7	13,7
<i>Eupagurus bernhardus</i>	Carapaxlänge x-Breite	9	11,4
	14 × 10	9	6,3
	10 × 8	9	1,0
	4 × 3		
<i>Sagartia</i> sp.	Tentakelbereichsdurchmesser 50	9	9,8
<i>Portunus holsatus</i>	Carapaxbreite 32	5	7,8
<i>Galathea squamifera</i>	Carapaxlänge x-Breite	5	5,8
	22 × 15		
<i>Alcyonium digitatum</i>	2 Kolonien à 40 × 40 × 20	9	2,9
<i>Centronotus gunnellus</i>	Länge 120	2	2,0
<i>Crangon crangon</i>	Länge 36	8	0,6
<i>Gobius flavescens</i>	Länge 40	3	0,3
<i>Urticina felina</i>	Mundscheibendurchmesser 55	8	0,3
<i>Pleuronectes platessa</i>	Länge 60	9	0,0

Ein weiterer benthischer Feind von *Pleurobrachia pileus* wurde durch eine Gelegenheitsbeobachtung gefunden. In einem Planktonkreisel hielt ein im Sandfilter siedelnder Spionide eine Ctenophore mit seinen Tentakeln fest, bohrte sich mit dem Prostonium in sie hinein und fraß sie in 20 Stunden auf.

DISKUSSION

Die Vielzahl der Versuchsergebnisse und Beobachtungen über die Reaktionen von *Pleurobrachia pileus* auf veränderte abiotische Umweltfaktoren und die interpopulativen Relationen dieser Ctenophore zu den sie umgebenden Populationen spiegelt die

Komplexität der ökologischen Situation dieser Art wider. Rückschlüsse von den Laboratoriumsergebnissen auf die Verhältnisse im Freiland sind daher nur sehr beschränkt möglich. Am ehesten lassen sich noch aus den Wachstums- und Nahrungsaufnahmeraten bei verschiedenen Temperaturen (Tab. 3) im Laboratorium Vergleichswerte zum Freiland berechnen. In der Zeit vom 13. 5. 1968 bis zum 5. 6. 1968 stieg der mittlere Durchmesser der bei Helgoland gefangenen *P. pileus* von 3,5 auf 7 mm an. Dabei herrschte eine mittlere Biotoptemperatur von etwa 9° C. Die *P. pileus*, die bei vergleichbarer

Tabelle 3

Wachstum und mittlere tägliche Nahrungsaufnahmerate (V_1) von *Pleurobrachia pileus* bei verschiedenen Temperaturen

Temperatur (°C)	Anzahl Versuchsindividuen	Mittlerer Durchmesser (mm) 1. Tag	Maximaler Durchmesser (mm) 21. Tag	V_1 Copepoden
6	7	3,3	5,7	26,3
10	4	3,4	7,6	37,2
10	3	3,6	6,7	44,9
15	4	3,7	11,6	65,4
15	8	3,3	9,4	52,0
20	2	3,75	12,5	112,0
20	9	3,6	8,3	51,7

Temperatur im Laboratorium einen ähnlichen Größenzuwachs erkennen ließen, fraßen etwa 35 Copepoden pro Tag. Das bedeutet bei einer Abundanz von 10 *P. pileus* pro m³ einen täglichen Copepodenschwund von 350 Copepoden pro m³. Diese Größenordnung kann in Beziehung zur Abundanz der Ctenophoren und Copepoden im Juni 1967 und 1968 gesetzt werden (Juni 1967 etwa 600 Copepoden pro m³ bei 10 *P. pileus* pro m³; Juni 1968: etwa 3700 Copepoden pro m³ bei 2 *P. pileus* pro m [GREVE 1971]). Obwohl diese Zusammenstellung keine Kausalbeziehung beweist, spricht sie für einen Zusammenhang. Die große Anzahl der nicht untersuchten weiteren Faktoren läßt eine weitergehende Aussage nicht zu.

Verhaltensuntersuchungen und Freilandbeobachtungen sind notwendige Voraussetzungen für die Einschätzung von Teilaspekten der ökologischen Relationen einer Population zu ihrer Umwelt. Hierzu gehört die zeitweilige Bevorzugung der bodennahen Wasserschichten durch *Pleurobrachia pileus* im Untersuchungsgebiet. Wie die Versuche mit Gliedern des räuberischen Macrobenthos zeigen, kann dieses Verhalten für die Population mit dem Verlust vieler Individuen verbunden sein. Eine Untersuchung der Feinverteilung in den dicht über dem Meeresboden befindlichen Wasserschichten ist hier zur Klärung der tatsächlichen interpopulativen Relationen erforderlich.

Das Verhalten von *Pleurobrachia pileus* und besonders ihre Bevorzugung aktiv schwimmender Formen als Beuteorganismen lassen eine Prognose über die Zusammensetzung ihrer Nahrung unter Berücksichtigung des jeweils herrschenden Vorkommens der potentiellen Nährtiere zu. FRASER (1966, 1967, 1970) fand hauptsächlich Copepoden und Cladoceren im Pharynx der von ihm untersuchten *P. pileus*; obwohl bei sei-

nen Untersuchungen nicht bekannt war, wie hoch die Abundanz der verschiedenen Nährtiere war, stützen seine Ergebnisse diese Annahme. Es wird hierbei besonders deutlich, daß über die Entwicklung einer Population nicht das Angebot an Nährtieren an sich oder die Anzahl der potentiell räuberischen Formen entscheidet. Wichtiger ist, daß durch die Verhaltensbesonderheiten und andere populationsspezifische Eigenschaften die Wechselwirkungen auf diejenigen Populationen konzentriert, die nach Art eines biologischen Schlüssels und Schlosses zueinander passen (wie im extremen Fall von *Pleurobrachia pileus* und *Beroë gracilis*).

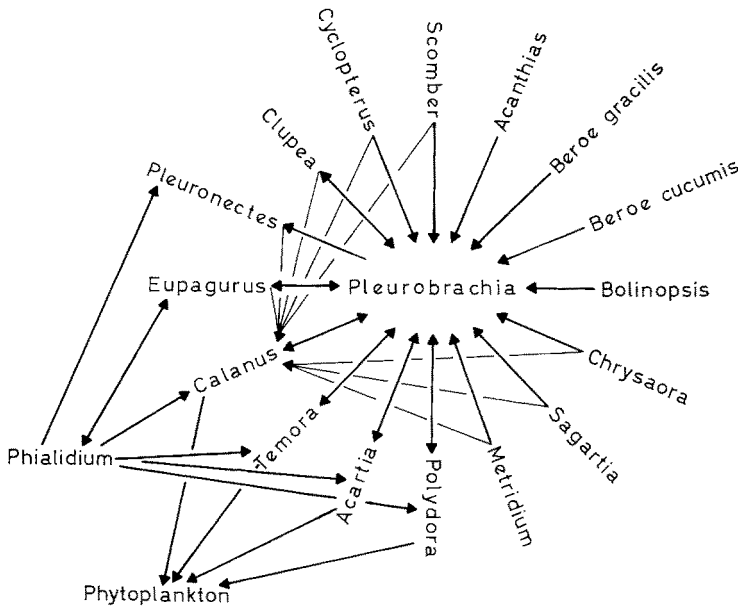


Abb. 9: Schema einiger mit *Pleurobrachia pileus* in direkter bzw. indirekter Relation stehender Populationen. Innerer Kreis: direkt wirkende Faktoren; dünne Pfeile: indirekte (sekundäre) Wirkung auf *P. pileus* über *Calanus*; äußerer angedeuteter Kreis: indirekt wirkende weitere Faktoren. Pfeilrichtung: Richtung der Einflußnahme bzw. Schädwirkung

Zur Analyse der Situation einer Population und zur Prognose ihrer Entwicklung wird es notwendig sein, die Wechselbeziehungen zwischen allen Entwicklungsstadien aller beteiligten Populationen einzubeziehen. Es gibt viele Versuche, diese ökologischen Relationen darzustellen; jede Beschreibung derart komplizierter Relationen muß zwangsläufig zu Vereinfachungen führen. So gibt das von PIMENTELL (1966) gebrauchte Modell der Beziehungen einer Population zu ihrer Umwelt hauptsächlich einen Eindruck von der Verschachtelung der Relationen. Ein entsprechendes, extrem vereinfachtes Schema für *Pleurobrachia pileus* soll diese Beziehungen veranschaulichen (Abb. 9). Um die untersuchte Population herum sind die in Relation mit ihr stehenden anderen angeordnet. Pfeile deuten die Richtung der Einflußnahme von den Agenden zu den Reagenden an. Von den weiteren Populationen und abiotischen Faktoren, die ihrerseits jede auf der Kreislinie liegende Population in ihrer Entwicklung beeinflussen, sind nur

Matrix der in Abbildung 10 wiedergegebenen interpopulativen Relationen. Die Symbole (+, -, 0) ersetzen Richtung und Stärke der Pfeile (vgl. Text)

Tabelle 4

Agend	Reagend
	<i>Pleurobrachia</i>
<i>Pleurobrachia</i>	0
<i>Beroe gracilis</i>	---
<i>Beroe cucumis</i>	---
<i>Bolinopsis</i>	
<i>Chrysaora</i>	---
<i>Sagartia</i>	
<i>Metridium</i>	---
<i>Polydora</i>	++
<i>Acartia</i>	+++
<i>Temora</i>	++
<i>Calanus</i>	+++
<i>Eupagurus</i>	+
<i>Pleuronectes</i>	+
<i>Clupea</i>	++
<i>Cyclopterus</i>	---
<i>Scomber</i>	+
<i>Acanthias</i>	---
<i>Phialidium</i>	0
„Phytoplankton“	0

einige für *Calanus* eingetragen. Zur Darstellung aller sekundären und tertiären Relationen, die ökologisch oft wichtiger sind als die primären, reicht dieses Schema nicht aus.

Eine einfache Methode, alle in Wechselwirkung miteinander stehenden Größen zu ordnen, bietet die Matrix. Die in Abbildung 9 erwähnten Populationen bzw. biotischen Faktoren wurden zu einer solchen Matrix zusammengestellt. Dabei gelten sie in der Waagerechten als Agenden, in der Senkrechten als Reagenden. In Symbolen ist ausgedrückt, wie der einzelne Agend auf die Population des jeweiligen Reagenden wirkt. Die Wirkung ist vereinfachend als positiv oder negativ dargestellt. Da jeder Agend auch als Reagend aufgeführt ist, lassen sich schnell die sekundären Relationen und entsprechend die tertiären Relationen in diesem Modell des Ökosystems herausfinden. Die Lehrstellen in der Matrix zeigen an, wieviel mehr Informationen sie enthalten kann als das Schema (Abb. 9), nach dem sie angelegt wurde.

Unbefriedigend bei dieser Darstellungsweise ist vor allem die beschränkte Aussagefähigkeit der verwendeten Symbole. Am Beispiel der Wechselbeziehung von *Pleu-*

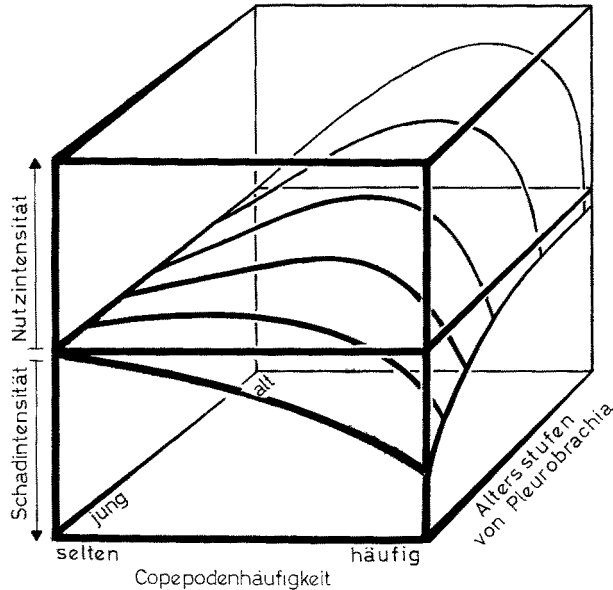


Abb. 10: Dreidimensionales Modell der interpopulativen Wechselbeziehungen zwischen *Pleurobrachia pileus* und adulten Copepoden einer Population. Mit steigender Abundanz des Copepoden nimmt seine Schadwirkung auf die jungen Ctenophoren (vgl. Tab. 1) und die positive Wirkung auf die adulten als Futterorganismus zu. Bei sehr hoher Abundanz sinkt der Effekt wieder unter die Indifferenzebene

robrachia pileus und *Temora longicornis* läßt sich das besonders deutlich zeigen. Wie die Experimente erwiesen, werden junge *P. pileus* von adulten *Temora* entscheidend geschädigt; adulte *P. pileus* leben jedoch hauptsächlich von solchen Copepoden. Zu dem dreifachen „+++“ muß daher ein „-“ treten, daß aber nur für ein bestimmtes Lebensstadium gilt. Auf der anderen Seite zeigte sich, daß bei extremer Abundanz von *Temora* mit einer Schädigung auch adulter *P. pileus* zu rechnen ist. Neben den verschie-

denen Altersstadien sollte daher auch die Abundanz des Agenden mit in das Symbol eingehen, das innerhalb der Matrix die Wechselbeziehungen der Populationen repräsentiert.

Ordnet man die drei genannten Variablen, Schad- bzw. Nutzintensität, Abundanz des Agenden definierter Art, Altersstufe etc. und die Altersstufen des Reagenden, den drei Koordinaten zu, so läßt sich ein Diagramm wie in Abbildung 10 darstellen. Aus ihm läßt sich direkt der biologische Effekt des Agenden ablesen: z. B. (vorn von links nach rechts): Je häufiger adulte Copepoden sind, um so stärker werden junge *P. pileus* geschädigt; (hinten von links nach rechts): Mit zunehmender Häufigkeit der Copepoden verbessern sich zunächst die Lebensbedingungen für adulte *P. pileus* bis zu einem Maximum, bei noch höherer Abundanz tritt eine Schädigung auch der adulten Ctenophoren ein; (rechts von vorne nach hinten): Je älter *P. pileus*, um so geringer ist die Schädigung durch ein Massenvorkommen von adulten Copepoden.

Dieses Schema läßt im Zusammenhang mit der Matrix eine recht weitreichende Symbolisierung biologischer Relationen zu. Damit kann es Vorstufe für eine Ökosystemanalyse sein, die die Vernetzung der interpopulativen Relationen im Gegensatz zum Nahrungskettenmodell und anderen Schemata berücksichtigt. Auf welche Weise weitere Abhängigkeiten (z. B. von der Temperatur) einzubeziehen sind, ist an anderer Stelle dargelegt worden (GREVE 1969). Die in diesem würfelförmigen Diagramm angenommene Schad- und Nutzintensität steht für eine Vielzahl von unterschiedlichen biologischen Relationen. Diese Vereinfachung erschien jedoch notwendig, da nur so die Summe aller die Populationsdynamik beeinflussenden Komponenten in ein Funktionsmodell einbezogen werden konnte. Es stellt einen der Versuche dar, die WATT (1966) fordert, der die deskriptive Darstellung ökologischer Zusammenhänge durch das potentiell durch EDV-Anlagen verarbeitbare Modell ersetzt wissen möchte.

ZUSAMMENFASSUNG

1. Die tentakulate Ctenophore *Pleurobrachia pileus* FABR. wurde im Laboratorium kultiviert und ökologischen Experimenten unterworfen. Als Kultur- und Experimentiergefäße dienten der Planktonkreisel, der Phytoplanktonkreisel und die Doppelkuvette.
2. Individuen von *P. pileus* (15 mm Körperdurchmesser) legten in einem Zeitraum von 14 Tagen bis zu 7000 Eier ab; die kleinsten sexuell aktiven Individuen maßen 5,5 mm.
3. Versuche zur Temperaturtoleranz zeigten, daß *P. pileus* Temperaturen von -1° bis 26° C erträgt; die extremsten tolerierten Salzgehalte lagen bei 12 ‰ bzw. 45 ‰ S; beide Werte stellen keine absolute Toleranzgrenze dar.
4. Der Einfluß der Umgebungstemperatur auf die Entwicklungsgeschwindigkeit der Ctenophoreneier, die Nahrungsaufnahme- und Wachstumsrate wurde im Temperaturbereich von 6° bis 20° C untersucht. Innerhalb dieses Bereiches entwickelte sich *P. pileus* normal, zeigte jedoch deutlich abgestufte Reaktionen auf die unterschiedlichen Temperaturen.

5. Künstlich erzeugter Seegang bewirkt bei *P. pileus* eine Veränderung der Tiefenverteilung; die Ctenophore weicht der Oberflächenturbulenz aus.
6. Das Fangverhalten der Ctenophore wird auch von hohem Sestonengehalt des Hälterungswassers nur wenig gestört. Aktiv schwimmende Organismen werden bevorzugt gefangen. Treibsand kann zur Schädigung von *P. pileus* führen. Eisenhydroxidflocken und andere industrielle Abfallstoffe stören die Ctenophore nur wenig bei der Nahrungsaufnahme.
7. Die Wechselbeziehungen zwischen *P. pileus* und anderen Holoplanktonen sind teilweise sehr kompliziert. Für die verschiedenen Altersstufen der Ctenophore können z. B. adulte Copepoden nacheinander Feinde und Nahrungsorganismen sein.
8. Von den Formen des Meroplanktons sind besonders einige Scyphomedusen als Feinde von *P. pileus* von Bedeutung. Die Larven vieler benthonischer Evertebraten tragen zur Ernährung insbesondere junger Individuen von *P. pileus* bei. Fischlarven werden besonders dann von *P. pileus* gefressen, wenn sie aktiv schwimmen.
9. Bodenlebende Fische und das vagile Makrobenthos sind zum Teil Feinde von *P. pileus*; *Cyclopterus lumpus* frisst die Ctenophore begierig; *Eupagurus bernhardus* zeigt ein speziell für den Fang von *P. pileus* geeignetes Verhalten.
10. Ein Modell zur Beschreibung der interpopulativen Relationen zwischen *P. pileus* und ihren Nachbarpopulationen wird als Mittel zur Ökosystemanalyse vorgeschlagen.

Danksagungen. Die vorliegende Arbeit stellt einen gekürzten, veränderten und durch weitere Untersuchungen ergänzten Teil der Dissertation des Verfassers (GREVE 1969) dar. Für die Anregung zu diesen Untersuchungen und die Unterstützung in allen Phasen der Arbeit danke ich dem Leiter der Biologischen Anstalt Helgoland, Herrn Professor Dr. O. KINNE. Außerdem danke ich allen Mitarbeitern der Biologischen Anstalt Helgoland, die mir geholfen haben, insbesondere dem Werkstattpersonal, das viele Versuche erst ermöglichte. Mein besonderer Dank für ihre Hilfe bei der Versuchsauswertung gilt Fräulein M. HENGST. Ein Teil der Untersuchung wurde mit Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft durchgeführt.

ZITIERTE LITERATUR

- ACKEFORS, H., 1969. Ecological zooplankton investigations in the Baltic proper 1963–1965. Rep. Inst. mar. Res. Lysekil **18**, 1–139.
- BIGELOW, H. B., 1928. Plankton of the Gulf of Maine, Ctenophores. Bull. Bur. Fish., Wash. **40**, 365–380.
- BISHOP, J. W., 1968. Comparative Study of feeding by the ctenophores *Bolinopsis* and *Pleurobrachia*. Abstr. Paps. 31st A. Mtg. Am. Soc. Limnol. Oceanogr. (Wisconsin, 1968).
- 1969. A comparative study of feeding rates of tentaculate ctenophores. Ecology **49**, 996–997.
- CARGO, D. G. & SCHULZ, L. P., 1967. Further observations on the biology of the Sea Nettle jellyfishes in Chesapeake Bay. Chesapeake Sci. **8**, 209–220.
- FABRICIUS, O., 1780. Fauna grönlandica. **1**, 360–363.
- FRASER, J. H., 1966. The biology of *Pleurobrachia* in Scottish waters. Coun. Meet. int. Coun. Explor. Sea (= C.M.-I.C.E.S.) P. 1.
- 1967. *Pleurobrachia* in Scottish waters 1966. Coun. Meet. int. Coun. Explor. Sea (= C.M.-I.C.E.S.) L. 2.
- 1970. The ecology of the ctenophore *Pleurobrachia pileus* in Scottish waters. J. Cons. perm. int. Explor. Mer. **33**, 149–168.

- GIERE, O., 1968. Die Fluktuationen des marinen Zooplanktons im Elbe-Ästuar. Arch. Hydrobiol. (Suppl. Bd) **31**, 379–546.
- GREVE, W., 1968. The "planktonkreisel", a new device for culturing zooplankton. Mar. Biol. **1**, 201–203.
- 1969. Zur Ökologie der Ctenophore *Pleurobrachia pileus* FABR. Math. nat. Diss., Kiel.
- 1970. Cultivation experiments on North Sea ctenophores. Helgoländer wiss. Meeresunters. **20**, 304–317.
- 1971. Ökologische Untersuchungen an *Pleurobrachia pileus* 1. Freilanduntersuchungen. Helgoländer wiss. Meeresunters. **22**, 303–325.
- HAGMEIER, A., 1930. Die Züchtung verschiedener wirbelloser Meerestiere. In: Handbuch der biologischen Arbeitsmethoden. Hrsg. von E. ABDERHALDEN. Urban & Schwarzenberg, Berlin, Abt. 9, Bd 5, 465–598.
- HARDER, W., 1952. Über das Verhalten von Zooplankton in geschichtetem Wasser. Kurze Mitt. fischbiol. Abt. Max-Planck-Inst. Meeresbiol. Wilhelmshaven **1**, 28–34.
- 1968. Reactions of plankton organism to water stratification. Limnol. Oceanogr. **13**, 156–168.
- HARTLAUB, C., 1893. Die Coelenteraten Helgolands. Wiss. Meeresunters. (Abt. Helgoland) **1**, 203–204.
- HAUENSCHILD, C., 1968. Hälterung und Laboratoriumszuchten bei Invertebraten. In: Methoden der meeresbiologischen Forschung. Hrsg. von C. SCHLIEPER, Fischer, Jena, 192–209.
- HORRIDGE, G. A., 1964. Presumed photoreceptive cilia in a ctenophore. Microsc. Sci. **105**, 311–318.
- KAYSER, H., 1969. Züchtungsexperimente an zwei marinen Flagellaten (Dinophyta) und ihre Anwendung in toxikologischen Abwassertests. Helgoländer wiss. Meeresunters. **19**, 21–44.
- KRUMBACH, T., 1926. Ctenophora. Tierwelt N.- u. Ostsee **3 f**, 1–50.
- KÜNNE, C., 1939. Die *Beroe* der südlichen Nordsee. *Beroe gracilis* n. sp. Zool. Anz. **127**, 172–174.
- LEBOUR, M., 1922. The food of plankton organisms. J. mar. biol. Ass. U.K. **12**, 644–677.
- 1923. The food of plankton organisms 2. J. mar. biol. Ass. U.K. **13**, 70–92.
- MIELCK, W. & KÜNNE, C., 1935. Fischbrut- und Planktonuntersuchungen auf dem Reichsforschungsdampfer „Poseidon“ 1931. Wiss. Meeresunters. (Abt. Kiel) **19**, 1–118.
- PIMENTEL, D., 1966. Complexity of ecological systems and problems in their study and management. In: Systems Analysis in Ecology. Ed. by K. E. F. WATT. Acad. Press, New York, 15–35.
- REMANE, A., 1956. Zur Biologie des Jugendstadiums der Ctenophore *Pleurobrachia pileus* (O. F. MÜLLER). Kieler Meeresforsch. **12**, 72–75.
- SCHÖNE, H., 1970. Untersuchungen zur ökologischen Bedeutung des Seegangs für das Plankton mit besonderer Berücksichtigung mariner Kieselalgen. Int. Revue ges. Hydrobiol. **55**, 595–677.
- THORSON, G., 1946. Reproduction and larval development of Danish marine bottom invertebrates with special reference to the planktonic larvae in the sound. Meddr. Kommn. Danm. Fisk.- og Havunders. (Plankton) **4**, 1–523.
- WATT, K. E. F., 1966. Ecology in the future. In: Systems Analysis in Ecology. Ed. by K. E. F. WATT. Acad. Press, New York, 253–267.

Anschrift des Autors: Dr. W. GREVE
 Biologische Anstalt Helgoland (Meeresstation)
 2192 Helgoland
 Bundesrepublik Deutschland