

## Wirbellose Meerestiere als Parasiten, Kommensalen oder Symbionten in oder an Scyphomedusen

M. E. THIEL

*Zoologisches Institut und Zoologisches Museum der Universität Hamburg;  
Hamburg 13, Bundesrepublik Deutschland*

**ABSTRACT:** Marine invertebrates as parasites, commensales or symbionts associated with Scyphomedusae. Observations on invertebrates living in or on Scyphomedusae are compiled from literature. 51 species of 28 genera are listed as hosts for different taxa (Actiniariae, Turbellaria, Trematoda, Cestoda, Nematoda, Crustacea, Echinodermata and Cephalopoda). The relation of these invertebrates to their hosts is discussed and characterized as parasitism, commensalism or symbiosis. Trematodes and cestodes may be regarded as true parasites, with medusae as intermediate hosts and fishes as final hosts. The feeding on detritus from the mouth-frills may be interpreted as a cleaning symbiosis. The associations of the recently discovered deepsea medusa *Deepstaria enigmatica* with the giant isopod *Anuropus* sp. and the rhizostome *Catostylus ouwensi* with the parasitic *Ouwensia catostyli* (the taxonomic position of which is still unclear) are described and discussed in detail.

### EINLEITUNG

Über das Vorkommen wirbelloser Tiere als Parasiten, Kommensalen oder Symbionten in oder an Scyphomedusen, deren Körper zum großen Teil aus mehr oder minder fester Gallerte besteht und nur sehr wenig fleischartige Substanz (Muskelgewebe, Geschlechtsorgane, ento- und ectodermale Epithelien) enthält, finden sich einige Mitteilungen bereits in der älteren Literatur über Scyphomedusen. So weist bereits BASTER (1762) darauf hin, daß in *Cyanea capillata* Parasiten oder Kommensalen vorkommen. Während diese Beobachtung erst etwa 100 Jahre später von VAN BENEDEN (1876) übernommen und dadurch bekannt wurde, teilte schon PERON (1801) den Fund einer Bandwurmlarve in einer *Phyllorhiza rosea*, wohl der späteren *Mastigias rosea*, mit (DOLLFUSS, 1923, 1929). FABER (1829) stellte das Vorhandensein von kleinen parasitischen Crustaceen in den "Respirationshöhlen" (= Subgenitalhöhlen) von *Aurelia aurita* fest, und KOTZEBUE (1830) sah auf der berühmten Reise um die Welt auf der "Rubrik" auf dem Schirm einer "Pelagia mit der gelben Magenhaut" einen Cirripedier der Gattung *Cineras* sitzen. Im gleichen Jahre erwähnt DELLA VALLE (1830) in der Beschreibung von *Cassiopea borbonica* (= *Cotylorhiza tuberculata*) das Vorkommen von Distomeen, die er *Distoma carinariae* nennt. So ist bereits bis zum Ende des 1. Drittels des 19. Jahrhunderts das Vorkommen von Trematoden, Cestoden, Crusta-

Tabelle 1

Übersicht über die Scyphomedusenarten, an oder in denen wirbellose Meerestiere als Parasiten, Kommensalen oder Symbionten gefunden sind, nebst ihren Fundorten

Arten	Gäste	Sitz in der Meduse	Fundorte	Autoren
<i>Stauromedusae</i>				
<i>Halicystis</i> sp.	Arachnoide <i>Ammothea</i> sp.	Tentakel am Schirmrand	Shimushiri (Kurilen)	UCHIDA & HANAOKA (1953)
<i>Thaumatoscyphus distinctus</i>	Pygogonide <i>Phoxichilidium femoratum</i>		Norwegische Küste	PRELL (1909)
<i>Lucernaria auricula</i>	<i>Psorospermium lucernariae</i>		-	VALLENTIN (1888)
<i>L. cycliformis</i>				
<i>Cubomedusae</i>				
<i>Chiropsalmus quadrumanus</i>	<i>Libinia dubia</i>	In und auf dem Schirm	Mississippi Sound	PHILLIPS et al. (1969)
<i>Charybdaea marsupialis</i>	Trematoden	In der Schirmgallerte	Agadir	H. THIEL (mündliche Mitteilung)
<i>Coronatae</i>				
Coronate unbest.	Aktinienlarven unbest.			
<i>Periphyllia periphylla</i>	tetraphyllidenartiges Plerocercoid	Mesogloea eines Randlappens	Golf von Mexico	YANEZ (1951) PHILLIPS & LEVIN (1973)
<i>Semaeostomae</i>				
<i>Pelagia (noctiluca?)</i> mit gelblichem Magen	Cirriped <i>Cineras</i>	Auf dem Schirm	Zwischen Radakinseln und Kamtschatka	KOTZEBUE (1830)
<i>Pelagia noctiluca</i>	<i>Distomum pelagiae</i>	Magen, Genitaltaschen Mesogloea	Neapel	KÖLLICKER (1849) teste DOLLFUSS (1963) TATTERSALL (1906)
<i>Pelagia</i> indet.	<i>Hyperia galba</i>		Ballynakill und Botenhafen (Irland)	KISHINOUE (1910)
<i>P. panopyra</i>	Weichschaliges Cirriped <i>Onclasma</i> und viele unbestimmte Amphipoden	Mundarme und unter dem Schirm	Japanische Gewässer	
<i>P. perla</i>	<i>Hyperia galba</i>		Kieler Bucht	BUCHHOLZ (1953)
<i>P. noctiluca</i>	Hyperien		Mittelmeer/Cap Sicé	PEREZ (1958)
<i>P. noctiluca</i>	<i>Argonauta hians</i>	Gipfel des Schirmes	Peru - Strom	KRAMP (1968) M. E. THIEL (1971)
<i>P. noctiluca</i>	<i>Hyperia galba</i>		Villefranche-sur-mer	LAVAL (1972)

<i>Chrysaora bysoscella</i>	<i>Hyperia galba</i>	-	Ballinakill, Boten- hafen und Ardfry (Irland) Kieler Bucht Mündung des Vigo	TATTERSALL (1906)
<i>C. bysoscella</i>	<i>Hyperia galba</i>	Mundarme und z. T. Subgenitalhöhlen		BUCHHOLZ (1953)
<i>C. bysoscella</i>	<i>Cancer medusarum</i>	Scharen von Amphipoden unter dem Schirm		ALVARADO (1956)
<i>C. bysoscella</i>	<i>Hyperia galba</i>			DALES (1966)
<i>C. bysoscella</i>	<i>Hyperia galba</i>	Unter dem Schirm, in Subgenitalhöhlen und Magentaschen	Villefranche-sur-mer Brasilianische Küste	LAVAL (1972) MÜLLER (1860)
<i>Chrysaora spec.</i>	<i>Peachia Gosse</i> (gen. <i>Philo- medusa</i> )	Meist Schirmoberfläche, zuweilen auch auf der Subumbrella		BOWMAN et al. (1963)
<i>Dactylometra</i> (sog. Chesapeake seanettle)	hyperide Amphipoden		Chesapeake Bay	
<i>Dactylometra pacifica</i>	Phyllosomalarven			SHOJIMA (1963)
<i>Dactylometra quinquecirrha</i>	<i>Metacercarien</i> von <i>Distomum pyriforme</i>		Japanische Gewässer bei Seika	STUNKARD (1967, 1968)
<i>D. quinquecirrha</i>	Unencystierte Metacercarien von <i>Neopechona pyriforme</i>		Woods Hole	STUNKARD (1969)
<i>D. quinquecirrha</i> (Seanettle)	<i>Libinia dubia</i>		Woods Hole, z. T. im Aquarium gezüchtet	PHILLIPS et al. (1909)
<i>Cyanea capillata</i>	<i>Callinectes sapidus</i>		Mississippi Sound	
<i>Cyanea capillata</i>	Parasiten oder Kommensalen		Holländische Gewässer	BASTER (1762)
<i>Cyanea capillata</i>	Parasiten oder Kommensalen		Holländische Küste	VAN BENEDE (1866)
<i>Cyanea capillata</i>	<i>Hyperia galba</i>		Skagerrak, dänische Gewässer	MEINERT (1890)
<i>Cyanea capillata</i>	<i>Hyperia galba</i>		Elbmündung	DAHL (1893)
<i>Cyanea capillata</i>	<i>Hyperia latreillei</i>		Bruthöhlen (= Subgenitalhöhlen)	MEYER & MÖBIUS (1862)
<i>Cyanea capillata</i>	<i>Hyperia galba</i>		Kieler Bucht	BUCHHOLZ (1953)
<i>Cyanea capillata</i>	<i>Charybdis cruciata</i>		Moreton Bay	SUZUKI (1965)
<i>C. capillata</i>	<i>Hyperia galba</i>		Irische Küste	teste TATTERSALL (1906)
<i>C. capillata</i>	<i>Hyperia medusarum</i>	Unter dem Schirm	Nord- und Ostsee	STEPHENSON (1927)
<i>C. capillata</i>	<i>Peachia hastata</i>			KÜNNE (1948)
<i>C. capillata</i>	<i>Hyperia galba</i>		Nord- und Ostsee Espe Grund	DAHL (1959a)
<i>C. capillata</i>	<i>Hyperia galba</i>		Golf von Finnland	HAATHELA & LASSIG (1967)
<i>C. capillata</i>	<i>Libinia dubia</i>		und nördliche Ostsee Mississippi-Mündung	PHILLIPS et al. (1972)

Fortsetzung Tabelle 1

Arten	Gäste	Sitz in der Meduse	Fundorte	Autoren
<i>C. capillata</i>	<i>Hyperia galba</i>	Gallerte des Schirmandes	Villefranche-sur-mer	LAVAL (1972)
<i>C. arctica</i>	<i>Peachia parasitica</i>	und der Mundarme	Arktis	CARLGEN (1932)
<i>C. mülleriambae</i>	Distomeenartige Lebewesen	Gallerte des Schirmandes	St.-Vincent-Golf	HAACKE (1886)
		und der Mundarme	(Südastralien)	
<i>C. mülleriambae</i>	Ectoparasitische Anthozoe,	Gallerte des Schirmandes	St.-Vincent-Golf	HAACKE (1886)
	wahrscheinlich <i>Halcampa</i> -Art	und der Mundarme	(Südastralien)	
<i>C. capillata</i> var. <i>marginata</i>	Larven von <i>Peachia</i>	An den Mundgardinen	Kanal d'Entrecasteaux	BLACKBURN (1948)
			(SO Tasmanien) und	
			Hobsonbay Port	
			Philipp (Südastralien)	
<i>Cyanea rosea</i>	Crustaceen, Mollusken?	Zwischen den Tentakeln	Antarktis	FREYCINET (1833)
<i>Desmonema gaudichaudi</i>	<i>Hyperia macrocephala</i>			WHILE & BORSE (1972)
	= ? <i>galba</i>			
<i>Aurelia aurita</i>	Parasitische Crustaceen	Respirationssäcke	Isländische Gewässer	FABER (1829)
<i>Aurelia aurita</i>	<i>Hyperia latreillei</i> = ?	(= Subgenitalhöhlen)		
	<i>Hyperia galba</i>	Bruthöhlen (= Subgeni-	Lofoten-Inseln	SARS (1879)
<i>Aurelia aurita</i>	Parasitic <i>Hyperia</i>	talhöhlen im Schirm)		
<i>Aurelia aurita</i> (colpota)	Ophiuride			MCINTOSH & PRINCE
<i>Aurelia aurita</i>	<i>Hyperia galba</i>			(1890)
<i>Aurelia aurita</i>	<i>Hyperia galba</i>		Küste vor Irland	CHUN (1896)
	und <i>H. medusarum</i>		Nord- und Ostsee	TATTERSALL (1906)
<i>Aurelia aurita</i>	<i>Hyperia galba</i>			STEPHENSEN (1927)
<i>Aurelia aurita</i>	<i>Phyllosoma</i> -Larven von			
<i>Aurelia aurita</i>	<i>Ibacus ciliatus</i>		Kieler Bucht	BUCHHOLZ (1953)
<i>Aurelia aurita</i>	<i>Libinia dubia</i>		Eisfjord (Dänemark)	METZ (1967)
			Japanische Gewässer	SHOJIMA (1963)
			vor Selka	
<i>Aurelia aurita</i>	<i>Hyperia galba</i>	In selbstgebohrten	Chesapeake-Bucht	JACHOWSKI (1964)
		Höhlen der Exumbrella		
<i>Aurelia aurita</i>	<i>Hyperia galba</i>		Dunbar-Hafen in	EVANS & ASHWORTH
			Felstümpeln bei	(1909)
<i>Aurelia aurita</i>	<i>Hyperia galba</i>		North Berwick	
<i>Aurelia</i> spec.	Harpacticider Copepod	Kleine Löcher der	Monterey Bay	FEWKES (1889)
	<i>Nicotra medusaea</i>	Exumbrella	Küste von New	HUMES (1953)
			Hampshire	
			(Porthmouth)	

<i>Aurelia aurita</i>	Ophiure + ? <i>Hyperia</i>	Schirmrand	ORTON (1922)
<i>A. aurita</i>	<i>Portunus dubius</i>	-	RATHE (1836)
<i>A. aurita</i>	<i>Hyperia galba</i>	-	ROMANES (1876)
<i>A. aurita</i>	<i>Hyperia galba</i>	-	LAVAL (1972)
	<i>Hyperia galba</i>	-	BOWMAN et al. (1963)
<i>A. limbata</i>	<i>Hyperia galba</i>	-	UCHIDA (1940)
Rhizostomidea			
<i>Cassiopea andromeda</i>	Unbekannte parasitische Larve	Tortugas	PERKINS (1908)
<i>Cassiopea andromeda</i>	<i>Periclimenes holibuisi</i>	Mundanhänge	BRUCE (1972)
<i>Cassiopea andromeda</i>	<i>Idiomysis tsurnamali</i>	Über der Meduse schwebend	BACESCU (1973)
<i>Cassiopea borbonica</i> (= <i>Cotylorhiza tuberculata</i> )	<i>Distoma carinariae</i>	Neapel	DELLA CHIAJE (1830)
<i>Nestrosoma coerulescens</i>	Planarien	Küste von Madras	MENON (1930)
<i>N. setouchiana</i>	Garnele	Japanische Inlandseen bei Misaki und Senzaki	KISHINOUE (1902)
<i>Mastigias papua</i>	Garnele mit derselben Farbe wie die Eier der Meduse	Unter dem Schirm schwimmend	UCHIDA (1926)
<i>Mastigias papua</i>	<i>Chlorocella gracilis</i> , <i>Latreutis anoplonyx</i> , <i>L. mucronatus</i>	Unter dem Schirm	
<i>M. albipunctata</i>	Copepoden, Brachyuren	Zwischen den kompliziert verzweigten Mundarmen	HAJASHI & MIYAKE (1968)
<i>M. scintillae</i>	<i>Periclimenes longicaudatus</i> , <i>Libinia fereira</i> , Isopoden (Cymotoideae)	-	STIASNY (1919, 1921) MOREIRA (1961)
<i>Phyllorhiza rosea</i> (= ? <i>Mastigias</i> spec.)	<i>Gyrocotyle medusarum</i>	-	PERON (1801), V. LINSTOW (1903), DOLLFUS (1923)
<i>Versuriga anadyomene</i>	Junge Stomatopoden	Mundarmkrausen	RAO (1931)
<i>Versuriga anadyomene</i>	Mehrere Krabben ohne nähere Bestimmung	Celerity Passage (Bucht von Bengalen)	KRAMP (1968a)
<i>Versuriga anadyomene</i>	Tintenfisch, wahrscheinlich <i>Loligo</i>	Galathea Station 369	
<i>Lychnorhiza malayensis</i>	Plattwürmer, Copepoden	10° 52' 10" N 98° 18' 40" O Madras-Küste	RAO (1931)
		Gallerte, Mundarme, Subgenitalporticus u. a.	MENON (1930)

Fortsetzung Tabelle 1

Arten	Gäste	Sitz in der Meduse	Fundorte	Autoren
<i>Lychnorhiza malayensis</i>	<i>Paramacrochiron sewelli</i> , <i>Paramacrochiron rhizostomae</i>		Eumore Estuary bei Madras, Insel Vaalai (Golf von Madras)	REDDIAH (1968) REDDIAH (1968)
<i>L. lucerna</i>	<i>Tetrarhynchidenlarven</i>	Mesogloea des Schirmes	Brasilianische Küste	VANNUCCI-MENDES (1951) VANNUCCI (1954) SCHULTZE (1898b)
<i>Acromioides stiphipterus</i>	<i>Ophiothrix</i>	Mit dem Rücken der Gastrogenitalmembran anliegend, Arme um die Mundarmpfeiler geschlungen	Ternate	
<i>A. purpurus</i>	Kleine cyclopsähnliche Crustaceen	Schirmrand unter Rhopal- larkanälen, Kopf zentral- wärts, nicht beschränkt auf bestimmte Teile der Meduse	Manila Bay	LIGHT (1914)
<i>A. rabanchatu</i>	Larvale Cestoden		Chilka See	SOUTHWELL (1921) HOLTHUIS (1947)
<i>Acromitus flagellatus</i>	<i>Latretis anoplonyx</i>		Chilka See	VADER (1972)
<i>A. rabanchatu</i>	<i>Gigantopsis pusilla</i>	Subumbrella, zwischen den Mundarmen	Chilka See	ANNANDAILE (1915)
<i>A. rabanchatu</i>	Kleine Amphipoden, Wurm- eier, vermutl. Trematoden, von SOUTHWELL (1921) als Procercoiden von Cestoden bestimmt	Mundarme, gelegentlich subumbrellare Fläche, an Gastralfilamenten und Gastralkanälen	Chilka See	
<i>Catostylus purpurus</i>	Cyclopsähnliche Crustaceen	In der Gallerte des Schir- mes (vgl. LIGHT, 1914)	Manila Bay	LIGHT (1914)
<i>C. mosaica</i>	Larven von <i>Peachia hilli</i>	Radiärkanäle der Meduse	Neu-Süd-Wales in landumgebenen Häfen	BADHAM (1917)
<i>C. mosaica</i>	Phyllosomalarven von <i>Ibaeus</i>	Subumbrellare Fläche	Hawkesbury River (Neu-Süd-Wales)	THOMAS (1963)
<i>Catostylus okwensi</i>	<i>Okwensia catostyli</i>	In der Gallerte des Schirmes	Irian (Neu-Guinea)	MOESTATA & CONNAUGHEY (1966)
<i>Crambionella orsini</i>	<i>Argonautoa boettgeri</i>	Auf dem Scheitel der Exumbrella	Zwischen Mombassa und Seydhellern	KRAMP (1953), M. E. THIEL (1971)

<i>Lobonemoides sewelli</i>	Würmer, wahrscheinlich unreife Distomeen	Exumbrella, Mundarmkragen	Nähe Mergui Arch. 11° 57' 30" 98° 19' 0"	RAO (1931)
<i>L. robustus</i>	Einzelne Decapoden	Unter dem Schirmschwimmend	—	STIASNY (1921) DALES (1966)
<i>Rhizostoma pulmo</i>	<i>Hyperia medusarum</i>	In der Schirmgallerte	Neapel	HOLLOWDAY (1946) MONTICELLI (1896/97) STIEUR (1910)
<i>R. pulmo</i> var. <i>octopus</i>	<i>Hyperia galba</i> <i>Pennatodiscus socialis</i>		Villefranche-sur-mer	LAVAL (1972)
<i>R. pulmo</i>	<i>Hyperia galba</i>		Neapel	VESCOVI (1895)
<i>R. pulmo</i>	<i>Portunus bolsatus</i> <i>Hyperia galba</i>		Küste von Irland Ballynakill, Botin-hafen und Ardfray	TATTERSALL (1906)
<i>R. pulmo</i> var. <i>octopus</i>	<i>Hyperia galba</i>	Äußere Seite der Gastrogenitalmembran	Liverpool-District	BROWNE (1895)
<i>R. cwieieri</i> (= <i>R. octopus</i> )	<i>Hyperia medusarum</i>	In Gruppen um den Schirm, flüchten in die Subgenitalhöhlen	Französische Küsten	CAULLERY (1952)
<i>R. octopus</i>	<i>Hyperia galba</i>	Unter dem Schirm	Elbmündung	DAHL (1893)
<i>R. octopus</i>	<i>Hyperia galba</i>	Subumbrellahöhlen	Wissant (Pas de Callais, zwischen Cap Gris Nez und Blanc Nez)	GOORMAGTIGH & PARMENTIER (1973)
<i>R. octopus</i>	Distomeen		Dale Fort	BAYAY (1902), DALES (1966), DE MAN (1929)
<i>R. octopus</i>	<i>Hyperia galba</i>	Im Schirm		BASSINDALE & BARRETT (1957) BAYAY (1902)
<i>Rhizostoma cwieieri</i> (= <i>octopus</i> )	Metacercarien		Caramarthe b/Finistere an den Strand gespült	VADER (1972)
<i>Rhizostoma cwieieri</i> (= <i>octopus</i> )	<i>Panoplea eblanae</i> <i>Pariambus typicus</i> <i>Paramacrochiron rhizostomae</i>		Dublin Bay vor Norfolk Insel Vaalai bei Madras	REDDIAH (1968)
<i>Rhizostoma</i> spec.			Palk Bay 9° 17' 24" 79° 08' 0"	PANIKKAR & PRASAD (1952)
<i>Rhopilema hispidum</i>	<i>Charybdis annulata</i>	Unter dem Schirm		STIASNY (1921)
<i>Rhopilema hispidum</i>	<i>Opbionemis marmorata</i> (Ophiure) Brachyuren			
<i>Rhopilema hispidum</i>				

Fortsetzung Tabelle 1

Arten	Gäste	Sitz in der Meduse Unter dem Schirm	Fundorte	Autoren
<i>R. eisayana</i>	<i>Charybdis (Gonionemus)</i> <i>crucifera</i>	Unter dem Schirm	Taytay Bay (Palawan)	LIGHT (1914)
<i>Rhopilema esculenta</i>	<i>Latreutis anoplonyx</i>	Zwischen den Mundarmen	Nord-China	LIU (1955)
<i>Rhopilema esculenta</i>	<i>Charybdis cruciata</i>		Japan	SUZUKI (1965)
<i>Stomolophus meleagris</i>	Pterocercoiden		Küstengewässer von Texas, Louisiana und Mississippi	PHILLIPS & LEVIN (1973)
<i>Stomolophus meleagris</i>	<i>Libinia dubia</i>	Manubrium und Umbrella	Mississippi Sound	PHILLIPS et al. (1969)
<i>Stomolophus meleagris</i>	<i>Dibothriobryndus</i> sp.	Schirmrand	Santos und Itanhaem (Brasilien)	VANNUCCI-MENDES (1944)
<i>Stomolophus meleagris</i>	Junge Cysticercoiden von <i>Dibothriobryndus dimoi</i>		Cananea Baia	VANNUCCI (1954)
<i>Stomolophus meleagris</i>	<i>Libinia dubia</i>	Subumbrellarraum, am Mundrohr klebend	di parana Süd-Karolina-Küste, Litoralzone der öst- lichen Uferregion	CORRINGTON (1927)
<i>Stomolophus meleagris</i>	<i>Libinia dubia</i>	Schirmhöhle	Beaufort (NC)	GUTSELL (1928)
<i>Stomolophus meleagris</i>	<i>Charybdis feriatus</i>	z. T. Subgenitalhöhlen An den Mundarmen	Cape Lookout Hongkong	TROTT (1972)
<i>Stomolophus meleagris</i>	<i>Charybdis feriatus</i>	Umgekehrt auf dem Schirm sitzend, an der Oberfläche der Subumbrella klebend	Mirsbay (Hongkong)	SUZUKI (1965)
Medusae indet.	<i>Ibacus-Phyllosomen</i> an den Medusen		Nördlich der Bermudas	SIMS JR. & BROWN JR. (1968)
?	<i>Chlorotocella gracilis</i>		Japanische Gewässer	KUBO (1965) (teste HATAHSHI & MIYAKE)
?	<i>Hippolyasmata</i> ( <i>Euhippolyasmata ensirostris</i> )		Tandjoeng, Krawang Bay of Batavia	MAN (1929)
?	<i>Cancer gracilis</i> (Megalopa- <i>Peachia</i> )	Subumbrellare Oberfläche	Kalifornische Küste Neu-Süd-Wales	WEXMOUTH (1910) WILSMORE (1911)
Medusae (Rhizostomoidee)	<i>Anuropus</i> sp.	An der Subumbrellar- wand hängend	San-Diego-Mulde	BARHAM & PRICKWELL (1969)
<i>Incertae sedis</i> <i>Deepstaria enigmatica</i>				

ceen und Cirripeden als Parasiten oder Kommensalen in Arten verschiedener Gattungen der Scyphomedusen festgestellt worden.

In der Folgezeit mehrten sich diese Beobachtungen, wobei z. T. auch bereits die Frage nach der biologischen Bedeutung dieser Vergesellschaftungen gestellt wurde. So beschreibt Sars (1879) zum ersten Male die später bei so vielen Scyphomedusen beobachtete *Hyperia galba* in *Aurelia aurita*, und Haacke (1886) fand in der australischen *Cyanea muellerianthe* sowohl "Distomeenartige Lebewesen" als auch Aktinienlarven, die fast gleichzeitig auch Dendy (1888) in einer allerdings unbestimmten Meduse in Port Philipp (Südaustralien) beobachtet hat. Um die Jahrhundertwende finden wir dann mehrere Angaben über das Leben von *Hyperia galba* in unseren heimischen Quallen (McIntosh & Prince, 1890; Meinert, 1890; Dahl, 1893; Browne, 1895), während Della Valle (1893) dieselbe aus einer allerdings nicht bestimmten Meduse erwähnt und Vescovi (1895) den Fund eines *Portunus holsatus* in *Rhizostoma pulmo* beschreibt. Chun (1896) fand bei seiner Bearbeitung der Sammlung Stuhlmann des Hamburgischen Zoologischen Museums einen Ophiuriden in *Aurelia colpota* von Sansibar, und fast gleichzeitig entdeckte Schultz (1898) in *Crambessa* (heute *Acromitoides*) stiphropterus von Ternate ebenfalls einen Ophiuriden. Schließlich stellte Monticelli in der Gallerte von *Rhizostoma pulmo* eine bis heute nicht genau bestimmte Form fest, die er *Pemmatodiscus socialis* nannte und die Steuer (1910) und Krumbach (1925) als eine Medusengastrula bezeichnet haben.

Schon diese kurze Aufzählung der Funde bis etwa 1900 läßt erkennen, wie weit der Bogen gespannt ist, der die mit Scyphomedusen vergesellschafteten Wirbellosen umfaßt, über die dann im Laufe des 20. Jahrhunderts zahlreiche weitere Beobachtungen angestellt worden sind. Diese sind zusammen mit den früheren Funden in den Tabellen 1 und 3 zusammengestellt.

## ÜBERSICHT ÜBER BISHERIGE BEFUNDE

Die Angaben über die Scyphomedusen, an und in denen wirbellose Meerestiere als Parasiten, Kommensalen oder Symbionten festgestellt sind, sind in der Literatur weit verstreut und bestehen häufig nur in kurzen Bemerkungen im Text der allgemeinen Beschreibungen der Medusen oder bei den Fundangaben. Sie können daher leicht übersehen werden, so daß die vorliegende Darstellung keinen Anspruch auf Vollständigkeit erheben kann.

Zudem sind die einzelnen in den Medusen gefundenen Arten der Wirbellosen von den Autoren besonders in der ersten Zeit nicht immer mit Gattungs- und Artnamen angegeben worden, sondern mit allgemeinen Bezeichnungen wie z. B. Planarien, Distomeen, Garnelen, Brachyuren und dergleichen oder gar mit ganz unbestimmten Benennungen wie z. B. "Distomeenartige Lebewesen", "Ectoparasiten aus der Klasse der Anthozoen", "Metacercarien von Distomeen", oder "Plerocercoiden von Cestoden" bezeichnet worden, die natürlich in derselben Form wiedergegeben werden mußten. Auch nach der Beschreibung durch die einzelnen Autoren etwa eingetretene klassifikatorische Änderungen der Namen der Arten oder größerer systematischer Einheiten konnten nicht berücksichtigt werden, da in zusammenfassenden Darstellungen z. B.

Tabelle 2

Verzeichnis der Scyphomedusenarten, an oder in denen mehrere verschiedene Wirbellose gefunden worden sind

Scyphomedusenarten	Gäste	Autoren
<i>Pelagia noctiluca</i>	<i>Hyperia galba</i>	Zahlreiche Autoren (vgl. Tab. 3)
	<i>Distomum pelagiae</i>	KÖLLIKER (1849)
	Metacercarien von <i>Distomum</i>	DOLLFUSS (1963)
	Cirriped der Gattung <i>Cineras</i>	KOTZEBUE (1830)
	<i>Argonauta hians</i>	KRAMP (1968), THIEL (1971)
<i>P. panopyra</i>	Weichschaliges Cirriped <i>Onelasma</i>	KISHINOUE (1902)
<i>Chrysaora hysoscella</i>	<i>Hyperia galba</i>	TATTERSALL (1906), BUCHHOLZ (1953), DALES (1966), LAVAL (1972)
	<i>Cancer medusarum</i>	ALVARADO (1956)
	<i>Philomedusa</i> (= <i>Peachia</i> ?)	MÜLLER (1860)
<i>Dactylometra</i>	Hyperiid Amphipoden	BOWMAN et al. (1963)
<i>quinquecirrha</i>	Metacercarien von <i>Distomum</i> <i>pyriforme</i> (= <i>Neopechona</i> <i>pyriforme</i> )	STUNKARD (1967, 1968, 1969)
	Spinnenkrabbe ( <i>Libinia dubia</i> ), Blaukrabbe ( <i>Callinectes sapidus</i> )	PHILLIPS et al. (1969)
<i>Cyanea capillata</i>	<i>Peachia parasitica</i>	CARLGREN (1932)
	<i>Peachia hastata</i>	KÜNNE (1948)
	<i>Hyperia galba</i>	MEINERT (1890), DAHL (1893), TATTERSALL (1906), BUCHHOLZ (1953), HAATHELA & LASSIG (1962), DAHL (1959a, b), LAVAL (1972)
	<i>Hyperia latreillei</i>	MEYER & MÖBIUS (1862)
	<i>Hyperia medusarum</i>	BOWMAN et al. (1963)
	<i>Libinia dubia</i>	PHILLIPS et al. (1969)
<i>Cyanea muellerianthe</i>	Distomeenartige Lebewesen	HAACKE (1886)
	Anthozoenart ( <i>Halcampa</i> ?)	HAACKE (1886)
<i>Aurelia aurita</i>	<i>Hyperia galba</i>	SARS (1879), ROMANES (1876), TATTERSALL (1906), EVANS & ASWORTH (1909), STEPHENSEN (1927), BUCHHOLZ (1953), METZ (1967), LAVAL (1972), BOWMAN et al. (1963)
	Ophiure	ORTON (1922)
	<i>Portunus dubius</i>	RATHKE (1836)
	Phyllosomalarven	SHOJIMA (1963)
	<i>Libinia dubia</i>	JACHOWSKI (1964)
<i>Cassiopea andromeda</i>	Unbekannte Larve	PERKINS (1908)
	<i>Periclimenes holthuisi</i>	BRUCE (1972)
	<i>Idiomysis tsumamali</i>	BACESCU (1973)
<i>Mastigias papua</i>	Garnelen	UCHIDA (1926)
	<i>Chlorotocella gracilis</i> , <i>Latreutis</i> <i>anoplonyx</i> , <i>L. mucronata</i>	HAYASHI & MIYAKE (1968)
<i>Mastigias scintillae</i>	<i>Periclimenes longicaudatus</i>	
	<i>Libinia fereira</i>	MOREIRA (1961)
	Isopoden ( <i>Cymotidae</i> )	
<i>Versuriga anadyomene</i>	Junge Stomatopoden, Tintenfisch (wahrscheinlich <i>Loligo</i> ), mehrere Krabben	RAO (1931) KRAMP (1968a)

Fortsetzung Tabelle 2

Scyphomedusenarten	Gäste	Autoren
<i>Lychnorbiza malayensis</i>	Plattwürmer, Copepoden <i>Paramacrochiron sewelli</i> , <i>P. rhizostomae</i>	MENON (1930) REDDIAH (1968)
<i>Acromitus flagellatus</i>	<i>Latreutis anoplonyx</i> <i>Gigantopsis pusilla</i>	HOLTHUIS (1947) VADER (1972)
<i>Acromitus rabanchatu</i>	Kleine Amphipoden Wurmeier, nach DOLLFUSS Procercoiden von Cestoden <i>Amphilochus brunneus</i>	ANNANDALE (1915) SOUTHWELL (1921) DOLLFUSS (1923) VADER (1972)
<i>Catostylus mosaicus</i>	Larven von <i>Peachia hilli</i> Phyllosomalarven von <i>Ibacus</i>	BADHAM (1917) THOMAS (1963)
<i>Rhizostoma pulmo</i>	<i>Hyperia medusarum</i> <i>Pemmatodiscus socialis</i>	DALES (1966) MONTICELLI (1896/97), STEUER (1910)
	<i>Portunus holsatus</i> <i>Hyperia galba</i>	VESCOVI (1895) TATTERSALL (1906), HOLLOW- DAY (1946), LAVAL (1972)
<i>Rhizostoma octopus</i>	<i>Hyperia galba</i>	DAHL (1893), BROWNE (1895), BUCHHOLZ (1953), GOORMAGH- TIGH & PARMENTIER (1973), BASSINDALE & BARRETT (1957)
	Metacercarien <i>Panoplea eblanae</i> <i>Pariambus typicus</i>	BAVAY (1902), DOLLFUSS (1963) VADER (1972) VADER (1972)
<i>Rhopilema hispidum</i>	<i>Charybdis annulata</i> <i>Ophiocnemis marmoratus</i> (Ophiure), Brachyuren	PANIKKAR & PRASSAD (1952)
<i>Rhopilema esculenta</i>	<i>Latreutis anoplonyx</i> <i>Charybdis cruciata</i>	STIASNY (1921) LIU (1955) SUZUKI (1965)
<i>Stomolophus meleagris</i>	<i>Libinia dubia</i>	CORRINGTON (1927), GUTSELL (1928), PHILLIPS et al. (1969)
	Plerocercoiden von Cestoden <i>Dibothriorhynchus dimoi</i>	PHILLIPS & LEVIN (1973) VANNUCCI-MENDES (1944, 1954)

über parasitische Würmer oder über Fische, in denen die Endstadien von in Quallen lebenden Entwicklungsstadien parasitischer Würmer häufig auftreten (z. B. in KÜKENTHAL: "Handbuch der Zoologie"; GRIMPE & WAGLER: "Die Tierwelt der Nord- und Ostsee"; SPREHN, 1938) keine Angaben über Parasiten in Quallen gefunden werden konnten. Erst in neuester Zeit hat VANNUCCI (1944, 1951, 1954) darauf hingewiesen, daß gewisse Selachier Quallen fressen und die Entwicklungsstadien der Cestoden, die in Quallen leben, dadurch in diese gelangen können.

Zählt man nun an Hand der Tabelle 1 die Arten der Scyphomedusen (ohne die unbestimmten), die mit Wirbellosen vergesellschaftet leben können, so ergibt sich, daß nach der mir bekanntgewordenen Literatur in 51 Arten aus 28 Gattungen der Scyphomedusen Parasiten, Kommensalen oder Symbionten angetroffen wurden. Zugleich läßt die Tabelle erkennen, daß mit ein und derselben Art von Scyphomedusen Wirbellose verschiedener Tierklassen vergesellschaftet sein können. Es besteht also keine enge Bindung zahlreicher Wirbelloser an eine bestimmte Medusenart. Dabei mögen manche Arten nur an eine Quallenart gebunden sein. Das schließt aber nicht aus, daß zugleich

Tabelle 3

Übersicht über die verschiedenen Tierarten, die in und an Scyphomedusen vorkommen

Taxa	Nachweis in	Autoren
<b>Coelenterata</b>		
Aktinienlarven	Coronatae (indet.)	YANEZ (1951)
<i>Peachia</i> , <i>Philomedusa</i>	<i>Chrysaora</i> spec.	MÜLLER (1860)
<i>Peachia hastata</i>	<i>Cyanea capillata</i>	KÜNNE (1948)
<i>Peachia parasitica</i>	<i>Cyanea arctica</i>	CARLGRÉN (1932)
<i>Peachia hilli</i>	<i>Catostylus mosaica</i>	BADHAM (1917)
<i>Pemmatodiscus socialis</i>	<i>Rhizostoma pulmo</i>	MONTICELLI (1896/97)
<i>Peachia</i>	Rhizostomoidee (indet.)	WILSMORE (1911)
<i>Halcampa</i> spec.	<i>Cyanea muellerianthe</i>	HAACKE (1886)
<i>Peachia</i> -Larven	<i>Cyanea capillata</i> v. <i>marginata</i>	BLACKBURN (1948)
<b>Turbellaria</b>		
Plattwürmer (ohne nähere Bestimmung)	<i>Netrostoma coeruleus</i> <i>Lychnorhiza malayensis</i>	MENON (1930)
<b>Trematoda</b>		
<i>Distomum pelagiae</i>	<i>Pelagia noctiluca</i>	KÖLLIKER (1849) teste DOLLFUSS (1963)
Trematoden	<i>Charybdaea marsupialis</i>	H. THIEL (mdl. Mitt.)
Metacercarien von <i>Distomum</i>	<i>Pelagia noctiluca</i>	DOLLFUSS (1963)
Metacercarien von <i>Distomum pyriforme</i>	<i>Dactylometra quinquecirrha</i>	STUNKARD (1967/68)
Unencystierte Metacercarien von <i>Neopechona pyriforme</i>	<i>Dactylometra quinquecirrha</i>	STUNKARD (1969)
<i>Distomum</i> artige Lebewesen	<i>Cyanea muellerianthe</i>	HAACKE (1886)
Unreife Distomeen	<i>Lobonemoides sewelli</i>	RAO (1931)
Metacercarien	<i>Rhizostoma cuvieri</i> (= <i>R. octopus</i> )	BAVAY (1902), DOLLFUSS (1963)
<b>Cestoda</b>		
Tetraphyllidenartiges Plerocercoid	<i>Periphylla periphylla</i>	PHILLIPS & LEVIN (1973)
Tetrahynchidenlarven	<i>Lychnorhiza lucerna</i>	VANNUCCI-MENDES (1944), VANNUCCI (1951)
Plerocercoiden von Cestoden	<i>Acromitus rabanchatu</i>	SOUTHWELL (1921)
Plerocercoiden	<i>Stomolophus meleagris</i>	PHILLIPS et al. (1973)
<i>Dibothriorhynchus dinoi</i>	<i>Stomolophus meleagris</i>	VANNUCCI-MENDES (1944, 1954)
<b>Nematoda</b>		
<i>Gryocotyle medusarum</i>	<i>Phyllorhiza rosea</i> (= ? <i>Mastigias</i> )	PERON (1801), v. LINSTOW (1903)
<b>Crustacea</b>		
Parasitische Crustaceen	<i>Aurelia aurita</i>	FABER (1829)
Harpacticide Copepoden	<i>Aurelia</i> spec.	HUMES (1953)
<i>Nitocra medusarum</i>		
Copepoden	<i>Mastigias albipunctata</i>	STIASNY (1921)
Kleine <i>Cyclops</i> -ähnliche Crustaceen	<i>Acromitoides purpurus</i> ( <i>Catostylus purpurus</i> )	LIGHT (1914)
<i>Paramacrochiron sewelli</i> , <i>P. rhizostomae</i>	<i>Lychnorhiza malayensis</i>	REDDIAH (1963)
<b>Cirripedia</b>		
<i>Cineras</i> spec.	<i>Pelagia noctiluca</i>	KOTZEBUE (1830)
<i>Onelasma</i> spec.	<i>P. panopyra</i>	KISHINOUE (1902)

Fortsetzung Tabelle 3

Taxa	Nachweis in	Autoren
Amphipoda		
<i>Hyperia galba</i>	<i>Pelagia</i> indet.	TATTERSALL (1906)
<i>Hyperia galba</i>	<i>P. perla</i>	BUCHHOLZ (1953)
<i>Hyperia galba</i>	<i>P. noctiluca</i>	LAVAL (1972)
<i>Hyperia galba</i>	<i>Chrysaora hysoscella</i>	TATTERSALL (1906),
<i>Hyperia galba</i>	<i>Chrysaora hysoscella</i>	BUCHHOLZ (1953),
<i>Hyperia galba</i>	<i>Chrysaora hysoscella</i>	DALES (1966),
<i>Hyperia galba</i>	<i>Chrysaora hysoscella</i>	LAVAL (1972)
<i>Hyperia galba</i>	<i>Cyanea capillata</i>	MEINERT (1890), DAHL
<i>Hyperia galba</i>	<i>Cyanea capillata</i>	(1893), TATTERSALL
<i>Hyperia galba</i>	<i>Cyanea capillata</i>	(1906), STEPHENSEN
<i>Hyperia galba</i>	<i>Cyanea capillata</i>	(1927), BUCHHOLZ
<i>Hyperia galba</i>	<i>Cyanea capillata</i>	(1953), DAHL (1959a, b),
<i>Hyperia galba</i>	<i>Cyanea capillata</i>	HAATHELA & LASSIG
<i>Hyperia galba</i>	<i>Cyanea capillata</i>	(1967), BOWMAN et al.
<i>Hyperia galba</i>	<i>Cyanea capillata</i>	(1963), LAVAL (1972)
<i>Hyperia galba</i>	<i>Aurelia aurita</i>	SARS (1879), ROMANES
<i>Hyperia galba</i>	<i>Aurelia aurita</i>	(1876), TATTERSALL
<i>Hyperia galba</i>	<i>Aurelia aurita</i>	(1906), EVANS &
<i>Hyperia galba</i>	<i>Aurelia aurita</i>	ASHWORTH (1909),
<i>Hyperia galba</i>	<i>Aurelia aurita</i>	STEPHENSEN (1927)
<i>Hyperia galba</i>	<i>Aurelia aurita</i>	BUCHHOLZ (1953), METZ
<i>Hyperia galba</i>	<i>Aurelia aurita</i>	(1967), LAVAL (1972),
<i>Hyperia galba</i>	<i>Aurelia aurita</i>	BOWMAN et al. (1963)
<i>Hyperia galba</i>	<i>Rhizostoma pulmo</i> var. <i>octopus</i>	HOLLOWDAY (1946),
<i>Hyperia galba</i>	<i>Rhizostoma pulmo</i>	TATTERSALL (1906),
<i>Hyperia galba</i>	<i>Rhizostoma pulmo</i>	LAVAL (1972)
<i>Hyperia galba</i>	<i>Rhizostoma octopus</i>	DAHL (1893), BROWNE
<i>Hyperia galba</i>	<i>Rhizostoma octopus</i>	(1895), BUCHHOLZ
<i>Hyperia galba</i>	<i>Rhizostoma octopus</i>	(1953), BASSINDALE &
<i>Hyperia galba</i>	<i>Rhizostoma octopus</i>	BARRETT (1957),
<i>Hyperia galba</i>	<i>Rhizostoma octopus</i>	GOORMAGHTIGH &
		PARMENTIER (1973),
<i>H. latreillei</i>	<i>Cyanea capillata</i>	MEYER & MÖBIUS (1862)
<i>H. medusarum</i>	<i>Cyanea capillata</i>	STEPHENSEN (1927)
<i>H. medusarum</i>	<i>Cyanea capillata</i>	BOWMAN et al. (1963)
<i>H. latreillei</i>	<i>Aurelia aurita</i>	MEYER & MÖBIUS (1862)
<i>H. medusarum</i>	<i>Aurelia aurita</i>	STEPHENSEN (1927)
<i>H. medusarum</i>	<i>Rhizostoma pulmo</i>	DALES (1966)
<i>H. medusarum</i>	<i>R. cuvieri</i> (= <i>octopus</i> )	CAULLERY (1952)
<i>Panopaea eblanae</i>	<i>R. octopus</i>	VADER (1972)
<i>Pariambus typicus</i>	<i>R. octopus</i>	VADER (1972)
Isopoda		
<i>Anuropus</i> sp.	<i>Deepstaria enigmatica</i>	RUSSELL (1967), BARHAM & PICKWELL (1969)
Schizopoda		
<i>Idiomysis tsurnamali</i>	<i>Cassiopa andromeda</i>	BACESCU (1973)
Stomatopoda		
Stomatopoden (juv. unbest.)	<i>Versuriga anadyomene</i>	RAO (1931)
Decapoda		
Garnelen (unbestimmt)	<i>Netrostoma coeruleascens</i>	KISHINOUE (1902)
Garnelen (unbestimmt)	<i>Mastigias papua</i>	UCHIDA (1926a)
Garnelen (unbestimmt)	<i>Versuriga anadyomene</i>	KRAMP (1968)

Fortsetzung Tabelle 3

Taxa	Nachweis in	Autoren
<i>Portunus holsatus</i>	<i>Rhizostoma pulmo</i>	VESCOVI (1895)
<i>Charybdis</i> ( <i>Gonionemus</i> ) <i>crucifera</i>	<i>Rhopilema visayana</i>	LIGHT (1914)
<i>Charybdis annulata</i>	<i>R. hispidum</i>	PANIKKAR & PRASAD (1952)
<i>Libinia dubia</i>	<i>Stomolophus meleagris</i>	CORRINGTON (1927),
<i>Libinia dubia</i>	<i>Stomolophus meleagris</i>	GUTSELL (1928)
<i>Libinia dubia</i>	<i>Chiropsalmus quadrumanus</i> ,	PHILLIPS et al. (1969)
<i>Libinia dubia</i>	<i>Dactylometra quinquecirrha</i>	
<i>Libinia dubia</i>	<i>Cyanea capillata</i>	PHILLIPS (1969)
<i>Libinia dubia</i>	<i>Aurelia aurita</i>	JACHOWSKI (1964)
<i>L. fereira</i>	<i>Mastigias scintillae</i>	MOREIRA (1961)
<i>Charybdis cruciata</i>	<i>Cyanea spec.</i>	SUZUKI (1965)
<i>Charybdis cruciata</i>	<i>Rhopilema esculenta</i>	SUZUKI (1965)
<i>C. feriatas</i>	<i>Stomolophus nomurai</i>	TROTT (1972), SUZUKI (1965)
<i>C. feriatas</i>	<i>Stomolophus nomurai</i>	
<i>Chlorotocella gracilis</i>	<i>Mastigias papua</i>	HAYASHI & MIYAKE (1968)
<i>Latreutis anoplonyx</i>	<i>Mastigias papua</i>	HAYASHI & MIYAKE (1968)
<i>Latreutis anoplonyx</i>	<i>Acromitus flagellatus</i>	HOLTHUIS (1947)
<i>Latreutis anoplonyx</i>	<i>Rhopilema esculenta</i>	LIU (1955)
<i>L. mucronatus</i>	<i>Mastigias papua</i>	HAYASHI & MIYAKE (1968)
<i>Periclimenes longicaudatus</i>	<i>Mastigias scintillae</i>	MOREIRA (1961)
<i>P. holthuisi</i>	<i>Cassiopea andromeda</i>	BRUCE (1972)
Phyllosoma-Larven	<i>Dactylometra pacifica</i> ,	SHOJIMA (1963)
Phyllosoma-Larven	<i>Aurelia aurita</i>	
Phyllosoma-Larven von <i>Ibacus</i>	<i>Catostylus mosaicus</i>	THOMAS (1963)
<b>Pygogonida</b>		
<i>Phoxiclinidium femoratum</i>	<i>Thaumatoscypus</i> sp.	PRELL (1909)
<b>Arachnoidea</b>		
<i>Ammothea</i> spec.	<i>Halicylistus</i> spec.	UCHIDA & HANAOKA (1933)
<b>Echinodermata</b>		
<i>Ophiothrix</i> sp.	<i>Acromitoides stiphropterus</i>	SCHULTZE (1898)
<i>Ophiocnemis marmoratus</i>	<i>Rhopilema hispidum</i>	PANIKKAR & PRASAD (1952)
<b>Cephalopoda</b>		
<i>Loligo</i> spec.	<i>Versuriga anadyomene</i>	RAO (1931)
<i>Argonauta hians</i>	<i>Pelagia noctiluca</i>	KRAMP (1968)
<i>A. boettgeri</i>	<i>Crambionella orsini</i>	KRAMP (1953), THIEL (1971)
<b>Incertae sedis</b>		
<i>Ouwensia catostyli</i>	<i>Catostylus ouwensi</i>	MOESTAFA & CONNAUGHEY (1956)

in dieser Meduse noch andere Formen oder Arten vorkommen können. Die verschiedenen in den einzelnen Medusenarten gefundenen Gäste sind in der Tabelle 2 zusammengestellt. In Tabelle 3 sind sodann die in den Scyphomedusen gefundenen Gäste nach ihren größeren systematischen Einheiten zusammengestellt worden. Man erkennt daraus, daß weitaus die meisten den Crustaceen angehören, während Coelenteraten

und Würmer in viel geringerer Zahl, aber auch noch recht häufig vertreten sind und Echinodermen wie Cephalopoden seltene Ausnahmen darstellen. Andererseits sind die letzteren die einzigen größeren Wirbellosen, die in einer engeren Verbindung mit Scyphomedusen gefunden worden sind und daher in der folgenden Erörterung eine gesonderte Darstellung verdienen.

#### ART UND BIOLOGISCHE BEDEUTUNG DES ZUSAMMENLEBENS VON WIRBELLOSEN MIT SCYPHOMEDUSEN

Was die biologische Bedeutung dieses Zusammenlebens von Quallen und Wirbellosen angeht, so haben die meisten Autoren diese Frage gar nicht berührt. Vielfach wurde angenommen, daß die Gäste unter dem Schirm der Quallen Schutz suchen, sei es vor verfolgenden Feinden, sei es vor dem hellen Sonnenlicht an der Meeresoberfläche. So bringt noch BERTIN (1958) zum Ausdruck, daß *Hyperia galba* ebenso wie die Fische, die mit *Rhizostoma* zusammenleben, unter dem Schirm Schutz finden. Auch DALES (1966) äußert sich über Symbiosen bei marinen Organismen wie folgt: „Einige Krebse, die als kommensal betrachtet werden, scheinen bloß Schutz zu suchen, aber viele ziehen wahrscheinlich Nutzen aus der Nahrung ihres Wirtes. Die große *Rhizostoma pulmo* schützt den Amphipoden *Hyperia medusarum* MÜLLER, von dem man Schwärme unter dem Schirm dieser Meduse schwimmen sehen kann. Ähnlich wird *Hyperia galba* zusammen mit *Rhizostoma octopus* und *Chrysaora hysoscella* gefunden. Es ist möglich, daß durch diese Amphipoden Fische angelockt werden, die dann von den Medusen gefressen werden.“

Indessen ist es in vielen Fällen noch eine offene Frage, ob überhaupt bei den Scyphomedusen und ihren Gästen eine echte Vergesellschaftung vorhanden ist. BRUCE (1972) schreibt z. B. in bezug auf die Vergesellschaftung einer pontoniiniden Garnele mit einer leider unbestimmt gelassenen Rhizostomee, daß die Assoziation ziemlich lose und als zufällig anzusehen sei, obwohl die Garnele und auch die Meduse in dem flachen tropischen Wasser in großer Zahl vorhanden seien. In anderen Fällen dürfte wohl – wenn parasitische Würmer oder deren Entwicklungsstadien vorliegen –, und das ist hier, wie der folgende Abschnitt zeigt, sehr häufig der Fall – der Schluß berechtigt sein, daß Parasitismus vorliegt. In manchen Fällen lassen auch die von den Autoren angegebenen Fundumstände, z. B. die Art bzw. der Ort, wie und wo der Gast in der Meduse sitzt, Schlüsse auf ihre Beziehung zueinander zu.

#### Crustaceen

##### *Hyperia galba*

Die meisten Beobachtungen, die eine Wertung des Verhältnisses zwischen den Wirbellosen und Scyphomedusen zulassen, liegen aus der Klasse der Crustaceen vor. Der wohl am meisten und gelegentlich massenhaft beobachtete Gast mehrerer unserer Medusenarten ist *Hyperia galba*. BUCHHOLZ (1953) zählte in *Aurelia aurita* der Kieler

Bucht bis zu 30 Individuen in einer Meduse. Das scheinbar freie Umherlaufen dieser Krebse unter dem Schirm der Wirte hat schon früh die Frage nach der Art ihrer Beziehung zu den Quallen hervorgerufen. Genauere Untersuchungen darüber sind aber – wie auch bei anderen Medusen – erst in neuerer Zeit angestellt worden. So hat DAHL (1959a, b) durch Untersuchung des Darminhaltes von *H. galba*, die in *Cyanea capillata* gelebt hatte, festgestellt, daß darin nur Nesselkapseln dieser Art vorhanden waren. Er zog daraus wohl mit Recht den Schluß, daß die Hyperien ihre Nahrung – mindestens z. T. – dem Gewebe ihres Wirtes entnehmen und daher als Parasiten anzusehen seien. METZ (1967) stellte über die Lebensumstände von *H. galba* im Isefjord (Seeland, Dänemark) fest, daß diese Art je nach den Temperaturverhältnissen, wenn *Aurelia aurita* anwesend ist, fast ganz von den Eiern und Gonaden dieser Meduse lebt, die teilweise völlig ausgefressen wird.

Allerdings ergab sich dabei die Frage, wovon sich diese Amphipoden ernähren, wenn, insbesondere im Winter, keine Medusen vorhanden sind. BUCHHOLZ (1953) nimmt für die Hyperien der Kieler Bucht an, daß sie im Winter auf Hydromedusen wie *Melicertum octocostatum*, *Sarsia tubulosa*, *Halitholus cirratus* und möglicherweise auf die Ctenophore *Beroë ovata* übergehen. Jedoch besteht da dieselbe Frage, ob diese Medusen nicht ebenso wie die Scyphomedusen im Polypenstadium überwintern. KÄNDLER (1950, 1961) führt sie jedenfalls nicht unter den Hydromedusen an, die den Winter über in der Kieler Förde und dem Fehmarnbelt vorhanden sind. Als solche nennt er nur *Rathkea octopunctata* (November–Mai) und „die kleine zarte“ *Obelia* (September bis April). *Euphysa aurata* wurde zwar von August bis Januar gefunden, aber nicht den ganzen Winter hindurch. Ebenso geht aus den Angaben von BROCH (1928) und KÄNDLER (1961) hervor, daß auch alle übrigen Hydromedusen und unter diesen auch die von BUCHHOLZ angeführten Arten nur bis zum späten Herbst und vom frühen Frühjahr an gefunden werden. Es gibt also bei den einzelnen Arten eine zwar verschieden gelegene, aber doch klar erkennbare Zeit, in der sie im Winter nicht vorhanden sind. Sie können daher das Überleben von *H. galba* im Winter nicht sichern.

Dagegen fand KÄNDLER durchgehend vom Oktober des einen bis zum Juli des folgenden Jahres Ephyren von Scyphomedusen. Allerdings sind Ephyren mit *H. galba* als Kommensalen oder Parasiten bisher – soweit mir bekannt – nicht beschrieben worden. Zudem erscheint es fraglich, ob alle diese Arten nicht zu klein sind, um *H. galba* zu beherbergen und das Überstehen des Winters zu ermöglichen. Nach SCHELLENBERG (1927) hat das ausgewachsene Männchen von *H. galba* eine Länge von 12 mm, das Weibchen eine solche von 14 mm, während die von BUCHHOLZ (1953) und KÄNDLER (1961) genannten Hydromedusen (Tab. 4) bis auf *Halitholus cirratus* etwa gleich groß oder meist sogar kleiner sind. Eine Aufnahme von *H. galba* kommt also wohl kaum in Frage, zumal die Juvenilen im Frühjahr und Sommer auftreten, wenn genügend große Medusen vorhanden sind. Aus Beobachtungen von H. THIEL (1970) geht schließlich hervor, daß *H. galba* in den dichten Polstern der Scyphistomae von *Aurelia aurita* an den Pontons und dgl. des Kieler Hafens und der Kieler Förde leben kann. Der Krebs liegt dabei in Rückenlage zwischen den Polypen, klammert sich mit den hinteren Pereiopoden an diesen fest und frißt die Tentakel von der Spitze her ab. *H. galba* kann also das pelagische Leben aufgeben und zum Bodenleben übergehen. Das Überwintern ist damit gesichert, und es darf angenommen werden, daß auch andere bodenlebende

Tabelle 4

Größe der Hydromedusen, in denen *Hyperia galba* nach BUCHHOLZ (1953) und KÄNDLER (1961) möglicherweise überwintern

Species	Größe
<i>Melicertum octocostatum</i>	10–11 mm
<i>Obelia</i> spec.	5– 6 mm
<i>Sarsia tubulosa</i>	13 mm Höhe, 8 mm Breite
<i>Halitholus cirratus</i>	16 mm Höhe, 14 mm Breite
<i>Rathkea octopunctata</i>	3 mm Höhe, 2 mm Breite
<i>Euphysa aurata</i>	4,5 mm Höhe, 3,5 mm Breite

Coelenteraten als Nahrung dienen. Gleichzeitig ist durch diese Beobachtungen im Freien und durch diese Experimente gesichert, daß *H. galba* Wirtsgewebe frißt und die Beziehung zu den Polypen von *Aurelia aurita* und damit auch zu der Meduse als Parasitismus anzusehen ist.

BUCHHOLZ (1953) hat nun weiter festgestellt, daß in der Kieler Bucht außer *Aurelia aurita* und *Cyanea capillata* auch *Chrysaora hysoscella*, *Rhizostoma octopus* und *Pelagia perla* als Wirte von *H. galba* in Frage kommen. Diese seien allerdings sehr selten. In anderen geographischen Gebieten wie z. B. im Mittelmeer oder in den Tropen kann das indessen ganz anders sein. LAVAL (1972) fand für das Gebiet von Villefranche sur mer folgende abnehmende Häufigkeit von *H. galba* in den Arten der Scyphomedusen: *Rhizostoma pulmo*, *Aurelia aurita*, *Cyanea capillata*, *Chrysaora hysoscella* und *Pelagia noctiluca*. Hier ist also die in der Kieler Bucht nicht vorkommende *Rhizostoma pulmo* als Hauptwirt für *H. galba* anzusehen und daher für ihren Bestand bestimmend. Da *R. pulmo* nach GRAEFFE (1884) im Golf von Triest während des ganzen Jahres vorhanden ist, kann auch *H. galba* ohne Schwierigkeiten das ganze Jahr pelagisch leben. Das gilt indessen nicht für die *H. galba* in *Rhizostoma octopus* der holländischen und französischen wie überhaupt der nordwesteuropäischen Küsten, da diese Meduse nach den Beobachtungen von VERWEY (1942) und THIEL (1966) etwa von September bis Mitte April dort nicht vorhanden ist.

Wenn GOORMATHIGH & PARMENTIER (1973) annehmen, daß *H. galba* in *Rhizostoma octopus* der Kanalküste eher parasitisch als kommensal anzusehen sei, weil der Krebs aus der extraintestinalen Vorverdauung dieser Meduse Nutzen ziehe, so würde ihm das natürlich dennoch keine Überwinterungsmöglichkeit in diesem Gebiet gewähren, abgesehen davon, daß nach THIEL (1964) eine solche Vorverdauung gar nicht bei den Rhizostomeen vorhanden ist.

#### Andere Crustaceen

Indessen konnte LAVAL (1972) an einer anderen *Hyperia*-Art, *H. schizogeneios*, experimentell zeigen, daß sich dieser Krebs hauptsächlich von Planktontieren nährt, die von der Meduse gefangen, aber nicht verzehrt werden, sondern zwischen den Trichterkransen der Mundarme abgelagert sind. Dasselbe gibt VADER (1972) auch für die Caprellide *Pariambus typicus* an. PANIKKAR & PRASAD (1952), die unter dem Schirm

von *Rhopilema hispidum* die Portuniide *Charybdis annulata* fanden, lassen die Frage offen, ob der Krebs von den Tentakeln und den Gonaden der Meduse frisst oder sich von den Resten der Quallennahrung miternährt, wie es LAVAL (1972) beschrieben hat.

Bei dieser Art der Ernährung würde der Krebs den Vorteil haben, in der Meduse eine Ansammlung von Nahrung vorzufinden, und andererseits die Medusen den Nutzen, von den zwischen den Trichterkransen angesammelten, nicht aufgenommenen Nahrungsteilen befreit und somit gereinigt zu werden, was EIBL-EIBESFELDT (1955) Putzsymbiose genannt hat und was nach THIEL (1970) als Symbiose angesehen werden kann.

Nach TROTT (1972) vermutet auch SUZUKI (1965), der in der Mirsbay (Hongkong) *Stomolophus nomurai* mit *Charybdis feriatus* und *Rhopilema esculenta* mit *Charybdis cruciata* vergesellschaftet fand, daß die Vergesellschaftung der erwachsenen Medusen nur vorübergehend und die Jungen, die um das Manubrium der Medusen gefunden werden, symbiontisch seien. WEYMOUTH (1910) dagegen nimmt an, daß *Cancer gracilis* im Megalopa-Stadium in *Stomolophus meleagris* eindringt und daß diese Verbindung zur Fortentwicklung unerläßlich ist, bis die Krabbe eine Länge von 15–20 mm erreicht hat. Für einen zwangsweisen Kommensalismus ("compulsory commensal life") erklärt BACESCU (1973) auch das Verhalten von *Idiomysis tsumamali* zu *Cassiopea andromeda* im Roten Meer, da es nicht durch gewöhnliches Dredgen festgestellt sei. Genauere Untersuchungen liegen aber darüber nicht vor.

DELLA VALLE (1893) und PIRLOT (1932) haben aus der konischen Gestalt der gebündelten Mundarme des in *Rhizostoma* gefundenen Cirripediers *Panoplaea eblanae* und einiger anderer Arten von Acanthonotozonatidae auf eine möglicherweise halbparasitische Lebensweise geschlossen. VADER (1972) weist indessen darauf hin, daß nur sehr wenig beweisende Beobachtungen dafür vorliegen. Es sei vielmehr durchaus möglich, daß sich diese Tiere nur zu Ernährungszwecken für kurze Zeit an den Medusen aufhielten. Ebenso bezweifelt er, daß die Caprellide *Pariambus typicus*, die in großer Zahl an derselben Meduse festgestellt wurde, als echter Parasit angesehen werden kann. Verschiedene Autoren (DAHL, 1959; BOWMAN et al., 1963; RENSHAW, 1965; LAVAL, 1916, 1968; METZ, 1967) haben das angenommen; LAVAL (1972) hat experimentell gezeigt, daß sich diese Art in der Hauptsache von den planktonischen Tieren ernährt, die von der Meduse gefangen werden.

Einen gewissen Hinweis auf eine ständige Verbindung zwischen den Medusen und den in ihnen lebenden Tieren geben auch die Beobachtungen von LIGHT (1914) und MENON (1930). Ersterer fand, daß die in *Rhopilema visayana* lebende *Charybdis (Gonionemus) crucifera* bleicher war, als es für diese Art üblich ist, und sieht darin eine Art von Anpassung an das Zusammenleben mit der Meduse. Dasselbe gilt für die Feststellung MENONS (1930), daß Planarien, die auf *Netrostoma coeruleascens* gefunden worden sind, in ihrer Färbung den Farbstreifen auf der Exumbrella dieser Meduse so angepaßt sind, daß sie nur schwer zu erkennen sind.

Bei der Beschreibung des Zusammenlebens der Spinnenkrabbe *Libinia dubia* mit *Stomolophus meleagris* erörtert CORRINGTON (1927) unter Hinweis auf die Beobachtungen von WEYMOUTH (1910) über die Beziehungen der echten Krabben (Brachyuren) zu anderen Medusen der Monterey Bay (Californien) verschiedene Möglichkeiten des Zweckes solcher Vergesellschaftung. Eine Erklärung dieser Assoziation geben aber we-

der er noch GUTSELL (1928), DE MAN (1929), HAYASHI & MIYAKE (1968) und BRUCE (1972). GUTSELL neigt zu der Annahme, daß *Libinia dubia* im späten Larvenstadium unter den Schirm von *Stomolophus meleagris* vordringt und sich in der Glockenhöhle weiterentwickelt. PHILIPPS et al. (1969) schließen aus ihren Beobachtungen an *Dactylometra quinquecirrha* im Mississippi-Sund, daß *Libinia dubia* in diese gelangt, wenn sie sich am oder nahe dem Boden aufhält. Da die Autoren die Krabbe nur in 5 % der Medusen, gleichzeitig aber auch im Freien, gefunden haben, nehmen sie an, daß es sich um eine vorübergehende Vergesellschaftung handelt.

Ganz anders aber ist es bei der von JACHOWSKI (1964) beschriebenen Vergesellschaftung zwischen *Aurelia aurita* und *Libinia dubia* in der Mündung des Patuxentflusses (Chesapeake Bay). *Libinia dubia* wurde zwar mehrfach auf der subumbrellaren Fläche zwischen den Mundarmen gefunden, aber außerdem in von dem Krebs selbst mit Hilfe seiner Chetipeden in die Exumbrella gegrabenen Löchern. Diese Beziehung ist zweifellos als parasitär anzusehen. JACHOWSKI (1964) schreibt, daß bei dem Krebs keinerlei Krankheitserscheinungen (gemeint ist wohl die Wirkung aufgenommener Nesselzellen) aufgetreten seien. Ob das Anfressen des Schirmes bei *Aurelia* anderer Gebiete oder bei anderen Medusen durch *Libinia dubia* auch vorkommt, ist bisher nicht bekannt. Daß sie es – soweit wir wissen – bei *Stomolophus meleagris* nicht tut, könnte daran liegen, daß der Schirm dieser Meduse nicht vorwiegend horizontal gehalten wird, sondern ziemlich senkrecht herabhängt, so daß sich dort kein Plankton ansammeln kann. Sodann ist die Gallerte bei *Stomolophus* wie bei allen Rhizostomeen härter als bei *Aurelia aurita*, so daß das Anbohren wohl schwieriger sein dürfte. Schließlich sind bei dieser Meduse ja keine langen Mundarme vorhanden, mit denen der Schirmrand abgewischt werden könnte, und die Nahrungsaufnahme geschieht wie bei allen Rhizostomeen durch die Trichterkransen. Alle diese Überlegungen machen es verständlich, daß derselbe Krebs in demselben geographischen Gebiet bei diesen beiden Medusen ein so unterschiedliches Verhalten zeigt.

Aber auch *Cyanea capillata* und *Dactylometra quinquecirrha*, die nach PHILLIPS et al. (1969) im Gebiet der Mississippimündung ebenfalls von *Libinia dubia* befallen werden, scheinen nicht in der gleichen Weise angebohrt zu werden, obwohl sie wie *Aurelia* mehr oder weniger horizontal im Wasser liegen.

Das Einbohren der *Libinia dubia* in den Schirm der Meduse steht indessen in bemerkenswerter Übereinstimmung mit dem Verhalten von Copepoden, die HUMES (1963) auf dem Schirm von *Aurelia aurita* im Hafen von Porthmouth beobachtet und als *Nicotra medusaea* beschrieben hat. Ungestört, blieben die Copepoden in taschenförmigen Höhlen in der Exumbrella liegen, deren größte 1–1,5 mm tief und im Durchmesser 1 mm war. Mehr als 30 solcher Höhlen waren in der Meduse von 3 Zoll Durchmesser, jede mit 10 bis 30 und mehr Copepoden, vorhanden. Wenn diese durch intensive Beleuchtung oder mit einer Nadel gestört wurden, wurden sie aktiv und krochen über die exumbrellare Oberfläche, wobei sie zähe an Bruchstücken der Gallerte klebten. Nach HUMES ist nicht klar, ob die Copepoden die Höhlungen selbst erzeugt haben. Er sagt auch nichts darüber, ob die Copepoden sich von der Gallerte ernähren oder von dem auf dem Schirm von *Aurelia aurita* nach ORTON angesammelten Plankton fressen. Die Tatsache aber, daß sich die Copepoden in den Höhlungen aufhalten, macht es wahrscheinlich, daß eine der beiden Deutungen zutrifft.

Auch THOMAS (1963) nimmt an, daß die Phyllosomalarven des Scyllariden *Ibacus*, die im Hawkesbury-River (New South Wales) von der subumbrellaren Fläche von *Catostylus mosaicus* abgesammelt worden sind und deren älteste Stadien von demselben Pigment erfüllt waren, das in dieser Meduse vorhanden ist, sich von deren Gewebe ernähren und daher als Parasiten anzusehen sind. Die von SHOJIMA (1963) erwähnte Gewohnheit der Scyllariden-Phyllosoma in den japanischen Gewässern, die Medusen *Aurelia aurita* und *Dactylometra pacifica* zu begleiten, läßt zum mindesten auf eine häufige Verbindung schließen. Wenn er weiter schreibt, daß die Medusen, an denen Phyllosomalarven gefunden worden sind, keine intakten Körper und einige von ihnen gar keine Mundarme mehr gehabt hätten, so geht daraus zweifellos hervor, daß hierbei Parasitismus vorliegt.

Dasselbe zeigt der Riesenisopode *Anuropus* sp., der mit der Tiefseemeduse *Deepstaria enigmatica* von BARHAM et al. (1969) mit Hilfe eines besonderen Saugapparates auf dem amerikanischen Tauchboot "Deepstar" in 723 m Tiefe im San Diego Trough in mehreren Exemplaren erbeutet worden ist. Die nähere Untersuchung dieser Medusen (größtes Exemplar 70 cm Durchmesser) durch RUSSELL (1967) ergab, daß es sich um eine neue Art handelt, deren Zugehörigkeit zu den Semaestomen oder Rhizostomeen nicht mit Sicherheit entschieden werden konnte. RUSSELL (1967) bezeichnet sie daher nach dem Namen des Tauchbootes "Deepstar" vorläufig mit den neutralen Gattungs- und Art-namen *Deepstaria enigmatica* (den rätselhaften Tiefenstern). Unter den Wirtstieren ist die Art daher als "incertae sedis" angeführt.

Den Isopoden haben MENZIES & DOW (1958) sowie BARHAM, PICKWELL & CHURCH (1969) als eine Art der Gattung *Anuropus* beschrieben, wie sie bis dahin nur einmal in einem Dredgefang der Challenger-Expedition in einem Exemplar von 1 cm Länge gefunden worden ist. BEDDARD (1886a, b) hat diese Art als *Anuropus branchiatus* beschrieben und als eine benthonische Art angesehen. BARHAM et al. (1969) fanden den Riesenisopoden indessen in mehreren Fängen immer zusammen mit *Deepstaria enigmatica*, jeweils an der Innenwand der Schirmhöhle hängend und im Leben von karmoisinroter Färbung. Aus diesen Beobachtungen und den Funden von zwei Exemplaren von 1,8 und 1,9 cm Länge (das größte Exemplar hatte eine Länge von 8 cm) schließen die Autoren, daß diese Anuropide wenigstens einen großen Teil ihres Lebens als "Passagier" von großen Scyphomedusen, vielleicht nur an *Deepstaria enigmatica*, verbringen. Dabei könnte das Vorhandensein von hakenartigen Thoracalanhängen, spitzen epimeralen Platten, Modifikationen aller Abdominalanhänge und das Fehlen von Augen als Anpassung an ein ständiges Zusammenleben mit der Meduse gedeutet werden. Da der Isopode offenbar an der Meduse frisst und diese nach RUSSELL (1967) durch die Größe des Gastes in ihrer Schwimffähigkeit behindert war, wäre das Verhältnis als parasitisch anzusehen.

## Das Zusammenleben mit größeren Wirbellosen

### *Ophiuriden*

Neben der Beschreibung einer Ophiuride in *Aurelia colpota* (*A. aurita*) von Sansibar durch CHUN (1896), der keine näheren Angaben über dessen Verhältnis zu der

Meduse macht, fand SCHULTZE (1898b), daß die in dem Subgenitalsaal von *Crambessa stiphroptera* (= heute *Acromitoides stiphroptera*) eingenistete *Ophiotrix dorsal* fest an der Gastrovascularwand lag und ihre Arme z. T. um die Armpfeiler der Meduse geschlungen hatte, was auf eine enge Anpassung des Schlangensterns an das Leben in der Meduse schließen läßt. Dabei bleibt allerdings die Frage nach der Art ihrer Verbindung offen. Ebenso ist es bei dem Ophiuriden *Ophiocnemis marmoratus*, den PANIKKAR & PRASAD (1952) in der Rhizostomee *Rhopilema hispidum* entdeckt haben. Ob der Schlangenstern von der Meduse selbst oder von dem Plankton frißt, das von ihr gefangen worden ist, konnte nicht festgestellt werden. Da Detritus die ursprüngliche Nahrung des Ophiuriden sein dürfte, erscheint es wahrscheinlich, daß die Beziehung dieser beiden Organismen zueinander als Nahrungsparasitismus gewertet werden muß. Als Symbiose (Putzsymbiose nach EIBL-EIBESFELDT, 1955) müßte das Verhältnis dann angesehen werden, wenn der Schlangenstern die Trichterkrausen der Rhizostomee von Nahrungsresten befreit, die zwischen den Trichterkrausen zurückgeblieben sind und von der Meduse nicht mehr aufgenommen werden konnten (THIEL, 1970).

### *Cephalopoden*

Das Zusammenleben von zwei Arten des Papiernautilus, *Argonauta boettgeri* und *A. bians*, mit den Scyphomedusen *Crambionella orsini* bzw. *Pelagia noctiluca* ist zuerst von KRAMP (1956) auf der Galathea-Expedition im Indischen Ozean beobachtet und später (1968) auch aus dem Perustrom auf Grund amerikanischen Materials beschrieben worden. Er beschreibt diese Beobachtung der um das Schiff herumschwimmenden Medusen mit den darauf "reitenden" Tintenfischen (THIEL, 1971) zwar als ein wunderbares Schauspiel, sagt aber sonst weiter nichts Näheres über die Art und Bedeutung dieses Zusammenlebens. THIEL (1971) weist indessen darauf hin, daß diese Assoziation an zwei geographisch so weit voneinander entfernten Orten wie im Indischen Ozean bei Madagaskar und im Perustrom vor der chilenischen Küste und bei systematisch so weit entfernt stehenden Medusen wie der Rhizostomee *Crambionella orsini* und der Semaestome *Pelagia noctiluca* wohl kaum als einmalig oder zufällig angesehen werden könne, sondern einem biologischen Bedürfnis entsprechen dürfte. Wenn nun KRAMP (1953) bei der Beschreibung dieser Beobachtung des Zusammenlebens den Ausdruck "ensconce" (= es sich bequem machen) anwendet, so kann man darin eine gewisse Deutung desselben sehen, die etwa einem Ausnutzen des Substrates oder einem Ausruhen auf demselben entspräche, wie es bei vielen pelagischen Organismen beobachtet worden ist, was aber hier noch genauerer Untersuchungen bedarf.

### Coelenteraten, Turbellarien, Trematoden, Cestoden und Nematoden

Während bei den Crustaceen und den Ophiuriden das Verhältnis zu den Medusen nicht immer sicher eingeschätzt werden kann, ist die Beziehung für solche Tierformen, die in der Gallerte oder in dem Gastrovascularsystem der Scyphomedusen leben oder

als Parasiten und deren Entwicklungsstadien bekannt sind, wohl eindeutig als Parasitismus zu erkennen. Das ist daher bei der Auffindung von Distomeen in *Rhizostoma cuvieri* (*R. octopus*) durch BAVAY (1892), in *Lychnorhiza malayensis* durch MENON (1930) und in *Lobonemoides sewelli* durch RAO (1931) der Fall. Auch die von v. LINSTOW (1903) beschriebene *Gyrocotyle medusarum* in der allerdings von ihm selbst mit Fragezeichen versehenen *Phyllorhiza rosea* von PÉRON & LESUEUR (1801) ist wohl als Parasit dieser Meduse anzusehen.

Am besten bekannt und am sichersten als Parasitismus zu betrachten sind die von BADHAM (1917), DOLLFUSS (1929), VANNUCCI-MENDE (1944) und MOESTAFA & MC-CONNAUGHEY (1966) beschriebenen Fälle. BADHAM (1917) beobachtete vor der Küste Südaustraliens in *Crambessa* (= *Catostylus*) *mosaica* die Larve von *Peachia hilli*. Dabei stellte er fest, daß die Larve, die in den Radiärkanälen von *Catostylus mosaicus* lebt, ständig von einem Strom der Gastrovascularflüssigkeit umflossen wird, die Aktinienlarve also im Nahrungsbrei der Meduse und damit wohl als Parasit lebt. Weiter beobachtete BADHAM (1917), daß die Larven, die er in der Meduse fand, von 3–40 mm heranwachsen, sich ein Loch in die Subumbrellarwand bohren und durch dieses ins Freie gelangen. Er konnte diesen Vorgang selbst verfolgen, indem er sowohl Larven in den Radiärkanälen in der Nähe des Loches, als auch andere, die das Loch, mit ihrem oesophagealen Ende heraustretend, ausfüllten und schließlich die freien Larven an den Mundarmen beobachtete. Die aus der Meduse hervorkommenden jungen Tiere stimmten in ihrem anatomischen Bau mit den Erwachsenen von *Peachia hilli* überein, die im Freien leben und von WILSMORE (1911) ebenfalls aus einer Bucht der südaustralischen Küste beschrieben worden sind.

Ebenso kann das Vorkommen von Entwicklungsstadien von Cestoden und Trematoden in Quallen wohl sicher als parasitisch angesehen werden. So erkannte SOUTHWELL (1921), daß die von ANNANDALE (1915) in *Acromitus flagellatus* des Chilkasees gefundenen und von ihm vorläufig als Eier angesehenen kugeligen Gebilde Plerocercoiden eines Cestoden darstellen. Diese Beobachtung wurde durch die Beschreibung von Tetra-rhynchidenlarven in *Stomolophus meleagris* und *Lychnorhiza lucerna* durch VANNUCCI-MENDES (1944) und VANNUCCI (1951) bestätigt. VANNUCCI-MENDES (1944) fand in *Stomolophus meleagris* zwei Typen von Larven, eine von zylindrischer und eine von rundlicher Gestalt. Der erste Typ geht in den zweiten über, der ein schwanzloses Cysticercoid bildet. Es besitzt vorn ein ausstülpbares Organ, das VANNUCCI-MENDES als Protoscolex bezeichnet und das mit kleinen dachziegelartig angeordneten Haken versehen ist. Bei der lebenden Larve wird dieses Organ beständig vorgestreckt und zurückgezogen. VANNUCCI-MENDES stellt zwar ausdrücklich fest, daß es sich nicht um Pro-cercoiden handele, wie sie SOUTHCOTT im Indischen Ozean in *Acromitus flagellatus* beobachtet habe, aber es ist doch wohl anzunehmen, daß es sich um entsprechende Gebilde handelt. VANNUCCI-MENDES (1944) kommt auf Grund ihrer genauen anatomischen Untersuchungen sodann zu dem Schluß, daß es die Larven einer neuen Art der Gattung *Dibothriorhynchus* sein müssen. Schließlich stellt sie fest, daß der Riesenhai, der Katzenhai und zahlreiche Teleosteer als quallenfressend bekannt seien, so daß die Larven von *Dibothriorhynchus* in den genannten Medusen einen Zwischenwirt haben könnten.

Als Parasiten bezeichnen MOESTAFA & CONNAUGHEY (1966) auch den von ihnen in der neu entdeckten Meduse *Catostylus owwensi* gefundenen und als neue Art, *Owwensia*

*catostyli*, beschriebenen Wurm, dessen systematische Zugehörigkeit allerdings weder von ihnen selbst noch von auswärtigen Spezialisten ermittelt werden konnte. Die Würmer lagen in kleinen Kanälen in der Gallerte der Meduse dicht unter der subumbrellaren Muskulatur entlang des Schirmrandes, in dem Subgenitalporticus und im oberen Teil der Mundarme ihres Wirtes. Ihre Länge betrug 0,2 mm bei den kleinsten und über 3 mm bei den größten Exemplaren. Die Abbildungen des ganzen Wurmes in der Gallerte liegend und von Schnitten durch Rumpf, Vorder- und Hinterende zeigen ein ziemlich hochentwickeltes Tier mit kreuzförmigem Mund, dem sog. "Auge", das wohl eher einen Ocellus darstellt, Nervenmasse und cuticularen Zähnchen. Das Vorhandensein eines "Auges", das allerdings nicht bei allen Individuen festgestellt werden konnte, und der cuticularen Zähnchen lassen vermuten, daß es sich um das – vielleicht letzte – Stadium einer parasitischen Larve handelt, deren Adulte im Freien leben, da sonst weder das "Auge" noch die Zähnchen nötig wären. Darauf deutet auch die Beobachtung der Autoren hin, daß die großen Exemplare mit ihrem Vorderende durch einen kleinen Porus der Gallerte herausragen, durch den der Wurm ins Freie gelangen könnte.

In ihrer Schrift über die Cestodenlarven in Scyphomedusen aus dem Golf von Mexiko stellen PHILLIPS & LEVIN (1973) das Vorderende von *Ouwensia catostyli* in Vergleich mit den von ihnen in *Stomolophus meleagris* gefundenen Plerocercoiden, mit denen es in der Tat große Ähnlichkeit hat. Danach würde *O. catostyli* als ein Entwicklungsstadium eines Cestoden anzusehen sein. Andererseits erinnert die ganze Lage und Anordnung der cuticularen Zähnchenreihen auf der Oberfläche des Schlundes sehr an eine Schneckenradula. Es liegt daher der Gedanke nahe, daß es sich bei diesem "Wurm" auch um ein Entwicklungsstadium einer Schnecke handeln könnte.

Eine weitere Cestodenlarve fanden PHILLIPS & LEVIN (1973) in der Mesogloea eines Randlappens der coronaten Meduse *Periphylla periphylla* aus dem Golf von Mexiko. Die Larve stellt ein tetraphyllidenartiges Plerocercoid dar, hat eine Länge von 2 mm und ist relativ undifferenziert. Da ein ähnliches Plerocercoid im Darm von Tiefseefischen der Familie Macrouridae im Golf von Mexiko vorkommt, besteht nach PHILLIPS & LEVIN die Möglichkeit, daß Fische der Genera *Caranx*, *Peprilus*, *Poronotus* und *Chloroscombrus*, die vielfach mit der Qualle *Stomolophus meleagris* vergesellschaftet sind (THIEL, 1970), zum vorübergehenden oder endgültigen Wirt für das Plerocercoid von *S. meleagris* werden. *S. meleagris* dient einer großen Zahl von Teleostern und Crustaceen als Nahrung, womit der parasitische Lebenskreis geschlossen wäre.

Parasitismus liegt sicher auch bei den in *Dactylometra quinquecirrha* beobachteten Metacercarien des digenetischen Trematoden *Neopechona pyriforme* vor, deren Vorhandensein und weitere Entwicklung von STUNKARD (1967, 1968, 1969) beschrieben und die von ihm bis zum ausgewachsenen Tier in Aquarien gezüchtet worden sind. Um zunächst die Identität der Arten zu prüfen, züchtete STUNKARD die Metacercarien in zwei Hydromedusen und der Scyphomeduse *Dactylometra quinquecirrha*. Er konnte feststellen, daß sie mit den in der Natur bei Fischen gefundenen identisch waren. Dann wurden die experimentell mit den Metacercarien infizierten Medusen in Aquarien zu 3 Fischen der Art *Stenotoma chrysops* gesetzt. Vier Wochen später wurden die Fische untersucht. Dabei fand STUNKARD 47, 24 bzw. 20 Individuen der Ausgangsart *Neopechona pyriforme*. Die Quallen mit den Metacercarien müssen demnach von den

Fischen gefressen worden sein und die Metacercarien sich in diesen zu den voll ausgebildeten Trematoden weiterentwickelt haben.

### ZUSAMMENFASSUNG

1. Das Vorkommen wirbelloser Tiere als Parasiten, Kommensalen oder Symbionten in Scyphomedusen, das zwar in zahlreichen Schriften über diese Medusen erwähnt, aber nicht in größere Fachwerke aufgenommen und daher wenig bekannt ist, wird an Hand der Literatur der Scyphomedusen zusammenfassend dargestellt.
2. In Tabellen sind einerseits die Medusen mit den an ihnen beobachteten Wirbellosen zusammengestellt und andererseits die einzelnen Arten der Wirbellosen mit den Medusen, in denen sie gefunden sind, nach ihren systematischen Gruppen aufgeführt.
3. Es ergibt sich daraus, daß 51 Arten aus 28 Gattungen der Scyphomedusen Wirbellose als Parasiten, Kommensalen oder Symbionten enthalten, die den Actiniariae, Turbellariae, Trematoda, Cestoda, Nematoda und verschiedenen Gruppen niederer und höherer Crustaceen sowie sogar den Echinodermen und Cephalopoden angehören können, wobei allerdings Crustaceen bei weitem am häufigsten sind und in ein und derselben Meduse mehrere verschiedene Wirbellose, z. T. gleichzeitig, vorkommen können.
4. Die Frage, welcher Art diese Vergesellschaftung der Wirbellosen mit den Medusen ist, d. h. ob Parasitismus, Kommensalismus oder Symbiose vorliegt, wird für die einzelnen Fälle erörtert; vielfach mußte diese ungeklärt bleiben.
5. Beweise für eine der drei möglichen Beziehungen fanden sich bei den Crustaceen nur für Parasitismus. Bei den Coelenteraten, Turbellarien, Trematoden, Cestoden und Nematoden kann meist das Verhältnis mit Sicherheit als Parasitismus, verbunden mit einem Generationswechsel, angesehen werden, wobei die Medusen die Zwischenwirte für die Entwicklungsstadien darstellen, deren Adulte in Fischen leben, welche die Medusen fressen. Als Putzsymbiose kann das Zusammenleben der Rhizostomee *Rhopilema hispidum* mit dem Ophiuriden *Ophiocnemis marmoratus* betrachtet werden.
6. Die Umwandlung von Metacercarien des Trematoden *Neopechona pyriforme* aus *Dactylometra quinquecirrha* in dem Fisch *Stenostoma* zu dem Adultus, die experimentell nachvollzogen worden ist, wird beschrieben.
7. Die überraschenden Funde eines Riesenisopoden *Anuropus* spec. von 7 cm Länge in der neu aufgefundenen Tiefseemeduse *Deepstaria enigmatica* (bis zu 70 cm Durchmesser) sowie des Parasiten *Ouwensia catostyli* in der Meduse *Catostylus ouwensii* werden näher beschrieben und diskutiert.
8. Das "Reiten" von zwei Arten des Papiernautilus, *Argonauta boettgeri* und *A. hians*, auf den Medusen *Crambionella orsini* und *Pelagia noctiluca* wird als ein Ausruhen auf dem Substrat verstanden.

## ZITIERTER LITERATUR

- ALVARADO, R., 1956. El "cangrejito" de las medusas. Boln. R. Soc. esp. Hist. nat. **53**, 219–220.
- ANNANDALE, N., 1915. Fauna of the Chilka Lake. The coelenterates of the lake with an account of actiniarian of brackish waters in the Gangetic delta. Mem. Indian Mus. Calcutta **5**, 65–114.
- BACESCU, M., 1973. A new case of commensalism in the Red Sea: the mysid *Idiomysis tsurnamali* n. sp. with the Coelenterata *Megalactis* and *Cassiopea*. Revue roum. Biol. (Zool.) **18** (1), 3–7.
- BADHAM, C., 1917. On a larval actinian parasitic in a *Rhizostoma*. Q. Jl microsc. Sci. **62**, 221–230.
- BARHAM, E. G. & PICKWELL, G. V., 1969. The giant isopod, *Anuropus*, a scyphomedusan symbiont. Deep-Sea Res. **16**, 525–529.
- BASSINDALE, R. & BARRETT, J. H., 1957. The Dale Fort marine fauna. Proc. Bristol Nat. Soc. **29**, 227–328.
- BASTER, J., 1762. Natuurkundige Uitspanningen behelzende sommige waarnemingen over sommige Zeeplanten en Zeeinsekten. Haarlem.
- BAVAY, A., 1962. Note sur un distome parasite d'une méduse. Archs. Parasit. **53**, 199–200.
- BEDDARD, F. E., 1886a. Preliminary notice of the Isopoda collected during the voyage of HMS Challenger pt. III. Proc. zool. Soc. Lond. **1886** (1), 97–122.
- 1886b. Report on the Isopoda. Rep. scient. Results Voyage HMS Challenger (Zool.) **17**, 1–178.
- BENEDEN, J. P. VAN, 1889. Animal parasites and messmates. Kegan, Paul & Trench, London, 274 pp.
- BERTIN, L., 1958. Ecologie. In: Traité de zoologie. Publ. par. P. P. GRASSÉ. Masson, Paris **13**, 1885–1933.
- BLACKBURN, M., 1948. Notes on some parasitic actinian larvae and on their host medusa in Australian waters. J. Coun. scient. ind. Res. Aust. **21**, 183–189.
- BOWMAN, T. E., MEYERS, C. D. & HICKS, S. D., 1963. Notes on associations between amphipods and medusae in Chesapeake and Narragansett Bays and the Niantic river. Chesapeake Sci. **4**, 141–146.
- BRESSLAU, E., 1928–1933. Turbellaria. In: Handbuch der Zoologie. Begr. von W. KÜKENTHAL. De Gruyter, Berlin **2** (1), 54–320.
- 1932. Plathelminthes. In: Handwörterbuch der Naturwissenschaften. Fischer, Jena **7**, 1105 bis 1138.
- & REISINGER, E., 1923. Plathelminthes, Vermes Amara, 1. Cladus. In: Handbuch der Zoologie. Begr. von W. KÜKENTHAL. De Gruyter, Berlin **2** (1), 34–51.
- BROCH, H., 1928. Hydrozoa I. Tierwelt Nord-Ostsee **3b**, 1–100.
- BROWNE, E. T. 1895. Report on the medusae of the LBMC district. Proc. Trans. Liverpool biol. Soc. **9**, 243–286.
- BRUCE, A. J., 1972. An association between a pontoniid shrimp and a rhizostomatous scyphozoan. Crustaceana **23**, 300–302.
- BUCHHOLZ, H. A., 1953. Die Wirtstiere des Amphipoden *Hyperia galba* in der Kieler Bucht. Faun. Mitt. Norddeutschland **3**, 5–6.
- BUCHNER, P., 1934. Symbiose. In: Handwörterbuch der Naturwissenschaften. Fischer, Jena **9**, 775–789.
- CARLGRÉN, O., 1932. Die Ceriantharien, Zoantharien und Actiniarien des arktischen Gebietes. Fauna arct. **6**, 253–266.
- 1933. Actiniaria. Die Aktinienlarven und die Ceriantharienlarven. Nord. Plankt. (Zool.) **6**, 65–78.
- CAULLERY, M., 1954. Parasitism and symbiosis. Sidwick & Jackson, London, 340 pp.
- CHUN, C., 1896. Beiträge zur Kenntnis ostafrikanischer Medusen und Siphonophoren nach den Sammlungen Dr. STUHLMANN'S. Mitt. naturhist. Mus. Hamb. **13**, 1–19.
- CORRINGTON, J. L., 1927. Commensal association of a spider crab and a medusa. Biol. Bull. mar. biol. Lab., Woods Hole **53**, 346–350.

- DAHL, E., 1959a. The amphipod *Hyperia galba*, an ectoparasite of the jellyfish *Cyanea capillata*. Nature, Lond. **183**, 1749.
- 1959b. The hyperiid amphipod, *Hyperia galba*, a true ectoparasite on jellyfish. Univ. Bergen Arb. (Naturvit. rekke) **9**, 1–8.
- DAHL, F., 1893. Untersuchungen über die Tierwelt der Unterelbe. Ber. Kommn. wiss. Unters. dt. Meere **6**, 529–593.
- DALES, R. P., 1966. Symbiosis in marine organisms. In: Symbiosis. Ed. by S. H. HENRY. Acad. Press, London **1**, 299–326.
- DELLA VALLE, A., 1893. Gammarini del Golfo di Napoli. In: Fauna Flora Golf Neapel **20**, 286–292.
- DENDY, A., 1888. Note on some actinian larvae parasitic upon a medusa from Port Philipp. Trans. Proc. R. Soc. Victoria **15**, 112.
- DOLLFUSS, R. P., 1923. Énumération des cestodes du plancton et des invertébrés marins. Anns Parasit. hum. comp. **1**, 276–300.
- 1929. Addendum à mon énumération des cestodes et des invertébrés. Anns Parasit. hum. comp. **7**, 325–347.
- 1963. Liste des coelentérés marins palaeartiques et indien où ont été trouvés des trematodes digénétiques. Bull. Inst. Pêch. marit. Maroc **9–10**, 33–57.
- EIBL-EBESFELDT, J., 1955. Über Symbiose, Parasitismus und andere zwischenartliche Beziehungen tropischer Meerestische. Z. Tierpsychol. **12**, 203–219.
- EHRENBAUM, E., 1927. Elasmobranchii. Tierwelt Nord-Ostsee **12e**, 1–66.
- EVANS, F. & SHEADER, M., 1972. Host species of the hyperiid amphipod *Hyperoche medusarum* (KROYER) in the North Sea. Crustaceana (Suppl.) **3**, 275–276.
- EVANS, W. & ASHWORTH, A., 1909. Some Medusae and Ctenophorae from the Firth of Forth. Proc. R. phys. Soc. Edinb. **17**, 300–311.
- FABER, F., 1829. Naturgeschichte der Fische Islands mit einem Anhang von den isländischen Medusen und Strahltieren. Frankfurt, 206 pp.
- FEWKES, J. W., 1889. New invertebrates from the coast of California. Bull. Essex Inst. **21**, 122.
- FREYCINET, L., 1833. Les zoophytes ou animaux rayonnés: des méduses. In: Voyage de l'Astrolabe pendant 1826–1829 (Zool.) **2**, 559–573.
- FUHRMANN, O., 1931. Cestoidea. In: Handbuch der Zoologie. Begr. von W. KÜKENTHAL. De Gruyter, Berlin, **2** (1), 141–416.
- GOORMAGHTIGH, E. & PARMENTIER, M., 1973. Le crustacé amphipode *Hyperia galba*, parasite de la méduse *Rhizostoma octopus*. Naturalistes belg. **54**, 131–135.
- GRAEFFE, E., 1884. Übersicht über die Seetierfauna des Golfes von Triest nebst Notizen über Vorkommen, Lebensweise, Erscheinen und Fortpflanzung der einzelnen Arten. Arb. zool. Inst. Univ. Wien **5**, 333–362.
- GUTSELL, I. G., 1928. The spider crab, *Libinia dubia*, and the jellyfish *Stomolophus meleagris* found associated at Beaufort (North Carolina). Ecology **9**, 358–359.
- HAACKE, W., 1886. Die Scyphomedusen des St. Vincent Golfes. Jena Z. Naturw. **8**, 589–638.
- HAATHELA, I. & LASSIG, J., 1967. Record of *Cyanea capillata* (Scyphozoa) and *Hyperia galba* (Amphipoda) from the Gulf of Finland and the Northern Baltic. Anns zool. fenn. **4**, 469 to 471.
- HALE, H. M., 1952. Isopoda, Families Cymothoidae and Serolidae. Rep. B. A. N. Z. Antarctic Res. Exped., 1929–1931 **6** (2), 21–36.
- HAYASHI, K. & MIYAKE, S., 1968. Three caridean shrimps associated with a medusa from Tanabe Bay, Japan. Publ. Seto mar. biol. Lab. **16**, 11–19.
- HOLLOWDAY, E. D., 1947. On the commensal relationship between amphipod *Hyperia galba* (MONT.) and the Scyphomedusa *Rhizostoma pulmo* var. *octopus*. J. Quekett microsc. Club **4**, 187–190.
- HOLTHUIS, L. B., 1947. The Decapoda of the Siboga Expedition pt. IX: The Hippolytidae and Rhynchocinetidae collected by the Siboga and Snellius Expeditions with remarks on other species. Siboga Exped. **39a**, 1–100.

- HUMES, A. G., 1963. Two new semiparasitic harpacticoid copepods from the coast of New Hampshire. *J. Wash. Acad. Sci.* **43**, 360–373.
- JACHOWSKI, R., 1974. Observations on the moon-jelly, *Aurelia aurita*, and the spider crab, *Libinia dubia*. *Chesapeake Sci.* **4**, 195.
- KÄNDLER, R., 1950. Jahreszeitliches Vorkommen und unperiodisches Auftreten von Fischbrut, Medusen und Decapodenlarven im Fehmarnbelt in den Jahren 1934–1943. *Ber. dt. wiss. Kommn. Meeresforsch.* **12**, 49–85.
- 1961. Über das Vorkommen von Fischbrut, Decapodenlarven und Medusen in der Kieler Förde. *Kieler Meeresforsch.* **17**, 48–64.
- KISHINOUE, K., 1902. Some new scyphomedusae of Japan. *J. Coll. Sci. imp. Univ. Tokyo* **17** (7), 1–17.
- 1910. Some medusae of Japanese waters. *J. Coll. Sci. imp. Univ. Tokyo* **27** (9), 1–35.
- KOTZEBUE, O., 1830. Neue Reise um die Welt in den Jahren 1823, 1824, 1825, 1826 auf der Brigg "Rurik". Weimar, 1–2.
- KRAMP, P. L., 1956. Pelagic Fauna. pp. 65–86. In: *The Galathea Deep Sea Expedition, 1950 to 1952*. Ed. by A. F. BRUNN, S. V. GREVE, H. MIELCHE & R. SPÄRCK. Allen & Unwin, London, 296 pp.
- 1968a. The Scyphomedusae collected by the Galathea Expedition 1950–1952. *Vidensk. Meddr. dansk. nat. Foren* **131**, 67–98.
- 1968b. Medusae in the Peru current system. *Vidensk. Meddr. dansk. nat. Foren.* **131**, 199–208.
- KRUMBACH, T., 1925. Scyphozoa. In: *Handbuch der Zoologie. Begr. von W. KÜENTHAL. De Gruyter, Berlin*, **1**, 664–686.
- KUBO, I., 1965. Macrura. In: *New illustrated encyclopedia of the fauna of Japan*. Hrsg. von Y. K. OKADA, T. UCHIDA (u. a.). Hokuryukan, Tokyo **3**, 591–629 (Japan.).
- KÜNNE, C., 1948. Medusen als Transportmittel für Aktinienlarven. *Natur Volk* **78**, 174–176.
- KYLE, H. M. & EHRENBAUM, E., 1927. Teleostei physostomi. *Tierwelt Nord-Ostsee* **12f**<sub>3</sub>, 1–86.
- LANE, F., 1957. Kingdom of the *Octopus*, the life history of the Cephalopoda. Jarrolds, London, 287 pp.
- LAVAL, P., 1972. Comportement, parasitisme et écologie d'*Hyperia schizogeneios* STEBB. (*Amphipode Hyperidae*) dans le plancton de Villefranche sur mer. *Annl. Inst. océanogr., Monaco*, **48**, 49–74.
- LIGHT, S. F., 1914. Some Philippine Scyphomedusae, including two new genera, five new species and one new variety. *Philipp. J. Sci. (D)* **9**, 195–231.
- LINTON, E., 1925. Notes on cestodes parasites of sharks and skates. *Proc. U. S. natn. Mus.* **64** (21), 1–114.
- LINSTOW, O. F. VON, 1878. Compendium der Helminthologie. Hannover.
- 1903. Helminthologische Beobachtungen. *Zbl. Bakt. Parasitkde* **34**, 520–531.
- LIU, I. Y., 1955. Economic shrimps and prawns of northern China. *Bull. mar. biol. Inst. Acad. Sci. Peking* **4**, 1–73.
- MCINTOSH, W. C. & PRINCE, E. E., 1890. On the development and life histories of the teleostean food and other fishes. *Trans. R. Soc. Edinb.* **35**, 665–946.
- MAN, J. G. DE, 1929. On a small collection of Decapoda, one of which, a *Crangon*, caught by the Danish Pacific Expedition at Jolo Islands, is new to science. *Papers from Dr. Th. Mortensen's Pacific Expedition 1914–1916. Vidensk. Meddr dansk. naturhist. Foren.* **87**, 105–134.
- MEINERT, F., 1890. Crustacea Malacostraca. In: *Petersen's Det Vidensk. Udbytte "Haugns Togter" i de Dansk Have indenfor Skagen 1883–1886*, 149–232.
- MEIXNER, J., 1926. System der Turbellaria-Rhabdocoela II. *Z. Morph. Ökol. Tiere* **5**, 577–624.
- 1928. Turbellaria. In: *Tierwelt Nord-Ostsee* **4b**, 1–146.
- MENON, M. G. K., 1930. The Scyphomedusae of Madras and neighbouring coast. *Bull. Madras Govt. Mus. (Nat. Hist.)* **3**, 1–28.
- MENZIES, R. I. & DOW, T., 1958. The largest known bathypelagic isopod *Anuropus bathypelagicus*. *Ann. Mag. nat. Hist. (Ser. 13)* **1**, 1–6.

- METZ, P., 1967. On the relation between *Hyperia galba* MONTAGU (Amphipoda Hyperiidæ) and its host *Aurelia aurita* in the Isefjord-area (Sjælland, Denmark). Vidensk. Meddr dansk. naturh. Foren. **130**, 85–108.
- MEYER, H. A. & MÖBIUS, K., 1862. Kurzer Überblick der in der Kieler Bucht von uns beobachteten wirbellosen Tiere als Vorläufer einer Fauna derselben. Arch. Naturgesch. **28**, 229–237.
- MOESTAFÄ, S. H. & MC CONNAUGHEY, B. H., 1966. *Catostylus ouwensi* (Rhizostomæ Catostylidæ), a new jellyfish from Irian (New Guinea) and *Ouwensia catostyli* n. sp. parasitic in *C. ouwensi*. Treubia **27**, 1–9.
- MONTICELLI, F. S., 1896. Appunti sui Cestodaria. Atti Accad. Sci. fis. mat., Napoli (Ser. 2) **5**, 1892.
- 1897. Adeltacta Zoologica I, *Pemmatodiscus sozialis* n. sp. Mitt. Zool. Stn. Neapel **12**, 432–462.
- MOREIRA, M. G. B., 1961. Sobre *Mastigias scintillae* sp. nov. (Scyph. Rhiz.) das costas do Brasil. Bolm. Inst. Oceanogr., S Paulo **11** (2), 5–29.
- MÜLLER, F., 1860. On philomedusa, a parasite on medusa. Ann. Mag. nat. Hist. (Ser. 3) **6**, 432.
- ORTON, J. H., 1922. The mode of feeding of the jellyfish *Aurelia aurita* on smaller organisms in the plankton. Nature, Lond. **110**, 178–179.
- PANIKAR, N. K. & PRASAD, R. R., 1952. On an interesting association of ophiurids, fish and crabs with the jellyfish *Rhopilema hispidum*. J. Bombay nat. Hist. Soc. **51**, 295–296.
- PÉRÈS, J. M., 1958. Trois plongées dans le canyon du Cap sicié effectuées avec le bathyscaph F. N. R. S. III de la Marine Nationale. Bull. Inst. océanogr. Monaco **115**, 1–21.
- PERKINS, H. F., 1908. Note on the occurrence of *Cassiopa xamachana* and *Polyclonia frondosa* at the Tortugas. Publs. Carneg. Instn. **102**, 150–152.
- PHILLIPS, P. J., 1973. The occurrence of the remarkable scyphozoan *Deepstaria enigmatica*, in the Gulf of Mexico and some observations on cnidarian symbionts. Gulf Res. Rep. **4**, 166–168.
- & LEVIN, L., 1973. Cestode larvae from Scyphomedusæ of the Gulf of Mexico. Bull. mar. Sci. **23**, 574–584.
- , BURKE, W. D. & KEENER, E. J., 1969. Observations on the trophic significance of jellyfishes in Mississippi Sound with quantitative data on the associative behaviour of small fishes with medusæ. Trans. Am. Fish. Soc. **98**, 703–712.
- PIRLOT, I. M., 1932. Introduction à l'étude des amphipodes hyperides. Anns Inst. océanogr., Monaco **12**, 1–36.
- PRELL, H., 1909. Beiträge zur Kenntnis der Lebensweise einiger Pantopoden. Bergens Mus. Arb. **1909** (10), 1–30.
- RAO, H. S., 1931. Notes on Scyphomedusæ in the Indian Museum. Rec. Ind. Mus. **33**, 25–62.
- RATHBUN, M. J., 1925. The spider crabs of America. Bull. U. S. natn. Mus. **129**, 1–598.
- RATHKE, H., 1836. Beitrag zur Fauna der Krym. Mém. Acad. Imp. Sci. St. Pétersburg, Mém. sav. Étrang. **3**, 424.
- REDDIAH, K., 1968. Three new species of *Paramacrochiron* (Lichomolgidae) associated with medusæ. Crustaceana (Suppl.) **1**, 193.
- ROMANES, G. J., 1876. An account of some new species, varieties and monstrous forms of medusæ. J. Linn. Soc. (Zool.) **12**, 524–531.
- RUSSEL, F. S., 1967. On a remarkable new scyphomedusan *Deepstaria enigmatica*. J. mar. biol. Ass. U. K. **47**, 469–473.
- SARS, G. O., 1879a. Indberetning til Departementet for det Indre om de af ham in Aarene 1864–1878 anstillede undersøgelser angaaende Saltvands fiskierne. Christiania, 221 pp.
- 1879b. Report of practical and scientific investigations of cod fisheries near the Loffoten Islands 1864–1869 and 1870–1873. Rept. U. S. Commnr fish. **1877**, 612–661.
- SCELLENBERG, A., 1927. Amphipoda des nordischen Planktons. Nord. Plankt. (Zool.) **3**, 589 bis 722.
- SCHNAKENBECK, W., 1925. Heterosomata. Tierwelt Nord-Ostsee **12 h**<sub>1</sub>, 1–60.
- 1926. Teleostei Physoclisti 6. Gadiformes. Tierwelt Nord-Ostsee **12 g**<sub>2</sub>, 45–88.
- 1927. Cyclostomi. Tierwelt Nord-Ostsee **12 d**, 1–14.
- SCHULTZE, F. S., 1898. Rhizostomeen von Ternate. Abh. Senckenberg. naturf. Ges. **24**, 153–165.

- SHOJIMA, Y., 1963. Scyllarid phyllosomas' habit of accompanying the jellyfish. Bull. Jap. Soc. scient. Fish. **29**, 349–353.
- SIMS, H. W. jr. & BROWN, C. L. jr., 1968. A giant scyllarid phyllosoma-larva taken north of Bermuda (Palinuridea). Crustaceana (Suppl.) **2**, 80–82.
- SOUTHWELL, T., 1921. On a larval cestode from the umbrella of a jellyfish. Mem. Indian Mus. **5**, 559–562.
- SPREHN, C., 1953. Trematoda. Tierwelt Nord-Ostsee **4c**, 1–60.
- 1934. Cestoidea. Tierwelt Nord-Ostsee **4c2**, 61–91.
- 1938. Lehrbuch der Helminthologie. Bornträger, Berlin, 998 pp.
- STEPHENSON, K., 1927. Amphipoda. Tierwelt Nord-Ostsee **10 f**, 1–188.
- STEUER, A., 1910. Planktonkunde. Teubner, Leipzig, 723 pp.
- STIASNY, G., 1919. Die Scyphomedusensammlung des Naturhistorischen Reichsmuseums in Leiden, III. Rhizostomae. Zoöl. Meded., Leiden **5**, 213–230.
- 1921. Studien über Rhizostomeen mit besonderer Berücksichtigung der Fauna des Malayischen Archipels nebst einer Revision des Systems. Capita Zool. **1** (2), 1–179.
- STUNKARD, H. W., 1967. The life cycle and developmental stages of a digenetic trematode, whose unencysted metacercarial stages occur in medusae. Biol. Bull. mar. biol. Lab., Woods Hole **133**, 488.
- 1968. Studies on the life-history of *Distomum pyriforme* LINTON 1900. Biol. Bull. mar. biol. Lab., Woods Hole **135**, 439.
- 1969. The morphology and life-history of *Neopechona pyriforme* (LINTON) ng. n. comb. (Trematoda, Lepocreadidae). Biol. Bull. mar. biol. Lab., Woods Hole **136**, 96–113.
- SUZUKI, K., 1965. On a young crab found near the oral arms of the jellyfish *Rhopilema esculenta* KISH. Researches on Crustacea **2**, 77–82 (Japan. m. engl. Zsfg.).
- TATTERSALL, W. M., 1906. The marine fauna of the coast of Ireland VIII. Pelagic Amphipoda of the Irish Atlantic Slope. Rep. Sea inld. Fish. Ire, **63**, 99.
- 1915. Die nordischen Isopoden. Nord. Plankt. (Zool.) **3**, 181–310.
- THIEL, H., 1970. Scyphozoa. In: The encyclopedia of the biological science. Van Nostrand – Reinhold, New York, 830–836.
- THIEL, M. E., 1964. Untersuchungen über die Ernährung und den Nahrungskreislauf bei *Rhizostoma octopus* L. AG. Mitt. zool. StInst. Hamb. **61** (Erg. Bd), 247–269.
- 1966. Untersuchungen über die Herkunft, das Auftreten, das Wachstum und die Fortpflanzung von *Rhizostoma octopus*. L. AG. im Elbmündungsgebiet. Abh. Verh. naturwiss. Ver. Hamburg (NF) **10**, 59–88.
- 1970a. Das Zusammenleben von Jung- und Kleinfischen mit Rhizostomeen. Ber. dt. wiss. Kommn. Meeresforsch. **21**, 444–473.
- 1970b. Über das stoßweise Schwimmen eines Schwarmes von *Caranx leptolepis* (CUV. ET VAL.) (Pisces) synchron mit dem Schlagrhythmus der Meduse *Acromitus flagellatus* STIASNY. Abh. Verh. naturw. Ver. Hamburg **14**, 71–79.
- 1971. Tintenfische "reiten" auf Quallen. Abh. Verh. naturwiss. Ver. Hamburg **15**, 37–40.
- THOMAS, L. R., 1963. *Phyllosoma*-larvae associated with medusae. Nature, Lond. **198**, 208.
- TROTT, L. B., 1972. The portunid crab *Charybdis feriatus* (L.) commensal with the scyphomedusan jellyfish *Stomolophus nomurai* (KISH.) in Hongkong. Crustaceana **23**, 305–306.
- UCHIDA, T., 1926. The anatomy and development of a rhizostome medusa, *Mastigias papua* L. AG., with observations on the phylogeny of Rhizostomae. J. Fac. Sci. imp. Univ. Tokio (Sect. 4: Zool.) **1**, 45–95.
- & HANAOKA, K. I., 1933. On the morphology of a stalked medusa, *Thaumatoscypus distinctus* KISH. J. Fac. Sci. Hokkaido imp. Univ. (Ser. 6: Zool.) **2**, 135–153.
- VADER, W., 1972. Associations between gammarid and caprellid amphipods and medusae. Sarsia **50**, 51–56.
- VALLENTIN, R., 1888. *Psorospermium lucernariae*. Zool. Anz. **11**, 622–623.
- VANNUCCI, M., 1951. Hydrozoa e Scyphozoa existentes no Instituto Paulista de Oceanografia I. Bolm. Inst. paul. Oceanogr. **2**, 69–100.
- 1954. Hydrozoa e Scyphozoa existentes no Instituto Oceanografico II. Bolm. Inst. Oceanogr. S Paulo **5**, 95–149.

- & MENDES, M., 1944. Sobre a larva de *Dibothriorhynchus dinoi* n. sp. parasita dos Rhizostomata (Cest. Tetrarhynchoidea). Archs Mus. parana. **4**, 47–82.
- VERWEY, J., 1942. Die Periodizität im Auftreten und die aktiven und passiven Bewegungen der Quallen. Archs. néerl. Zool. **6**, 365–468.
- VESCOVI, P. DE, 1895. Biologici observationes circa aliquot hospites qui in Medusa *Rhizostoma pulmo* LINN. inveniuntur. Zool. Res. **1**, 37–40.
- WESTERNHAGEN, H. VON, 1976. Some aspects of the biology of the hyperiid amphipod *Hyperoche medusarum*. Helgoländer wiss. Meeresunters. **28**, 43–50.
- WEYMOUTH, F. W., 1910. Synopsis of the true crabs (Brachyura) of Monterey Bay, California. Leland Stanford jr. Univ. Publs. Univ. Ser. **4**, 42–106.
- WHILE, M. G. & BORSE, D. G., 1972. The interrelationship of *Hyperia galba* (Crustacea Amphipoda) and *Desmonema gaudichaudi* (Scyphomedusae Semaestomae) from the Antarctic. Br. Antarct. Surv. Bull. **27**, 39–49.
- WILLIAMSON, H. C., 1915. Crustacea Decapoda, Larven. Nord. Plankt. (Zool.) **3**, 315–588.
- WILSMORE, L. J., 1911. On some Hexactiniae from New South Wales. J. Linn. Soc. (Zool.) **32**, 39–57.
- YANEZ, A. P., 1915. Observacion de larvas medusofilas de Actinie, Rev. Biol. mar. **3**, 231–232.

Anschrift des Verfassers: Dr. M. E. THIEL  
Brunsdorfer Weg 2  
D-2000 Hamburg 67  
Bundesrepublik Deutschland